Contribution à l'écologie de l'espèce *Astacopsidrilus naceri* Giani & Martin, 1995 (Phreodrilidae, Oligochaeta) en provenance des eaux souterraines du Maroc

J. Juget¹

M. Yacoubi-Khebiza²

Mots-clés : sous-écoulements, granulométrie, régime alimentaire, indice d'absorbance, compétitivité, *Astacopsidrilus*, *Trichodrilus*.

Les recherches écologiques concernant la nouvelle espèce marocaine de Phreodrilidae en provenance du sous-écoulement de divers oueds et de puits du Haut Atlas de la région de Marrakech nous ont permis de confirmer son statut d'espèce stygobie, sa préférence pour les biotopes hyporhéiques et les sédiments sableux ainsi que le rôle déterminant de la texture des sédiments sur son mode de répartition.

Une étude conjointe du bol alimentaire des représentants du genre *Astacopsidrilus* et du genre *Trichodrilus* qui cohabitent au titre de formes dominantes de la faune totale d'Oligochètes dans le sous-écoulement de l'Oued Makhfaman, affluent de l'Oued N'Fis (Haut Atlas, région de Marrakech) a été réalisée sur la base notamment du calcul du nombre et de la taille des particules sableuses ingérées. Cette analyse a révélé la plus grande capacité d'absorption de l'appareil digestif de la nouvelle espèce de Phreodrilidae, comparativement aux représentants du genre *Trichodrilus*, considérés comme des limivores *sensu stricto* et permis d'aborder le comportement alimentaire de ces taxons en termes de compétitivité.

Research on the ecology of *Astacopsidrilus naceri* Giani & Martin, 1995 (Phreodrilidae, Oligochaeta) from the groundwaters of Morocco

Keywords : hyporheic interstitial biotopes, grain-size frequency, diet, absorbency, competitiveness, *Astacopsidrilus*, *Trichodrilus*.

An ecological approach to the distribution of *Astacopsidrilus naceri* in wells and hyporheic zone of rivers in the western High Atlas (Morocco) has enabled us to categorise this n. species as a member of stygofauna and demonstrate its preference for hyporheic biotopes and sandy sediments, as well as the preponderant role of granulometric factors in its distribution.

The gut content of two taxa, *Astacopsidrilus* and *Trichodrilus*, cohabiting and predominating the oligochaete fauna in the underflow of Oued Makhfaman, a tributary of Oued N'Fis (High Atlas, near Marrakech), could be characterized by the amount and size of the ingested sandy particles. This analysis showed a greater absorbency of the digestive system of *Astacopsidrilus naceri*, in comparison with to the genus *Trichodrilus* which is strictly limivorous. This suggests a competitiveness between these two taxa.

1. Introduction

La découverte récente dans les eaux souterraines du Maroc de représentants de la famille des Phreodrilidae constitue une originalité du point de vue biogéographique (Giani et al. 1995). 80% de la trentaine d'espèces actuellement identifiées au sein de cette famille

d'origine ancienne pan-Gondwanienne sont confinées au sud du Tropique du Capricorne dans l'hémisphère austral. Les espèces les plus septentrionales de la faune africaine, exception faite de *Astacopsidrilus naceri*, ont été décrites en provenance du lac Tanganyika (Brinkhurst 1970, Martin & Brinkhurst 1994, Martin & Giani 1995). La nouvelle espèce de Phreodrilidae récoltée dans les eaux souterraines du Maroc peut être considérée comme une forme relict, à l'instar des quelques espèces observées au nord du Tropique du Capricorne, et inféodées, sauf exception, à des sites refuges (anciens lacs, lacs de haute altitude, eaux souterraines).

1. Université Claude Bernard, Lyon 1, ESA 5023 - "Écologie des eaux douces et des grands fleuves", 43, Bd du 11 Novembre 1918. F. 69622 Villeurbanne Cedex

2. Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences Semlalia, Laboratoire d'Écologie animale (Hydrobiologie), B.P. S15. Marrakech, Maroc.

Dans le sous-écoulement des rivières et dans les puits du Haut Atlas de la région de Marrakech, *Astacopsidrilus naceri* cohabite avec deux espèces appartenant au genre *Trichodrilus* dont la majorité des 39 espèces actuellement connues sont inféodées aux eaux souterraines (Giani & Rodriguez 1994) ; il s'agit de *Trichodrilus allobrogum* Claparède, 1862 et de *Trichodrilus macroporophorus* Hrabé, 1954 dont la présence au Maroc se trouve confirmée (Martínez-Ansemil & Giani 1987).

Dans le cadre de recherches sur la structure et le fonctionnement des plaines alluviales, la capacité de nombreuses espèces de Crustacés et d'Oligochètes à occuper les habitats interstitiels souterrains en fonction de leur degré propre de stygophilie a pu être exploitée à différents titres : par exemple pour aborder la structure et contrôler la stabilité des communautés interstitielles à différentes échelles spatiales (Dole-Olivier et al. 1993) ou pour contrôler la vulnérabilité des eaux souterraines sous l'influence de la pollution (Lafont et al. 1992).

La cohabitation dans les biotopes hyporhéiques de l'Oued Makhfaman, affluent de l'Oued N'Fis, de représentants du genre *Astacopsidrilus* et du genre *Trichodrilus* au titre de formes dominantes (respectivement 45 % et 50 % de la faune totale d'Oligochètes) permet d'aborder l'écologie de la nouvelle espèce de Phreodrilidae en termes de préférendum et de compétitivité. La comparaison des préférendums granulométriques des genres *Astacopsidrilus* et *Trichodrilus* sera entreprise par le biais d'une étude des interrelations entre la texture du substrat, la composition du bol alimentaire et l'abondance relative de ces deux groupes de taxons.

2. Milieu, matériel et méthodes

L'étude porte sur l'Oued N'Fis et son affluent, l'Oued Makhfaman (Fig. 1 B). 3 stations ont été prospectées sur l'Oued N'Fis (N4, N5 et N6), de part et d'autre du barrage hydroélectrique de Lalla Takerkoust (Fig. 1 C) et 4 stations sur l'Oued Makhfaman (MB, MF, MA et ME, Fig. 1 D). La station N4, située à l'entrée de la retenue principale, se remarque par une vitesse d'écoulement des eaux faible, notamment entre mai et novembre (0,3 à 0,1 m/s), alors qu'elle peut atteindre 1 à 2,5 m/s en mars-avril et décembre, lors des crues. Du fait de sa position immédiatement au pied du barrage principal, N5 subit des variations très importantes du

débit et de la vitesse du courant, en raison des lâchers d'eau fréquents et irréguliers. Le débit lors de ces lâchers atteint 200 m³/s. A la station N6, qui est située à l'intérieur de la retenue inférieure, l'eau stagne en dehors des périodes de fonctionnement des turbines.

Les terrains qui affleurent dans les bassins versants de l'Oued N'Fis sont principalement d'âge jurassique, crétacé et éocène. Les terrains schisto-calcaires sont dominants (Roch 1939, Ferrandini & Lemarec 1982).

Les stations prospectées dans l'Oued Makhfaman sont situées à 700 m en amont de la retenue Lalla Takerkoust. La vitesse moyenne du courant est de 0,2 m/s. Les points de prélèvement MB, MF, MA et ME sont disposés le long d'une ligne partant du milieu du ruisseau vers la zone latérale. Les stations MB et MF sont situées dans l'eau et les stations MA et ME sont localisées dans la zone para fluviale. Ces stations sont espacées les unes des autres de 50 cm (Fig. 1 D).

L'eau est prélevée mensuellement par pompage aux profondeurs de 30, 60 et 90 cm en dessous de la surface des sédiments. Les mesures de la conductivité et du taux de saturation en O₂ sont pratiquées sur le terrain. L'eau destinée aux analyses chimiques au laboratoire est conservée dans des boîtes PVC. Les composés azotés (ammonium, nitrates, nitrites) et les orthophosphates ont été analysés par dosage colorimétrique (Rodier 1980).

Les sédiments sont prélevés par carottage en surface, à - 30 cm, - 60 cm et - 90 cm de profondeur. Chaque échantillon de 200 g est séché à l'étuve à 60 ° C pendant 24 h, puis tamisé pendant 25 minutes sur une colonne vibrante de 22 tamis à mailles décroissantes de 5 mm à 0,05 mm (norme AFNOR). Le refus partiel de chaque tamis, exprimé en pourcentage, permet de tracer les courbes de fréquences granulométriques. Les valeurs de la médiane et la déviation des quartiles S_0 , définie par la formule $S_0 = \sqrt{Q_3/Q_1}$, sont calculées Vatan 1967, Valette & Barusseau 1972, Villiers et al 1987).

La faune a été recueillie aux profondeurs de 30, 60 et 90 cm sous la surface du sédiment par pompage manuel selon la méthode Bou-Rouch (Bou & Rouch 1967, Bou 1974). Lors de chaque prélèvement, 40 l. d'eau sont pompés et filtrés. Dans chaque station, on a procédé à une dizaine de prélèvements, à raison d'un par mois, échelonnés sur la période 1993 - 1995. Les exemplaires d'Oligochètes destinés à l'inventaire sys-

Fig. 1. Milieu d'étude - A : Carte du Maroc ; B : Oued N'Fis et ses affluents ; C : Localisation des stations de l'Oued N'Fis au voisinage du barrage Lalla-Takerkoust ; D : Détail de la position des points de prélèvement dans l'Oued Makhfaman.

Fig. 1. Study area - A : Map of Morocco ; B : Oued N'Fis and its tributaries ; C : Location of the stations of Oued N'Fis near the dam Lalla-Takerkoust ; D : Detailed location of the stations of Oued Makhfaman.

tématique et à l'examen du bol alimentaire ont été éclaircis dans un milieu de montage à base de glycérine gélatinée phéniquée.

3. Résultats

3.1. Implication des paramètres environnementaux sur la structure des peuplements d'Oligochètes

La texture des sédiments et la composition chimique de l'eau interstitielle à l'emplacement des 3 stations localisées au niveau de l'Oued N'Fis et des 4 stations localisées au niveau de l'Oued Makhfaman font l'objet du tableau 1. Des données complémentaires détaillées relatives à la granulométrie des sédiments et à l'évolution spatiotemporelle des variables physico-chimiques

du milieu interstitiel des stations concernées peuvent être consultées in De Bovee et al. 1995 et Yacoubi-Khebiza 1996.

Les stations localisées au niveau de l'Oued Makhfaman, affluent de l'Oued N'Fis, sont regroupées, contrairement aux trois stations précédentes, dans un espace topographique très restreint regroupant sur un même profil transversal deux stations immergées et deux stations localisées en zone para fluviale (Fig. 1). La réduction importante de l'échelle spatiale contribue à privilégier la notion de microenvironnement et à majorer en valeur relative l'impact de la composante verticale dans l'interprétation des données. Les 4 stations localisées au niveau de l'Oued Makhfaman se démarquent des 3 autres stations par une texture beaucoup plus

Tableau 1. Granulométrie des sédiments et physico-chimie de l'eau interstitielle (valeurs moyennes) à différentes profondeurs (- 30 cm, - 60 cm et - 90 cm) à l'emplacement des stations ME, MA, MF, MB de l'Oued Makhfaman et des stations N4, N5 et N6 de l'Oued N'Fis. (Q1 et Q3 = quartiles ; M = médiane ; S₀ = indice de classement)

Table 1. Sediment granulometry and average physico-chemical characteristics of interstitial water at various depths (- 30 cm, - 60 cm and - 90 cm) of 4 stations of Oued Makhfaman (ME, MA, MF, MB) and 3 stations of Oued N'Fis (N4, N5, N6). (Q1 and Q3 = quartiles ; M = median ; S₀ = sorting index)

		Q1 (mm)	M (mm)	Q3 (mm)	S ₀	Conductivité (μS/cm)	O ₂ (% saturation)	NO ₃ (mgN/l)	NO ₂ (μgN/l)	NH ₄ (mgN/l)	PO ₄ (mgP/l)
ME	-30 cm	0,17	0,31	0,43	1,59	879	44,8	0,49	9,78	0,23	0,12
	-60 cm	0,20	0,45	0,75	1,94	868	54,8	0,41	7,98	0,23	0,09
	-90 cm	0,31	0,78	0,98	1,78	798	41,7	1,33	6,71	0,22	0,19
MA	-30 cm	0,16	0,31	0,70	2,09	905	62,5	0,29	2,82	0,23	0,10
	-60 cm	0,30	0,65	1,25	2,04	949	49,5	0,27	7,85	0,23	0,08
	-90 cm	0,20	0,40	0,82	2,02	950	35,3	0,37	5,85	0,22	0,13
MF	-30 cm	0,20	0,50	1,10	2,35	929	63,8	0,31	2,09	0,68	0,30
	-60 cm	0,13	0,40	1,15	2,97	954	54,6	0,27	2,00	0,58	0,44
	-90 cm	0,32	1,10	2,00	2,50	976	42,3	0,19	2,23	0,78	0,23
MB	-30 cm	0,09	0,24	0,56	2,50	947	74,8	0,44	6,26	0,53	0,44
	-60 cm	0,28	0,63	1,05	1,94	975	64,6	0,37	2,87	0,69	0,40
	-90 cm	0,50	1,05	1,90	1,95	1003	53,7	0,36	6,26	0,75	0,24
N4	-30 cm	0,18	0,30	0,66	1,97	778	78	1,30	8,56	0,52	0,014
	-60 cm	-	-	-	-	623	64	1,26	6,95	0,51	0,009
	-90 cm	-	-	-	-	650	61	0,83	3,94	0,33	0,010
N5	-30 cm	0,09	0,15	3,62	6,34	740	81	0,80	50,7	0,25	0,034
	-60 cm	-	-	-	-	1001	72	0,82	21,3	0,24	0,039
	-90 cm	-	-	-	-	964	61	0,60	16,3	0,17	0,026
N6	-30 cm	0,16	0,22	0,28	1,32	632	78	1,15	52,5	0,68	0,051
	-60 cm	-	-	-	-	759	60	1,07	54,5	0,61	0,052
	-90 cm	-	-	-	-	767	61	0,88	43,8	0,41	0,050

	ME			MA			MF			MB			N4	N5		N6
	- 30 cm	- 60 cm	- 90 cm	- 30 cm	- 60 cm	- 90 cm	- 30 cm	- 60 cm	- 90 cm	- 30 cm	- 60 cm	- 90 cm	- 30 cm	- 30 cm	- 60 cm	- 30 cm
<i>Astacopsidrilus naceri</i>	6,8	70,0	61,9	22,5	41,7	19,5	7,7	64,5	89,6	40,8	55,9	58,3	0,0	0,0	3,6	0,0
<i>Trichodrilus spp</i>	88,4	30,0	38,1	77,5	58,3	80,5	88,5	32,3	10,4	21,4	35,8	41,7	0,0	73,3	73,4	31,3
<i>Haplotaxis gordioides</i>	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	1,0	0,0
<i>Branchiura sowerbyi</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	3,1
<i>Rhyacodrilus spp</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,8	3,2	0,0	24,5	8,3	0,0	0,0	0,0	14,6	0,0
Tubificinae spp avec soies capillaires	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,7	0,7	56,2
Tubificinae spp sans soies capillaires	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17,8	2,6	9,4
<i>Nais communis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0
<i>Enchytraeus sp</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0
<i>Marionina sp</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lumbricidae sp</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Fig. 2. Texture des sédiments des stations MB, MF, MA et ME (Oued Makhfaman). Courbes de fréquences cumulées des sédiments prélevés à la surface (■), à 30 cm (□), à 60 cm (◆) et à 90 cm (◇).

Fig. 2. Granulometric cumulative frequency graphs of sediments taken from surface (■), 30 cm (□), 60 cm (◆) and 90 cm (◇) at stations MB, MF, MA and ME (Oued Makhfaman).

N'Fis et de l'Oued Makhfaman. Les chiffres expriment les densités relatives, en % de la faune totale d'Oligochètes, des divers taxons dont seuls ceux reconnaissables au niveau spécifique à l'état immature ont été répertoriés en qualité d'espèces distinctes. Chaque pourcentage exprime la valeur moyenne des abondances relatives calculées pour chaque station à différents niveaux à partir des données brutes datant de la période 1993 - 1995.

La lecture du tableau fait apparaître une forte disparité entre la structure des peuplements de l'Oued Makhfaman et celle concernant l'Oued N'Fis. Ainsi, la fréquence relative moyenne de l'espèce *A. naceri* qui atteint à elle seule 45 % de la faune totale d'Oligochètes à l'Oued Makhfaman chute à moins de 1 % dans les stations implantées sur l'Oued N'Fis en amont et en aval du barrage Lalla Takerkoust. Cette singulière disparité peut s'expliquer en première approximation par la granulométrie des sédiments ; les sédiments de texture grossière favorisent le développement de la nouvelle espèce de Phreodrilidae. On notera l'absence de cette espèce aux stations N4 (- 30 cm) et N6 (- 30 cm) où la charge en éléments fins (argile + limon) varie en moyenne de 68 % (station N6) à 82 % (station N4) et sa présence à la station N5 (- 60 cm) où prédominent les sables et les graviers (77 % de la masse totale du sédiment). On remarquera également qu'à l'emplacement des stations de l'Oued Makhfaman dont les sédiments en général bien classés comportent une phase sableuse prédominante, ce sont les sédiments dont la médiane est la plus élevée et correspond à une prédominance des sables grossiers qui renferment les plus forts pourcentages de *A. naceri*. L'absence de Phreodrilidae, contrairement aux représentants du genre *Trichodrilus* (notamment *T. allobrogum* et *T. macroporphorus*) dans plusieurs puits localisés au niveau des bassins versants de divers oueds de la région prospectée (Oueds N'Fis, Rheraya, Rdat, Ourika, Assif El Mal) tend à conforter cette hypothèse.

Le caractère stygobie de *A. naceri* ressort nettement, pour sa part, de l'examen de la faune d'Oligochètes associée. Les biotopes hyporhéiques de l'Oued Makhfaman hébergent plusieurs espèces stygophiles ou stygobies rattachées aux genres *Trichodrilus*, *Rhyacodrilus* et *Haplotaxis*, ce dernier représenté localement par *H. gordioides* (Hartmann 1821). La présence simultanée de cette espèce dans le sous-écoulement de l'Oued Makhfaman et le sous-écoulement de l'Oued N'Fis en

aval du barrage principal (N5, - 30 cm et - 60 cm) confirme, d'une part, le statut d'indicateur de flux hydriques orientés dans le sens nappe -> cours d'eau attribué à cette espèce et, d'autre part, le rôle de drain de nappe assuré simultanément par l'Oued Makhfaman et par l'Oued N'Fis en aval du barrage implanté entre le lac principal et le lac secondaire.

L'absence de Tubificidae de la sous-famille des Tubificinae (genres *Tubifex* et *Limnodrilus*) dans les 4 stations de l'Oued Makhfaman contraste avec leur prédominance en qualité d'espèces stygoxènes et tolérantes à la pollution organique à la station N6 où ils représentent, en l'absence de l'espèce *A. naceri*, 68 % de la faune totale d'Oligochètes dans un substrat comportant une fraction fine prédominante (68 % du poids total du sédiment) associée à une forte accumulation de débris organiques favorisée par la stagnation des eaux. Ces données corroborent les conclusions développées plus haut, en ce qui concerne l'écologie de la nouvelle espèce de Phreodrilidae.

Le calcul des coefficients de corrélation linéaire entre les divers paramètres caractéristiques du micro environnement auquel sont circonscrites les 4 stations de l'Oued Makhfaman permettra de tester certaines des hypothèses émises précédemment. Sur le tableau 3 figure la matrice des corrélations entre 13 paramètres dont 11 concernent la profondeur, la granulométrie du substrat et la chimie de l'eau interstitielle et les deux derniers l'abondance relative (cf. tableau 2) des deux séries de taxons prédominants (respectivement *Astacopsidrilus* et *Trichodrilus*). Les variables granulométriques et physico-chimiques sont extraites du tableau 1. Parmi les variables relevant de la texture figure le pourcentage pondéral des particules de la classe des poudres et des sablons (< 200 µm) en raison de l'implication de cette catégorie de particules dans l'alimentation d'*A. naceri* (cf. 3-2). Les pourcentages moyens des deux groupes prédominants de taxons (*A. naceri* et *Trichodrilus* spp.) sont calculés aux 3 niveaux (- 30 cm, - 60 cm et - 90 cm) des 4 stations ME, MA, MF et MB, au cours de la période 1993 - 1995, parallèlement aux analyses physico-chimiques.

Plusieurs conclusions découlent de la lecture du tableau 3.

a) En ce qui concerne l'eau interstitielle, les coefficients de corrélation négatifs entre la profondeur et le % de saturation en O₂ ($r = - 0,68$, $p \leq 0,05$) et entre la conductivité et l'azote nitrique ($r = - 0,78$, $p \leq 0,01$)

Tableau 3. Matrice des corrélations entre divers paramètres abiotiques et biotiques caractérisant la granulométrie du substrat, la physico-chimie des eaux interstitielles et les peuplements d'Oligochètes du sous-écoulement de l'Oued Makhfaman (paramètres extraits des tableaux 1, 2).

Coefficients de corrélation linéaire significatifs : * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; $n = 12$ (voir ch. 3-1).

Table 3. Correlation matrix between abiotic and biotic parameters in relation with sediment granulometry, physico-chemistry of the interstitial waters and relative abundance of oligochaete taxa from the subterranean biotopes of Oued Makhfaman (see tables 1, 2).

* : significance at 5 % level ; ** : significance at 1 % level ; $n = 12$ (see text, ch. 3-1).

	Profondeur	Médiane	Q ₁	Q ₃	% < 200 μm	O ₂	Conductivité	PO ₄	NO ₃	NO ₂	NH ₄	% <i>Astacopsidrilus</i>	% <i>Trichodrilus</i>
Profondeur	1	0,74 **	0,68*	0,64*	-0,70*	-0,68*	0,75*	-0,13	0,26	0,01	0,13	0,61*	-0,41
Médiane		1	0,90**	0,92**	-0,81**	-0,36	0,28	-0,05	0,08	-0,15	0,51	0,63*	-0,44
Q ₁			1	0,78**	-0,86**	0,33	0,27	-0,19	0,13	0,08	0,34	0,40	-0,21
Q ₃				1	-0,67*	-0,23	0,55	0,11	-0,24	-0,38	0,67*	0,60*	-0,43
% < 200 μm					1	0,59*	-0,06	0,40	-0,15	-0,06	-0,14	-0,32	0,01
O ₂						1	0,23	0,57	-0,26	-0,30	0,35	-0,12	-0,15
Conductivité							1	0,41	-0,78**	-0,42	0,69*	0,13	-0,18
PO ₄								1	-0,10	-0,53	0,70*	0,22	-0,45
NO ₃									1	0,35	-0,38	0,08	-0,10
NO ₂										1	-0,62*	-0,19	0,16
NH ₄											1	0,37	-0,43
% <i>Astacopsidrilus</i>												1	-0,92**
% <i>Trichodrilus</i>													1

confirment les conclusions précédentes. La même remarque s'applique à la corrélation positive significative entre la conductivité et la profondeur, s'il est fait exception de la station ME, implantée au niveau du parécoulement du ruisseau. Des corrélations positives statistiquement significatives sont à noter également entre la conductivité et l'azote ammoniacal et entre l'azote ammoniacal et les orthophosphates.

b) L'examen des corrélations inter-paramétriques dans lesquelles se trouvent impliqués des facteurs granulométriques est également digne d'intérêt. On retiendra, en particulier, la corrélation positive hautement significative entre paramètres relevant exclusivement de la granulométrie tels que la médiane (M), le 1^{er} quartile (Q₁) et le 3^{ème} quartile (Q₃) ainsi que, bien qu'à un degré moindre, entre chacun de ces 3 paramètres et la profondeur. Il convient de noter, par ailleurs, la corrélation négative, généralement hautement significative entre, d'une part, la fraction pondérale des sédi-

ments < 200 μm et, d'autre part, la médiane ($r = -0,81$, $p \leq 0,01$), le 1^{er} quartile ($r = -0,86$, $p \leq 0,01$) et le 3^{ème} quartile ($r = -0,67$, $p \leq 0,05$). Celle-ci peut s'expliquer par le fait que, d'un point de vue statistique, les valeurs des paramètres M, Q₁ et Q₃ auxquels on peut reprocher, conformément à l'opinion de Berthois (1975), de ne prendre en compte que 50 % de la partie centrale du sédiment, sont corrélées négativement avec celles qui caractérisent la fraction argilo-limono-sableuse < 200 μm .

c) L'impact prioritaire de la granulométrie, par comparaison avec les paramètres relevant de la chimie des eaux interstitielles, sur la structure des peuplements de *A. naceri* se traduit par le fait qu'il n'existe de corrélation positive et statistiquement significative qu'entre l'abondance relative de cette espèce, d'une part, la médiane, le 3^{ème} quartile et la profondeur, d'autre part, ce dernier paramètre conditionnant les deux précédents. Un tel impact n'est pas décelable en revanche sur

l'abondance relative de *Trichodrilus* spp qui manifeste une certaine indifférence à la granulométrie. L'absence de corrélation entre la fréquence relative de chacun des 2 groupes prédominants de taxons et le % de saturation en O_2 de l'eau interstitielle peut s'interpréter, pour sa part, comme la conséquence du fait que ce taux de saturation ($\geq 35\%$) ne présente pas, quelle que soit la profondeur, le caractère d'un véritable facteur limitant pour les Oligochètes concernés.

3.2. Contribution à l'étude du régime alimentaire de *Astacopsidrilus naceri*

L'examen du bol alimentaire des Oligochètes aquatiques permet d'assimiler la majorité des espèces, exception faite des espèces prédatrices et algivores, à des limivores *sensu lato*. Ce terme fait allusion à la fraction fine (argiles + limons fins et grossiers) consommée préférentiellement par ce type d'organismes. La texture des sédiments de l'Oued Makhfaman comporte une fraction sableuse prédominante, la fraction fine ($< 50\ \mu m$) étant généralement négligeable (Fig. 2). La fraction granulométrique équivalente aux sables fins et comprise entre 50 et 200 μm atteint, pour sa part, une valeur moyenne voisine des 20 % du poids total du sédiment.

L'examen du bol alimentaire des Phreodrilidae et Lumbriculidae caractéristiques de la faune interstitielle souterraine de cet oued et considérés a priori comme des limivores révèle la présence en nombre variable de particules minérales de la classe des sablons dont le diamètre maximal est voisin de 200 μm . Ce constat préliminaire nous a conduits à entreprendre une étude plus détaillée de la composition des sédiments ingérés par ces deux catégories de taxons. Cette étude repose plus précisément sur l'examen de 2 types de paramètres :

a) d'une part, la taille maximale des particules minérales ingérées par chaque individu, celle-ci étant mesurée en se référant au plus grand axe de ces particules. Ce paramètre peut être confronté au diamètre maximum de l'intestin en vue de définir un indice d'absorbance (Juget 1979).

b) d'autre part, le nombre de particules minérales ingérées de diamètre supérieur à 50 μm . Le calibre des particules constituant le bol alimentaire pouvant être matérialisé par 3 diamètres principaux rectangulaires inégaux, c'est en l'occurrence l'axe intermédiaire qui a

été conventionnellement retenu pour identifier ce type de particules assimilables à la classe des sablons, en raison de sa conformité avec les données du tamisage, le refus de chaque tamis étant conditionné, en principe, par le diamètre intermédiaire (Prenant 1958).

Ces deux séries de mesures ont porté chacune sur une centaine d'individus (soit 40 à 50 % des individus récoltés dans chacune des deux catégories de taxons) dont l'intestin accusait un diamètre maximum relativement homogène (Tableau 4) et comblé de manière substantielle ($> 25\%$ de la longueur de l'intestin) par le bol alimentaire.

Dans un souci de normalisation des données biologiques et en vue de leur mise en conformité avec les variables environnementales analysées précédemment, la valeur moyenne des paramètres suivants : nombre de particules sableuses ingérées (s), taille maximale des particules sableuses ingérées (S), diamètre maximum de l'intestin (I), indice d'absorbance (S/I) a été calculée pour chacun des 3 niveaux (- 30 cm, - 60 cm et - 90 cm) de chacune des 4 stations de l'Oued Makhfaman et, dans un 2^e temps, pour l'ensemble des 4 stations sur la base des 12 valeurs moyennes précédentes. La moyenne obtenue par ce mode de calcul (modalité A) ne diffère pas de manière significative de celle obtenue en prenant en compte d'emblée l'ensemble des individus concernés, toutes stations et tous niveaux confondus (modalité B) : pour chacun des 4 paramètres, la moyenne X_A appartient à l'intervalle de confiance au risque 5 % de la moyenne X_B (Tableau 4). La comparaison des valeurs moyennes des paramètres relatifs au régime alimentaire (s, S, S/I) de chacune des deux catégories de taxons aboutit au constat suivant. Le nombre moyen de particules de la classe des sables ingérées par *A. naceri* est plus de 4 fois supérieur à celui observé chez *Trichodrilus* spp. et la taille maximale des particules en moyenne 1,4 fois supérieure à celle des particules ingérées par *Trichodrilus* spp.. L'indice d'absorbance S/I, en moyenne de 0,48 chez *Astacopsidrilus* et de 0,32 chez *Trichodrilus*, évolue d'un groupe systématique à l'autre dans les mêmes proportions que le paramètre S : il s'avère, en moyenne, 1,5 fois plus élevé chez *A. naceri*, indépendamment de la taille de l'intestin dont le diamètre maximum est sensiblement identique dans les deux catégories de taxons.

Le tableau 5 révèle l'existence, au sein de chacun des deux taxons *Astacopsidrilus* et *Trichodrilus*, de coefficients de corrélation linéaire tous significatifs

Tableau 4. Estimation des valeurs moyennes et de leur intervalle de confiance au risque 5 %, selon les modalités de calcul A et B (cf. 3-2), de 4 paramètres relatifs au régime alimentaire des taxons dominants d'Oligochètes du sous-écoulement de l'Oued Makhfaman.
s : nombre de particules sableuses ingérées - S : taille maximale des particules sableuses ingérées
I : diamètre maximum de l'intestin - S/I : indice d'absorbance

Table 4. Mean values with 95 % confidence intervals of 4 parameters related to the diet of the predominant oligochaete taxa from the subterranean biotopes of Oued Makhfaman (calculation according to the methods A and B defined in ch. 3-2).
s : number of sandy particles recorded in the gut content - S : greatest size of sandy particles recorded in the gut content
I : maximum diameter of the intestine - S/I : absorbency of the digestive system.

	<i>Astacopsidrilus</i>				<i>Trichodrilus</i>			
	s	S (μm)	I (μm)	S/I	s	S (μm)	I (μm)	S/I
$\overline{X}_A$	9,0 ± 3,2	102 ± 6,8	216 ± 22	0,48 ± 0,04	2,2 ± 2,1	75 ± 10	233 ± 38	0,32 ± 0,04
$\overline{X}_B$	9,5 ± 1,7	104 ± 5,1	221 ± 10	0,49 ± 0,03	2,0 ± 0,8	75 ± 8	231 ± 16	0,33 ± 0,03

entre les divers paramètres biotiques relevant du régime alimentaire (couples s - S, S - I, S - S/I), ce qui tend à confirmer la fiabilité, du point de vue méthodologique, des paramètres pris en compte. La dérive du régime alimentaire de type limivore vers un régime mixte limivore-arenivore incluant des particules sableuses et quantifiable par la mesure de la variable (s) s'avère, pour sa part, indépendante de la composition granulométrique du substrat mais plus ou moins étroitement solidaire de la structure des peuplements. Plus précisément, la réduction, en pourcentage, des effectifs de l'un des deux taxons s'accompagne non seulement de l'augmentation corrélative des effectifs de l'autre taxon, (% *Astacopsidrilus* - % *Trichodrilus*, r : - 0,92 ** ; Tableau 3) mais également de l'accroissement significatif chez cet autre taxon du taux d'ingestion (s) de particules sableuses, et *vice-versa* (s (*Astacopsidrilus*) - % *Trichodrilus*, r : - 0,92 ** ; s (*Trichodrilus*) - % *Astacopsidrilus*, r : - 0,58 * ; Tableau 5).

4. Discussion

Les résultats obtenus dans le contexte géographique et hydrologique particulier propre à cette étude per-

mettent de confirmer le caractère stygobie de la nouvelle espèce de Phreodrilidae, décrite en provenance du Haut Atlas. Il convient toutefois de préciser que ce taxon dont le type a été décrit en provenance d'un puits de la région de Guelmim, montre une préférence pour le milieu interstitiel hyporhéique (potamostygale *sensu* Botosaneanu 1986) de divers oueds du Haut Atlas occidental, comparativement aux nombreux puits explorés dans la même région et où cette espèce n'a été recensée qu'à titre exceptionnel. Le milieu interstitiel souterrain des plaines alluviales peut être considéré comme un milieu - refuge pour les espèces épigées soumises à des perturbations hydrauliques importantes telles que les crues. Dans un cadre conceptuel différent qui prend en compte non pas la dynamique de répartition de populations locales au sein de leur micro environnement actuel mais l'évolution de l'aire de répartition à la surface du globe terrestre au cours des temps géologiques de certains taxons, en l'occurrence les représentants de la famille des Phreodrilidae, la notion de site refuge peut être également évoquée. Ainsi peut s'expliquer la présence d'espèces relictées, telle *A. naceri*, dans les biotopes hyporhéiques et les nappes phréatiques du Haut Atlas Marocain, zone géogra-

Tableau 5. Relations interparamétriques dans lesquelles se trouve impliqué le régime alimentaire (Oligochètes du sous-écoulement de l’Oued Makhfaman), (voir légende du tableau 4).
(a) : relations entre variables biotiques - (b) : relations entre variables biotiques et abiotiques
Coefficients de corrélation linéaire significatifs : * : $p \leq 0,05$; ** : $p \leq 0,01$; $n = 12$.

Table 5. Interparametric relationships taking into account diet parameters (oligochaetes from the subterranean biotopes of Oued Makhfaman), (see legend table 4).
(a) : linear correlation between biotic variables - (b) : linear correlation between biotic and abiotic variables
* : significance at 5 % level ; ** : significance at 1 % level ; $n = 12$

(a)			(b)		
s (<i>Astacopsidrilus</i>)	- S (<i>Astacopsidrilus</i>)	: $r = 0,75$ **	s (<i>Astacopsidrilus</i>)	- Mediane (sédiment)	: $r = 0,45$
s (<i>Trichodrilus</i>)	- S (<i>Trichodrilus</i>)	: $r = 0,65$ *	s (<i>Trichodrilus</i>)	- Mediane (sédiment)	: $r = - 0,25$
S (<i>Astacopsidrilus</i>)	- I (<i>Astacopsidrilus</i>)	: $r = 0,70$ *	S (<i>Astacopsidrilus</i>)	- Mediane (sédiment)	: $r = 0,33$
S (<i>Trichodrilus</i>)	- I (<i>Trichodrilus</i>)	: $r = 0,78$ **	S (<i>Trichodrilus</i>)	- Mediane (sédiment)	: $r = - 0,43$
S (<i>Astacopsidrilus</i>)	- S/I (<i>Astacopsidrilus</i>)	: $r = 0,59$ *	s (<i>Astacopsidrilus</i>)	- % < 200 μ m (sédiment)	: $r = - 0,04$
S (<i>Trichodrilus</i>)	- S/I (<i>Trichodrilus</i>)	: $r = 0,68$ *	s (<i>Trichodrilus</i>)	- % < 200 μ m (sédiment)	: $r = 0,06$
s (<i>Astacopsidrilus</i>)	- % <i>Astacopsidrilus</i>	: $r = 0,92$ **	S (<i>Astacopsidrilus</i>)	- % < 200 μ m (sédiment)	: $r = 0,30$
s (<i>Astacopsidrilus</i>)	- % <i>Trichodrilus</i>	: $r = - 0,92$ **	S (<i>Trichodrilus</i>)	- % < 200 μ m (sédiment)	: $r = 0,49$
s (<i>Trichodrilus</i>)	- % <i>Trichodrilus</i>	: $r = 0,58$ *			
s (<i>Trichodrilus</i>)	- % <i>Astacopsidrilus</i>	: $r = - 0,58$ *			
S (<i>Astacopsidrilus</i>)	- % <i>Astacopsidrilus</i>	: $r = 0,69$ *			
S (<i>Trichodrilus</i>)	- % <i>Trichodrilus</i>	: $r = 0,19$			
S/I (<i>Astacopsidrilus</i>)	- % <i>Astacopsidrilus</i>	: $r = 0,20$			
S/I (<i>Trichodrilus</i>)	- % <i>Trichodrilus</i>	: $r = 0,52$			

phique nettement marginale par référence à l’aire de répartition de la famille des Phreodrilidae dont la grande majorité des espèces sont confinées au sud du Tropical du Capricorne.

Cette étude révèle, par ailleurs, la préférence de la nouvelle espèce de Phreodrilidae pour les sédiments grossiers à dominante sableuse, ce qui tend à démarquer son préferendum granulométrique de celui des espèces du genre *Trichodrilus* telle *T. allobrogum* que l’on peut classer parmi les espèces phréatophiles, qui est fréquemment observée dans les puits et qui est apte à coloniser des sédiments hétérogènes dans lesquels les éléments fins contribuent à colmater les interstices aussi bien que des sédiments grossiers relativement bien classés.

Dans une étude récente consacrée aux Crustacés stygobies interstitiels du Haut Atlas Marocain, De Bovee

et al. (1995) remarquent également que les espèces du genre *Typhlocirolana*, isopode dont la taille maximale (12 mm) s’apparente à celle de *A. naceri* ($14,2 \pm 2,7$ mm, chez une dizaine d’individus matures en provenance de l’Oued Makhfaman) montrent une préférence pour les sédiments dont la médiane varie de 0,53 à 0,80 mm. Ces valeurs sont proches de la médiane ($0,57 \pm 0,28$ mm, $n = 12$, Tableau 1) caractérisant les sables de l’Oued Makhfaman lesquels abritent une population importante de l’espèce *A. naceri*. Le comportement fouisseur de cet Oligochète, capable de déplacer les grains du substrat, comportement qui s’applique également aux isopodes stygobies du genre *Typhlocirolana*, est associé à l’exploitation à des fins alimentaires de la fraction argilo-limono-sableuse des sédiments.

L’étude comparée du bol alimentaire de la nouvelle espèce de Phreodrilidae et des représentants du genre

Trichodrilus est aussi digne d'intérêt. Parmi les individus testés de *A. naceri*, seule une faible minorité (environ 10 %) accusait dans leur bol alimentaire une absence totale de particules sableuses, le nombre d'éléments de la classe des sables oscillant, selon les individus, entre les extrêmes de 0 et 40, soit une moyenne proche de 10 par individus. Au contraire, plus de la moitié des individus testés rattachés au genre *Trichodrilus*, quel que soit le taux de remplissage de leur tube digestif, ne présentaient aucune particule de diamètre $> 50 \mu\text{m}$ au sein du bol alimentaire. La valeur moyenne du diamètre intermédiaire (comparativement à celle du plus grand axe) des particules sableuses de taille maximale ingérées par cette même catégorie d'Oligochètes (soit $0,66 \times 75 \mu\text{m}$) équivaut, pour sa part, à la limite conventionnellement adoptée pour séparer les limons les plus grossiers des sablons les plus fins, ce qui correspond au statut de limivore *sensu stricto* attribué à ce taxon.

La comparaison des indices d'absorbance (S/I) propres aux deux catégories de taxons prédominants de l'Oued Makhfaman tend à confirmer ce diagnostic. Cet indice, majoré de plus de 30 %, en moyenne, chez *Astacopsidrilus* traduit, compte tenu du fait que la taille maximale de l'intestin s'avère sensiblement identique dans les deux groupes d'Oligochètes concernés, une capacité relative d'absorption de l'appareil digestif plus étendue chez l'espèce représentative de la famille des Phreodrilidae que chez les représentants de la famille des Lumbriculidae considérés comme des limivores *sensu stricto*. La valeur moyenne de l'indice d'absorbance, soit 0,32 pour un diamètre (I) de l'intestin de 0,23 mm, telle qu'elle caractérise les représentants du genre *Trichodrilus* en provenance de l'Oued Makhfaman, s'inscrit dans le diagramme de dispersion des couples de valeurs des 2 variables S/I et I concernant une quinzaine d'espèces d'Oligochètes aquatiques comprenant des formes stygophiles telles *Trichodrilus strandi* Hrabé 1936 et *Rhyacodrilus falciformis* Bretscher 1901 et des formes stygoxènes en provenance de la région Rhône-Alpes et de sédiments de texture diverse allant des limons argileux aux graviers sableux (Juget 1979).

La cohabitation dans la zone hyporhéique de l'oued Makhfaman d'un peuplement mixte comprenant parmi les formes dominantes d'Oligochètes deux catégories de taxons dont les valences écologiques respectives sont assorties de préférendums granulométriques dis-

tincts permet d'aborder l'écologie de la nouvelle espèce de Phreodrilidae en termes de compétitivité.

Les modes et les degrés divers d'interaction qui affectent, par voie de réciprocité, la répartition et le régime alimentaire des populations de *Astacopsidrilus* et *Trichodrilus* peuvent se concevoir comme l'expression d'une compétition interspécifique. En ce qui concerne *A. naceri* rien cependant ne permet de dire que les préférences granulométriques de cette espèce ne préexistaient pas à une cohabitation avec *Trichodrilus*. Et, dans la mesure où se trouve privilégiée une relation de cause à effet dans le sens structure des populations $\rightarrow$ dynamique du comportement alimentaire, cette dynamique peut aussi bien s'interpréter comme une illustration des capacités, héritées du patrimoine génétique de cette espèce relicte, d'exploiter avec le maximum d'efficacité les réserves énergétiques de son environnement. L'étude du régime alimentaire d'autres espèces de Phreodrilidae, en particulier de l'espèce phréatobie *Phreodrilus subterraneus* Beddard 1892, récoltée dans un puits de Nouvelle Zélande, serait, à cet égard, digne d'intérêt.

Travaux cités

- Berthois L. 1975. — *Les roches sédimentaires. 1 - Étude sédimentologique des roches meubles (Techniques et Méthodes)*. Douin (ed.), Paris : 278 p.
- Botosaneanu L. (ed.) 1986. — *Stygofauna mundi*. E.J. Brill / Dr. W. Backhuys, Leiden, 744 p.
- Bou C. 1974. — Recherches sur la faune souterraine. Méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Ann. Spéol.*, 29 : 611 - 619
- Bou C. & Rouch R. 1967. — Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 265 : 369 - 370.
- Brinkhurst R.O. 1970. — A further contribution towards a study of the aquatic Oligochaeta of Africa. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 80 : 101-108.
- De Bovee F., Yacoubi-Khebiza M., Coineau N. & Boutin C. 1995. — Influence du substrat sur la répartition des Crustacés stygobies interstitiels du Haut Atlas occidental. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 80 : 453-468.
- Dole-Olivier M.J., Creuzé Des Chatelliers M. & Marmonier P. 1993. — Repeated gradients in subterranean landscape - Example of the stygofauna in the alluvial flood plain of the Rhone River (France). *Arch. Hydrobiol.*, 127 : 451-471.
- Ferrandini J. & Lemarrec A. 1982. — Nouvelles observations géologiques dans la "zone des cuvettes" d'Ait Ourir (sous-zone septentrionale du Haut Atlas). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 295 : 813-816.
- Giani N., Martin P. & Juget J. 1995. — A new species of Phreodrilidae (Oligochaeta), *Astacopsidrilus naceri*, sp. n. from Morocco (North Africa) with notes on the biogeography of the family. *Can. J. Zool.*, 73 : 2375-2381.

- Giani N. & Rodriguez P. 1994. — New species of the genus *Trichodrilus* (Oligochaeta, Lumbriculidae). *Zoologica Scripta*, 23 : 33-41.
- Juget J. 1979. — La texture des sédiments et le régime alimentaire des Oligochètes limniques. *Hydrobiologia*, 65 : 145-154.
- Lafont M., Durbec A. & Ille C. 1992. — Oligochaete worms as biological descriptors of the interactions between surface and ground waters : a first synthesis. *Regulated rivers : research and management*, 7 : 65-73.
- Martin P. & Brinkhurst R.O. 1994. — A new species of *Insulodrilus* (Oligochaeta, Phreodrilidae) from lake Tanganyika (East Africa) with notes on the oligochaete fauna of the lake. *Arch. Hydrobiol.*, 130 : 249-256.
- Martin P. & Giani N. 1995. — *Insulodrilus martensi*, a new species of Phreodrilidae (Oligochaeta) from Lake Tanganyika (East Africa). *Annls Limnol.*, 31 : 3-8.
- Martínez-Ansemil E. & Giani N. 1987. — The distribution of aquatic Oligochaetes in the south and eastern Mediterranean area. *Hydrobiologia*, 155 : 293-303.
- Prenant M. 1958. — Écologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246 : 1582-1585.
- Roch E. 1939. — Description géologique des montagnes à l'Est de Marrakech - Notes Mem. Serv. Geol. Maroc : 245 p. + 5 pls.
- Rodier J., 1980 - *L'analyse de l'eau : eaux naturelles, eaux résiduaires, eau de mer*. Dunod., Paris, 629 p.
- Valette N.J. & Barusseau J.P. 1972. — Techniques d'étude des sédiments. D.E.A., Univ. Perpignan, Centre Rech. Sédim. mar. : 79 p.
- Vatan A. 1967. — *Manuel de sédimentologie*. Ed. Techn., Paris, 377 p.
- Villiers L., Christen D. & Sévère A. 1987. — Investigations sur l'écologie des sables lagunaires biogènes de l'atoll de Mururoa (Tuamotu - Polynésie Française) . ORSTOM Tahiti, Notes et Docum., 36 : 1-98.
- Yacoubi-Khebiza M. 1996. — Biocénoses aquatiques interstitielles des vallées du Haut Atlas de Marrakech : microdistribution, dynamique de répartition, écologie et biogéographie. Thèse d'Etat. Fac. Sci. Marrakech : 374 p.