



HAL
open science

Les invertébrés, proies des limicoles

Alain Ponsero, Anthony Sturbois

► **To cite this version:**

Alain Ponsero, Anthony Sturbois. Les invertébrés, proies des limicoles. Syndicat Mixte Baie de Somme, Forum des Marais atlantiques,. Manuel des d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières, Aesturia, 775p, 2012, Parole des Marais atlantique. hal-00671250

HAL Id: hal-00671250

<https://hal.science/hal-00671250>

Submitted on 17 Feb 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les invertébrés des estrans meubles et rocheux

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Le benthos

Le terme benthos regroupe l'ensemble des organismes vivant en relation étroite avec les fonds subaquatiques (marins ou dulcicoles). Il regroupe notamment le phytobenthos (végétaux, dont les algues et les phanérogames) et le zoobenthos (animaux) (Dauvin, 1997). Il est possible de distinguer l'épibenthos, qui vit en surface, de l'endobenthos qui se situe dans la couche de sédiment.

Les organismes benthiques sont classés en fonction de leur taille. Les limites de classes sont déterminées et standardisées en fonction des mailles de tamis utilisés pour leur récolte. On distingue :

- le microbenthos, de taille inférieure à 63 μm ,
- le macrobenthos, de taille supérieure à 1 mm,
- le méiobenthos, de taille comprise entre 1 mm et 63 μm (0,063 mm).

Le microphytobenthos est l'une des principales composantes de la production primaire des vasières intertidales (Colijn & de Jonge, 1984 ; Blanchard & Cariou-Le Gall, 1994 ; Guarini *et al.*, 2000) et des estuaires (Moderan, 2010). Les microalgues benthiques constituent le biofilm à la surface des sédiments (algues eucaryotes photosynthétiques, essentiellement diatomées). Elles sont capables de migrer à la surface pour photosynthétiser durant l'émersion (Serôdio *et al.*, 1997). Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études se sont intéressées à la quantification de la production primaire benthique et à son devenir dans le réseau trophique (Riera *et al.*, 1996 ; Guarini *et al.*, 2000 ; Leguerrier *et al.*, 2003 ; Leguerrier, 2005).

Si le sujet est mieux connu pour les macroinvertébrés et les poissons, la consommation du biofilm par les limicoles a, jusqu'à présent, été peu étudiée. D'importants volumes ont pourtant été observés dans l'estomac de certaines espèces de bécasseaux (Mathot *et al.*, 2010), ce qui pourrait fournir jusqu'à 50 % des ressources (Kuwaie *et al.*, 2008).

Le méiobenthos comprend les protozoaires et de petits métazoaires. Il colonise l'eau interstitielle des particules de sédiments. Il joue un rôle important et maintenant reconnu dans le fonctionnement des écosystèmes marins. On différencie la méiofaune vraie ou permanente composée d'espèces qui appartiennent durant tout leur cycle de vie à la méiofaune, du méiobenthos temporaire qui est composé des stades juvéniles du macrobenthos (Bachelet, 1987). Le méiobenthos comprend 22 des 33 phylums du règne animal (protozoaires, cnidaires, turbellariés, crustacés...) et constitue un véritable réservoir de biodiversité. Les nématodes peuvent constituer jusqu'à 85 % de la densité moyenne de la méiofaune (Montagna *et al.*, 1995) et présentent des productivités (rapports P/B) relativement élevées (Warwick & Price, 1979). Dans la baie de Marennes-Oléron, l'interaction trophique microphytobenthos-nématodes a pu être définie comme l'une des voies privilégiées dans les transferts de matière et d'énergie vers les échelons supérieurs (Riera *et al.*, 1996). Outre sa contribution aux flux d'énergie et à la dégradation de la matière organique, le méiobenthos constitue une source de nourriture pour de nombreuses espèces dépositives du macrobenthos (Coull *et al.*, 1979) ou des poissons, notamment des poissons plats (Leguerrier, 2005).

Le macrobenthos est un élément clef du fonctionnement des écosystèmes estuariens ou intertidaux. Sa contribution aux cycles trophique et biogéochimique est essentielle au fonctionnement des écosystèmes littoraux (Dame, 1996). De nombreux auteurs ont mis en évidence le rôle prépondérant du macrobenthos dans les réseaux trophiques benthiques et pélagiques (Goss-Custard, 1980 ; Baird *et al.*, 1985 ; Goss-Custard, 2006), et en particulier son importance nutritionnelle pour l'avifaune. En regard de la part occupée par le macrobenthos dans l'alimentation des limicoles, la suite de ce chapitre lui sera entièrement consacrée.

Les caractéristiques des peuplements macrobenthiques

La zone intertidale, zone de balancement des marées, ou encore estran, est la zone du littoral qui subit l'alternance du flux et du reflux de la mer. Elle est donc limitée par les niveaux de hautes et basses mers des plus fortes marées de vives-eaux. Si le milieu marin est connu pour être un milieu de vie relativement stable par rapport au milieu terrestre, la zone intertidale peut, en revanche, être vue comme un milieu de vie extrême, du fait de son instabilité à différentes échelles de temps. Un simple cycle de marée entraîne notamment, sur 12 heures, des variations de la salinité, du taux d'humidité, de la température, de l'accessibilité à l'oxygène. L'ampleur et le sens de ces

variations dépendent du cycle saisonnier. En hiver, le retrait de la mer expose l'estran au gel et à de fortes baisses de salinité par les précipitations. En été, la forte évaporation augmente la salinité. Les élévations de température y sont importantes et le retour de l'onde de marée peut provoquer un choc thermique. Face à ces contraintes, les espèces d'estran meuble ont la possibilité de s'enfoncer dans le sédiment. Les espèces des estrans rocheux ont également développé des adaptations morphologiques et physiologiques.

De nombreux facteurs d'origine naturelle influent sur la composition des communautés benthiques : type de substrat, profondeur, exposition à la houle et aux courants, température, turbidité et conditions de lumière, composition chimique de l'eau... L'action de ces multiples contraintes s'exprime par l'étagement des communautés benthiques qui a été décrit aussi bien en milieux rocheux (Fischer-Piette, 1932) qu'en substrats meubles (Salvat, 1964). Le type de substrat détermine très largement la composition spécifique des peuplements de la macrofaune intertidale.

Les peuplements des substrats meubles

La distribution des biocénoses des substrats meubles intertidaux résulte essentiellement de l'influence conjointe de deux facteurs : l'hydrodynamisme et le niveau hypsométrique par rapport à la marée. L'exposition aux agents dynamiques (houle, courants, vents dominants) détermine directement la dimension des particules sédimentaires. Ainsi, à un fort hydrodynamisme sont associés des sédiments grossiers, propres, à porosité élevée et à dessiccation potentielle rapide. À l'opposé, à un hydrodynamisme faible correspond des sédiments fins, vaseux, riches en matière organique, colmatés et bien humectés.

La présence (ou non) de particules fines entraîne une cohésion plus ou moins élevée du sédiment, ce qui peut avoir des conséquences sur la composition benthique. La présence de particules fines permet la construction de terriers ou de galeries, propices à une endofaune tubicole. À l'opposé, l'envasement limite l'enfouissement d'espèces vagiles.

Les systèmes estuariens : reliant les fleuves à la mer, les estuaires représentent la forme la plus classique de transition entre le domaine continental et le domaine marin. C'est une zone de mélange entre les eaux marines salées et les eaux douces fluviales. Le gradient de salinité joue ici un rôle prépondérant dans le zonage des biocénoses. En effet, dans les estuaires, les espèces doivent être capables de résister à de larges gammes de salinité. Ainsi, la présence d'espèces typiquement marines ou typiquement dulçaquicoles est généralement accidentelle et le cortège faunistique est typiquement estuarien (Ysebaert, 2000).

Selon leur degré d'exposition aux agents dynamiques, les estrans sont dits de mode battu, semi battu ou abrité (Salvat, 1964). Cette exposition peut être également différente selon le niveau de marée et un gradient d'affinement du sédiment s'observe généralement du haut vers le bas de l'estran. Sur le plan biologique, le passage du mode battu au mode abrité (comme celui du haut vers le bas estran) se traduit généralement par une augmentation de l'abondance et surtout de la biomasse du macrobenthos en raison :

- d'un accroissement de la disponibilité en nourriture,
- d'un enrichissement spécifique correspondant au passage de biocénoses dominées par des espèces opportunistes (crustacés amphipodes ou isopodes) au régime détritivore ou carnivore,
- de biocénoses plus stables dominées par des annélides polychètes et des mollusques bivalves au régime suspensivore ou dépositivore.

La répartition des peuplements benthiques suit généralement une distribution en ceintures. Les principales biocénoses littorales de la Manche, de la mer du Nord et de l'océan Atlantique sont décrites, par exemple, dans Dauvin (1997).

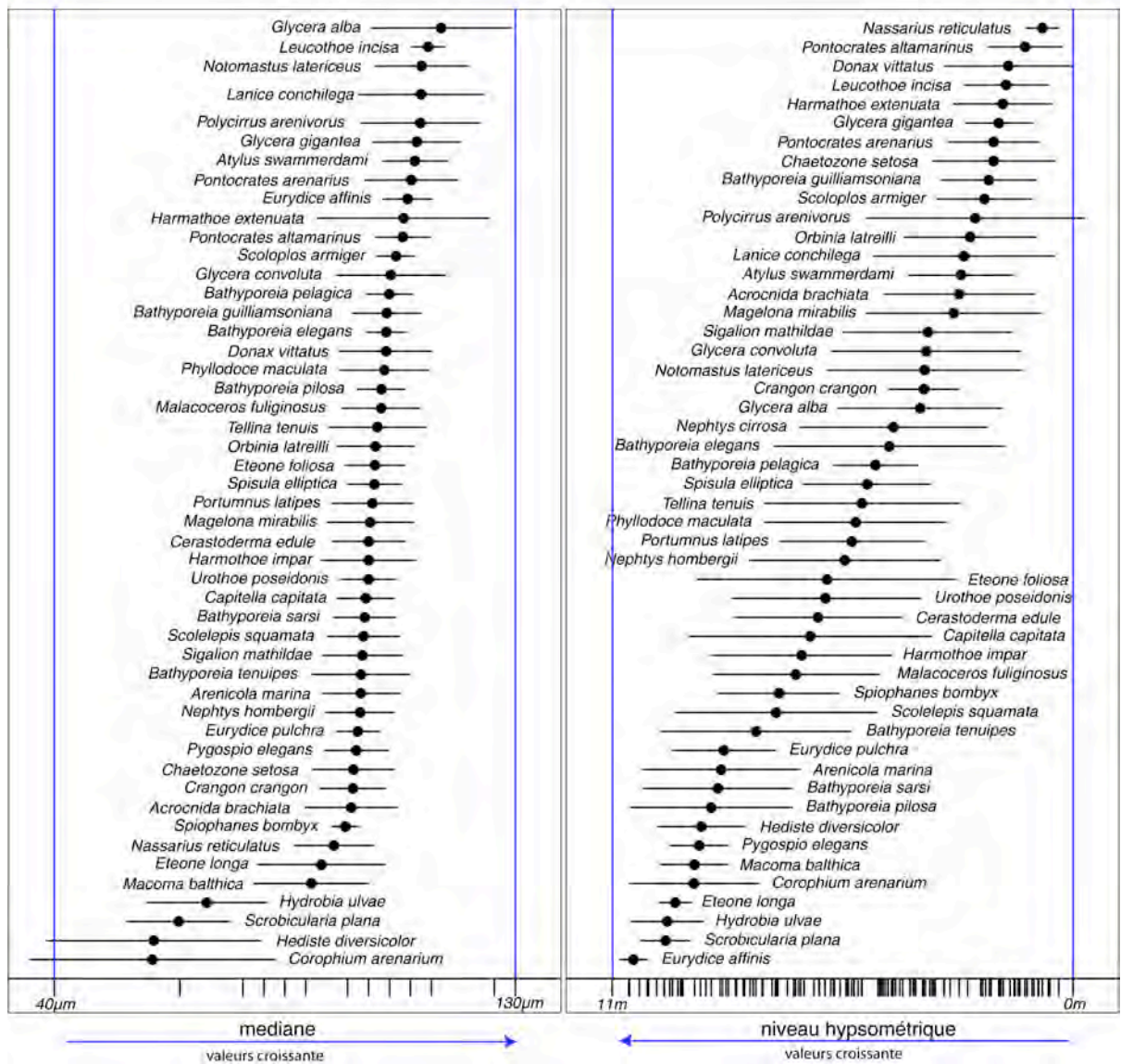


Figure 1 : exemple de préférendum des espèces benthiques de la baie de Saint-Brieuc, en fonction de niveau hypsométrique et de la granulométrie (ici, la mesure de la médiane)

La particularité d'un sédiment meuble est qu'il influence directement la composition du peuplement macrobenthique qui influence les propriétés physico-chimiques du sédiment (Aller, 1982 ; Ciutat *et al.*, 2007). L'ensemble des activités générées par les organismes benthiques modifie les propriétés physiques, chimiques et biologiques des sédiments. Ainsi, les altérations physiques induites par les organismes benthiques se caractérisent par des modifications :

- de la topographie,
- de la granulométrie et de la stratigraphie,
- de la stabilité et de la perméabilité des sédiments,
- de la concentration en oxygène,
- du potentiel redox,
- de la concentration de matière,
- des flux de nutriments,
- de l'enfouissement et du devenir des polluants.

La bioturbation peut se présenter sous différentes formes (Dauwe *et al.*, 1998 ; Gibson *et al.*, 2001), cependant, elle a toujours un rôle qui déstabilise les couches sédimentaires. À l'inverse, la présence de tubes, issus des espèces tubicoles (*Ampeliscidae*, *Chaetopteridae*, *Oweniidae*, *Terebellidae*...) et la présence d'espèces rampantes, souvent productrices de mucus (gastéropodes) auront un rôle de maintien des particules entre elles et donc de stabilisation du sédiment. La stabilité d'un substrat est donc le résultat d'un équilibre entre les espèces qui, par leur comportement, le stabilisent ou le déstabilisent ce qui, à terme, influence l'érosion sédimentaire d'une zone (Garcia, 2010).

Certaines activités anthropiques modifient, par ailleurs, les biocénoses de la frange côtière en agissant sur la masse d'eau et/ou sur le fond : extractions de sédiments, conchyliculture, effets de certaines pratiques de pêche, introduction d'espèces, rejet de polluants... Il est toutefois difficile de dissocier l'impact respectif des facteurs naturels et anthropiques (Trigui, 2009).

Les peuplements des substrats durs

En milieu rocheux, on peut distinguer la roche en place des champs de blocs. Ces derniers, par leur hétérogénéité structurelle, sont susceptibles d'offrir plus de microbiotopes accessibles à la faune de l'estran. À ces deux

entités rocheuses, il faut ajouter les galets, physiquement plus instables et moins aptes à être colonisés par la faune et la flore sessiles.

Si le zonage des espèces et des biocénoses dans l'espace intertidal est peu visible sur les substrats meubles, il apparaît plus évident sur les substrats durs (rendu visible par les différentes ceintures algales) ; il est décrit dans de nombreux ouvrages.

Le benthos des substrats durs présente généralement une plus forte abondance par unité de surface et une plus grande diversité d'espèces. Cette différence s'explique notamment par le fait que de nombreux organismes benthiques abritent une deuxième communauté variée d'animaux et de végétaux épibiontes (qui vivent sur la surface d'autres organismes). Même dans les eaux tempérées, les communautés vivant sur des substrats durs intertidaux colonisent souvent près de 100 % de la superficie du substrat disponible.

Les traits biologiques des espèces benthiques

Les organismes de la macrofaune benthique présentent des stratégies biologiques et démographiques variées : développement direct ou développement avec des stades larvaires planctoniques (pour environ 70 % des espèces), avec des durées de vie comprises entre quelques mois et plusieurs années. Les polychètes sont majoritairement carnivores, les crustacés sont essentiellement omnivores ou dépositivores, alors que les mollusques sont préférentiellement suspensivores (Garcia, 2010).

Population, communauté, peuplement, faciès, assemblage... autant de termes qu'il est nécessaire de redéfinir clairement, afin d'assurer une pleine compréhension des concepts écologiques (Dauvin *et al.*, 2008 ; Bioret *et al.*, 2009).

Population : ensemble des individus d'une même espèce qui vivent et se reproduisent sur un même territoire donné à un moment donné.

Peuplement ou **communauté** : se rapporte à un ensemble de populations d'espèces appartenant à un groupe taxonomique proche et qui occupent le même habitat, à un moment donné.

Assemblage : terme utilisé en analyse statistique qui désigne les espèces ou les stations caractérisant un groupe et qui montrent une forte similitude statistique, (faunistique ou biocénotique), lors d'une ou plusieurs campagnes de prélèvements.

Groupes trophiques

Les organismes benthiques sont capables de trouver leur source de nourriture dans trois principaux types d'environnement :

- le sédiment,
- à l'interface eau-sédiment,
- la colonne d'eau au-dessus du sédiment.

Il est possible de discriminer les espèces en considérant la nourriture qu'elles ingèrent. Hily & Bouteille (1999) définissent neuf catégories : carnivores, nécrophages, herbivores, suspensivores (qui se nourrissent par filtration), dépositives sélectifs (qui se nourrissent de particules organiques qui se déposent sur le sédiment), dépositives non sélectifs (qui ingèrent le sédiment dans lequel ils prélèvent la matière organique), microbrouteurs et autres (chémoautotrophes, parasites, etc.). À noter que certaines espèces comme *Macoma balthica* ou *Scrobicularia plana* sont anatomiquement capables de se nourrir, à marée haute, d'éléments en suspension et, à marée basse, d'éléments déposés sur le sédiment.

On observe une prédominance des dépositives (*Peringia ulvae*, *Abra* sp.,...) dans les sédiments vaseux et des suspensivores (*Donax vittatus*, *Cerastoderma edule*,...) dans les sédiments sableux (Beukema, 1976 ; Bachelet, 1987 ; Sauriau *et al.*, 1989 ; Wanink & Zwarts, 1993).

Biomasse et production

La biomasse est la masse totale de matière organique contenue dans les êtres vivants rapportée à l'unité de surface (en g de matière organique par mètre carré). La production désigne la quantité de biomasse produite par unité de temps (en g de matière organique par mètre carré et par an). Le rapport P/B traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse de la population par unité de temps.

La biomasse du benthos dépend de plusieurs facteurs, dont le substrat, la profondeur de l'eau, la salinité et l'hydrodynamisme. Les substrats vaseux, par leurs caractéristiques sédimentaires et chimiques, sont considérés comme étant les milieux les plus productifs de la frange côtière (*tableau I*).

Les mollusques bivalves peut représenter jusqu'à 80 % de la biomasse du benthos (Ramon, 2003) et jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes intertidaux (Beukema & Dekker, 2006).

Tableau I : biomasses et productions dans quelques estuaires et baies de la Manche et de la mer du Nord

| Site | auteurs | biomasse benthique gAFDW/m ² | production gAFDW/m ² /an | productivité P/B |
|-------------------------------|------------------------------------|---|-------------------------------------|----------------------|
| Wadden (NL) | Sea Beukema, 1976 | 27,6 | 39,6 | 1,43 |
| Forth (GB) | estuaries Mc Lusky & Elliott, 2004 | 16,9 15,0 10,49 | 18,20 20,65 12,97 | 1,08 1,38 1,24 |
| Humber (GB) | estuaries Desprez, 1994 | 24,8 | 28,2 | 1,14 |
| baie de Somme (F) | Sueur <i>et al.</i> , 2003 | 28,97 | 41,46 | 1,43 |
| baie du Mont-Saint-Michel (F) | Arbach Leloup <i>et al.</i> , 2007 | 12,3 | 16,05 | 1,3 |
| baie de Saint-Brieuc (F) | Ponsero & Le Mao, sous presse | 11,95 | | |

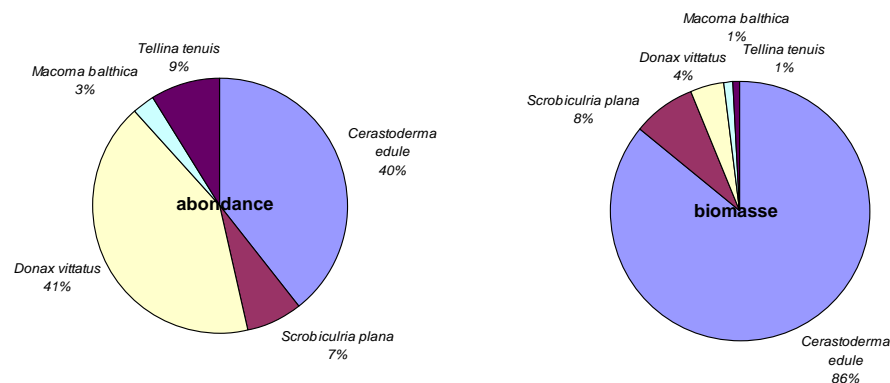


Figure 2 : abondance des mollusques bivalves et de leurs biomasses en baie de Saint-Brieuc (données personnelles)

Recrutement

On appelle recrutement (*settlement* en anglais), l'installation des larves planctoniques dans le sédiment. La température semble être un facteur primordial pour les possibilités de survie des larves planctoniques (Baggerman, 1953), surtout au moment de leur implantation dans le substrat. Le sédiment doit présenter des caractéristiques granulométriques favorables à la fixation de l'individu. On observe pour un certain nombre d'espèces une sélection active du site de recrutement (Montaudouin, 1997 ; Huxham & Richards, 2003). Par exemple, pour la Coque, la granulométrie du sédiment doit être comprise entre 50 et 200µm en baie de Somme (Lemoigne *et al.*, 1988), avec un taux d'humidité du sédiment suffisant pour permettre la survie des jeunes post larves (Dabouineau & Ponsero, 2009). Pour plusieurs espèces de bivalves (*Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*...). L'importance du phénomène de recrutement est liée à la suite d'un hiver rigoureux (Beukema *et al.*, 2001 ; Strasser *et al.*, 2003).

Croissance

Différents facteurs affectent la croissance des organismes benthiques, la saison, la localisation géographique (Hancock, 1967 ; Ducrotoy *et al.*, 1991), la température de l'eau (Smaal *et al.*, 1997 ; Dekker & Beukema, 1999), la disponibilité en nourriture ou la compétition intra et interspécifique (Flach, 1993 ; Jensen, 1993 ; Montaudouin & Bachelet, 1996 ; Williams *et al.*, 2004), les taux de parasitisme (Montaudouin & Bachelet, 1996 ; Montaudouin *et al.*, 2009). Pour de nombreuses espèces, la croissance est dépendante du temps d'immersion. Wanink & Zwarts (1993) ont montré que pour les bivalves *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis* et *Scrobicularia plana* et les polychètes *Arenicola marina*, *Nephtys hombergii* et *Nereis diversicolor* la croissance est corrélée au temps d'immersion. En baie de Saint-Brieuc, le doublement de la durée d'immersion explique environ 30 % de l'augmentation de la croissance pour les coques de première année, 20 % pour les coques de 2 ans et 10 % pour les individus de 3 ans (Ponsero *et al.*, 2009).

Mortalité

La densité de population des différentes espèces de macrofaune benthique dépend de leur taux de survie pendant tout leur cycle de vie, de la phase larvaire à la phase de recrutement, puis de la phase post-larvaire (Armonies, 1994), à la phase adulte (Dekker & Beukema, 1999). Les taux de survie du macrobenthos dépendent des concentrations en ressources trophiques (Kendall *et al.*, 1995), de l'impact parasitaire (Jonsson & André,

1992 ; Montaudouin, 1996 ; Montaudouin *et al.*, 2000) et de la pression de prédation par les limicoles, les poissons ou les crustacés (Sanchez-Salazar *et al.*, 1987; Richards *et al.*, 1999 ; Hiddink *et al.*, 2002). Dans les principales baies et estuaires européens, la consommation par l'avifaune représente entre 15 et 25 % de la biomasse (Meire *et al.*, 1994).

De même, la structure de taille ou d'âge des populations de macrofaune dépend non seulement de la réussite des recrutements (Bachelet, 1987), mais aussi du taux de survie par cohortes ou classes de taille (Bachelet, 1982), notamment en fonction de la sélectivité de leurs prédateurs (Zwarts & Blomert, 1992 ; Moreira, 1994). Les espèces benthiques montrent une importante variation interannuelle et inter-sites dans le succès de recrutement, les taux de croissance et de mortalité (Bourget & Brock, 1990 ; Coosen *et al.*, 1994).

L'impact de la pêche à pied de loisir ou pratiquée par des professionnels reste difficile à évaluer, mais peut s'avérer non négligeable sur la dynamique de population de certaines espèces. La gestion durable de l'exploitation de ces ressources passe obligatoirement par la connaissance des paramètres de structure démographique. En baie de Saint-Brieuc, un travail a, par exemple, été mené sur la Coque (*Cerastoderma edule*) afin de gérer durablement l'activité de pêche à pied professionnelle (Ponsero *et al.*, 2009 ; Dabouineau & Ponsero, 2009).

Tableau II : comparaison des flux trophiques entre le benthos et l'avifaune sur quelques sites de la Manche et de la mer du Nord (d'après Ponsero & Le Mao, sous presse).

| site | groupe d'espèces | auteurs | biomasse benthique gAFDW/m ² | consommation gAFDW/m ² /an |
|-------------------------------|--|---|---|---------------------------------------|
| Wadden Sea (NL) | limicoles, anatifés, larifés | Scheiffarth & Nehls, 1997 | 50 | 6,6 |
| Wadden Sea (D) Sylt-Romo | limicoles, anatifés, larifés | Scheiffarth & Nehls, 1997 | 50 | 8,7 |
| Wadden Sea (D) Königshafen | limicoles, anatifés, larifés | Scheiffarth & Nehls, 1997 | 65 | 17,6 |
| baie de Somme (F) | huit espèces : limicoles et Tadorne de Belon | Sueur <i>et al.</i> , 2003 | 28,97 | 7,14 |
| baie du Mont-Saint-Michel (F) | Limicoles, anatifés, larifés | Le Mao <i>et al.</i> , 2006 Arbach Leloup <i>et al.</i> , 2007 | 12,3 | 2,15 1,1g pour les limicoles |
| baie de Saint-Brieuc (F) | neuf espèces : limicoles et Tadorne de Belon | Ponsero & Le Mao, sous presse | 11,95 | 1,9 1,6 g pour les limicoles |

Connaître les principales espèces benthiques exploitées par l'avifaune

De nombreuses études ont été consacrées aux relations entre les limicoles et leurs proies, afin de déterminer la liste précise de celles-ci, (voir en particulier Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Goss-Custard, 2006 ; West *et al.*, 2007), les densités de proies disponibles (Dias *et al.*, 2009 ; Santos *et al.*, 2009), les différentes techniques de captures (Rosa *et al.*, 2007) ainsi que leurs besoins alimentaires journaliers (voir en particulier Kersten & Piersma, 1987 ; Goss-Custard, 2006).

La distribution des limicoles est fortement liée à celle de leurs proies (Evans *et al.*, 1984 ; McLusky & Elliott, 2004), notamment au cours de leurs migrations pré- et post-nuptiales (Piersma & Jukema, 1990) et pendant

l'hivernage (Piersma *et al.*, 1993). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité spécifique des oiseaux dépendent de la biomasse en producteurs et consommateurs benthiques (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998). Les ressources alimentaires doivent donc être suffisantes pour subvenir aux besoins énergétiques durant l'hiver, après la migration post-nuptiale ou avant la migration pré-nuptiale (Piersma, 1990 ; Degré, 2006).

L'analyse de la composition du benthos et l'évaluation des biomasses et éventuellement de la productivité sont donc essentielles. Cependant, seule une fraction de ce stock peut être consommée par les oiseaux en fonction de son accessibilité (profondeur d'enfouissement en fonction de la longueur du bec, granulométrie, teneur en eau...), de sa consommabilité (taille ingérable) et détectabilité (Quammen, 1982 ; Zwarts & Wanink, 1991 ; Zwarts & Wanink, 1993 ; Degré, 2006 ; Granadeiro *et al.*, 2006 ; Rosa *et al.*, 2007).

Le benthos bioindicateur

La faune macrobenthique est un bon bio-indicateur des conditions écologiques qui règnent à l'interface eau-sédiment. Les organismes et communautés benthiques se révèlent être particulièrement adaptés à l'évaluation de l'état des écosystèmes dans lesquels ils se développent (Gray & Pearson, 1982 ; Pearson & Rosenberg, 1978 ; Warwick, 1986 ; Dauer, 1993) :

- sa mobilité limitée l'empêche de fuir les perturbations et permet de donner une illustration fiable des conditions du site où les invertébrés se sont développés et où ils ont été récoltés, contrairement aux poissons ou aux autres espèces mobiles,
- les organismes benthiques ayant une durée de vie assez courte, les effets d'une pollution ponctuelle disparaissent d'une année sur l'autre. Cette durée de vie reste cependant suffisamment longue pour que les effets des perturbations cumulées sur une saison puissent être observés,
- les peuplements se composant de multiples espèces ayant des sensibilités spécifiques et des réponses différentes aux perturbations, leur structure reflète directement le stress subi par les organismes.

Les relations entre pollution organique et benthos ont été mises en évidence depuis les premières études de répartition des peuplements benthiques autour d'émissaires urbains dans les années 1965-1966 (Bellan-Santini, 1968). À la fin des années 1970, Pearson & Rosenberg (1978) ont en évidence les relations entre richesse spécifique, abondance, biomasse. Ces études reprises par Glémarec & Hily (1981) montrent que ces patrons de

dynamique de perturbation et de restructuration sont peu différents les uns des autres, quelle que soit la perturbation. Ceci a permis de constituer des groupes fonctionnels caractéristiques des niveaux de perturbation (Hily, 1984). Les indices biotiques marins sont fondés sur l'utilisation de cinq groupes écologiques de polluosensibilités différentes, identifiés par Hily (1984).

Tableau III : exemple de relation entre quelques espèces de benthos et d'oiseau (liste établie d'après 1. Sueur *et al.*, 1999 ; 2. Annezo & Hamon, 1989 ; 3. Ponséro *et al.*, 2008 ; 4. Henry & Monnat, 1981 ; 5. Triplet, 1984 ; 6. Triplet *et al.*, 1998)

| | annélides | | | | | | | | | | mollusques | | | | | | | | | | crustacés | | | | | | | | | | N proies par un prédateur | références | |
|---|-------------------------|--------------------------|-----------------------------|-------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------------------|--------------------------------|-----------------------|----------------------------------|---------------------------|----------------------------|------------------------|-----------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------------------|-----------------------------|------------------------|------------------------|----------|----------|----------|----------|---|---|----|---------------------------|------------|-----|
| | <i>Arenicola marina</i> | <i>Nephtys hombergii</i> | <i>Hediste diversicolor</i> | <i>Pygospio elegans</i> | <i>Lanice conchilega</i> | <i>Hydrobia ulvae</i> | <i>Crassostrea gigas angulata</i> | <i>Crassostrea gigas gigas</i> | <i>Mytilus edulis</i> | <i>Mytilus galloprovincialis</i> | <i>Cerastoderma edule</i> | <i>Scrobicularia plana</i> | <i>Macoma balthica</i> | <i>Tellina tenuis</i> | <i>Corophium arenarium</i> | <i>Bathyporeia elegans</i> | <i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> | <i>Bathyporeia pelagica</i> | <i>Bathyporeia pilosa</i> | <i>Bathyporeia sarsi</i> | <i>Bathyporeia tenuipes</i> | <i>Crangon crangon</i> | <i>Carcinus maenas</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Limosa lapponica</i> | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 1,2 |
| <i>Calidris canutus</i> | | | 0 | | | 0 | | | | | 0 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 1,2 |
| <i>Calidris alpina</i> | 0 | | 0 | | | 0 | | | | | 0 | | 0 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 1,2 | |
| <i>Tringa tonatus</i> | | | 0 | | | | | | | | | | | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 2 | |
| <i>Numenius arquata</i> | 0 | 0 | 0 | | | 0 | | | | 0 | | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | 0 | | 7 | 3 | | |
| <i>Larus fuscus</i> | | | | | 0 | | | 0 | 0 | 0 | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 1,4 | |
| <i>Haematopus ostralegus</i> | 0 | | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | 0 | | 10 | 1,2 ,5, 6 | | |
| <i>Pluvialis squatarola</i> | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 | 2 | | |
| <i>Arenaria interpres</i> | | | 0 | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | 0 | | | | | | | | | | | | | 0 | | 8 | 1 | | | |
| nombre de prédateurs d'une proie | 5 | 3 | 8 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 3 | 2 | 6 | 1 | 5 | 3 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 6 | | | | | | |

Tableau IV : Taille des proies (en mm) en fonction de la taille de quelques espèces de limicoles (d'après Stillman *et al.*, 2005).

| | Annélide polychète | <i>Cerastoderma edule</i> | <i>Macoma balthica</i> | <i>Hydrobia ulvae</i> | <i>Corophium spp</i> |
|------------------------------|--------------------|---------------------------|------------------------|-----------------------|----------------------|
| <i>Calidris alpina</i> | 3-60 | | 0-8 | 0-5 | 0-12 |
| <i>Calidris canutus</i> | 3-60 | 5-15 | 8-17 | 0-5 | |
| <i>Tringa totanus</i> | 10-80 | | 5-14 | 0-5 | 0-12 |
| <i>Limosa limosa</i> | 20-80 | | 8-20 | 0-5 | |
| <i>Limosa lapponica</i> | 20-80 | | 8-20 | | |
| <i>Haematopus ostralegus</i> | 40-80 | 15-30 | 10-20 | | |
| <i>Numenius arquata</i> | 40-80 | 8-20 | 8-20 | | |

Tableau V : groupes écologiques de polluo-sensibilités d'après Hily (1984)

| groupes | Types d'espèces | Caractéristiques | groupes trophiques |
|---------|---------------------------------------|---|---|
| I | sensibles à une hypertrophisation | - largement dominantes en conditions normales - caractérisent l'état de référence d'un peuplement non perturbé - disparaissent les premières lors de l'enrichissement du milieu - dernières à se réinstaller | suspensivores, carnivores sélectifs, quelques déposivores tubicoles de surface |
| II | indifférentes à une hypertrophisation | - espèces peu influencées par une augmentation de la quantité de matière organique - espèces souvent peu abondantes et relativement stables dans le temps | carnivores et nécrophages peu sélectifs |
| III | tolérantes à une hypertrophisation | - naturellement présentes dans les vases, mais leur prolifération étant stimulée par l'enrichissement du milieu, elles sont le signe d'un déséquilibre du système | déposivores, tubicoles de surface profitant du film superficiel de chargé de matière organique (<i>spionidae</i>) |
| VI | opportunistes de second ordre | - cycle de vie court (souvent <1 an) proliférant dans les sédiments réduits | déposivores de surface (ex : <i>Cirratulidae</i>) |
| V | opportunistes de premier ordre | - prolifération dans les sédiments réduits sur l'ensemble de leur épaisseur jusqu'à la surface | déposivores (ex : <i>Capitellidae</i>) |

Divers indices, résumant en une valeur unique représentative d'une somme importante d'informations écologiques sur les communautés benthiques, ont donc été développés (Grall & Glémarec, 2003). La directive cadre sur l'eau ainsi que des programmes internationaux de surveillance de la qualité de l'eau mettent aujourd'hui l'accent sur l'importance de leur utilisation (Borja *et al.*, 2008) dont une synthèse en milieu marin a été établie (Grall & Coïc, 2005). Tous reposent sur des connaissances approfondies de l'écologie des espèces. Même si leur application a été largement testée et validée, ils font toujours l'objet de critiques du fait de leur subjectivité.

Stratégies d'échantillonnage du benthos

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

La distribution des espèces de canards et de limicoles est fortement liée à celle de leur nourriture (Evans *et al.*, 1984 ; McLusky & Elliott, 2004), notamment au cours des migrations pré- et postnuptiales (Piersma & Jukema, 1990) ou de l'hivernage (Piersma *et al.*, 1993), périodes pendant lesquelles les ressources alimentaires doivent être suffisantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques accrus en particulier en cas de vague de froid (Kersten & Piersma, 1987 ; Piersma, 1990 ; Degré, 2006). Durant ces phases, l'abondance et la diversité spécifique des oiseaux présents sur la zone intertidale dépendent, d'une part, de la biomasse en invertébrés benthiques disponibles et accessibles (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998) et, d'autre part, de l'existence de sites de repos ou de remise à proximité (Triplet *et al.*, 2003 ; Granadeiro *et al.*, 2007 ; Le Corre, 2009). La connaissance détaillée du macrobenthos apparaît donc essentielle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes littoraux des baies et estuaires, en particulier pour comprendre la structuration des peuplements d'oiseaux en relation avec les habitats bio-sédimentaires et les peuplements macrobenthiques et pour caractériser ou évaluer les relations trophiques entre ces deux maillons.

Pour quelle utilisation ?

Les techniques d'échantillonnage permettent d'étudier le benthos en considérant que des individus prélevés de manière aléatoire comportent la même probabilité d'être inclus dans l'échantillon. Le choix d'un plan d'échantillonnage doit être défini en fonction de la problématique, mais ne peut se faire sans tenir compte des informations collectées en amont sur la structure et le fonctionnement du système échantillonné. Une pré-étude est souvent nécessaire (Frontier, 1983), pour bien délimiter la zone d'étude, définir le plan d'échantillonnage en fonction des objectifs de l'étude et du niveau de finesse souhaité. Du point de vue pratique, cela correspond à deux éléments distincts : l'amplitude du domaine échantillonné et la densité des observations sur ce domaine.

Schématiquement, on peut distinguer deux grands types d'études qui peuvent nécessiter des stratégies d'échantillonnage différentes :

- les études à caractère descriptif qui ont pour objectif de donner une image de la nature et de l'extension des biotopes, de la structure des populations, des unités faunistiques et de leur organisation,
- les études de dynamique d'une population ou d'un peuplement, pouvant déboucher sur les notions de production, de flux de matière ou d'énergie.

Station de prélèvement : emplacement précis où sont recueillis des échantillons de benthos ou de sédiments.

Échantillon : prélèvements effectués dans une station par une technique (carottier, benne...).

Réplikat : série d'échantillons prélevés dans un même cadre temporel, dans la même station de prélèvement et de la même manière à des fins de validité statistique (voir paragraphe « nombre de réplikat »).

Comment procéder ?

Échantillonnage aléatoire simple

La méthode d'échantillonnage aléatoire simple (EAS) est fondée sur le fait que chaque individu et combinaison d'individus de la population comportent la même probabilité d'appartenir à l'échantillon. Cette méthode d'échantillonnage peut être utilisée en présence d'unités bien circonscrites, comme, par exemple, un biotope, une unité morphologique ou un peuplement monospécifique. En réalité, l'étude des peuplements benthiques n'est pratiquement jamais conduite selon un protocole d'échantillonnage aléatoire simple (Frontier, 1983). Les contraintes liées au milieu, aux techniques d'échantillonnage, aux méthodes de traitement des données et aux objectifs de l'étude imposent le recours à un plan d'échantillonnage plus complexe, faisant intervenir une stratification ou une systématisation à un niveau quelconque.

Échantillonnage stratifié

À la différence de l'EAS, l'échantillonnage stratifié permet de prendre en considération l'hétérogénéité du milieu. Cette méthode consiste à diviser l'ensemble étudié en strates ou groupes homogènes en fonction de différents critères (bathymétrie, morphologie...). Des échantillons indépendants sont ensuite sélectionnés au sein de chaque strate, de manière aléatoire ou non. L'échantillonnage stratifié est fréquemment utilisé dans l'étude des peuplements benthiques. Par exemple, le réseau REBENT (Réseau de surveillance des biocénoses benthiques) est fondé sur un échantillonnage stratifié. L'échantillonnage peut, par exemple, être stratifié en fonction de la granu-

lométrie pour les estrans sableux ou vaseux. Pour échantillonner chaque type de substrat avec la même intensité, il faut effectuer un nombre de prélèvements proportionnel à la couverture relative de chaque type de sédiment.

Cette stratégie d'échantillonnage nécessite des connaissances préalables sur la répartition des catégories de la ou des variables environnementales d'où découle la stratification. Il est donc nécessaire de collecter en amont des informations sur la structure et le fonctionnement du système que l'on veut échantillonner (Frontier, 1983).

Échantillonnage systématique

Cette technique est particulièrement intéressante pour mettre en évidence des structures spatiales de peuplements benthiques ou d'ensembles morpho-sédimentaires dans des espaces homogènes (estran meuble). L'échantillonnage systématique consiste à réaliser les prélèvements en des points connus et repérés d'avance (quadrillage, transects...).

Par exemple, le plan d'échantillonnage du benthos en baie de Saint-Brieuc est fondé sur un quadrillage d'environ 131 points espacés de 500 mètres. En baie du Mont-Saint-Michel, le plan d'échantillonnage est de 175 stations espacées d'un kilomètre (mission Benthomont-III 2003).

Cette approche systématique permet de fournir une carte complète de la distribution et de l'abondance des différentes espèces d'invertébrés. Lors d'opérations répétées à des intervalles de temps à préciser, il devient possible de mesurer les changements dans la distribution et l'abondance des différentes espèces d'invertébrés et de comprendre les changements globaux du site (ensablement, élévation du niveau des mers...) et de l'utilisation du site par les limicoles.

La mise en œuvre d'une grille d'échantillonnage régulière et resserrée offre la possibilité d'estimer simplement les stocks sans qu'il soit nécessaire de mettre en œuvre des méthodes plus sophistiquées d'interpolation telles que le krigeage (voir fiche sur la cartographie des ressources benthiques). Ainsi, en première approximation, les biomasses de chaque espèce à l'échelle d'un site peuvent être estimées en additionnant les biomasses calculées en chaque station considérée comme représentative de la surface comprise entre les stations (Trigui, 2009). Néanmoins, du point de vue théorique, par rapport à un échantillonnage aléatoire simple, l'échantillonnage systématique présente des difficultés pour obtenir une estimation fiable de la variance sans utiliser des méthodes géostatistiques comme le krigeage.

Il faut déterminer très précisément les points initiaux en haut d'estran qui vont déterminer le maillage et donc l'approche de la répartition et de l'abondance des espèces.

La distance entre chaque point d'échantillonnage doit tenir compte de la possibilité d'habitats occupant des surfaces faibles et qui peuvent se situer entre deux points. Ceci peut conduire soit à manquer des espèces, soit à sous-évaluer l'abondance des espèces les plus importantes pour l'alimentation des oiseaux. Il est possible de remédier à cela en modifiant l'espacement entre les points d'échantillonnage lorsqu'un habitat de faible surface est traversé. Ainsi, la distance entre deux points d'échantillonnage peut-elle passer de 250 à 50 mètres si nécessaire.

Les prélèvements benthiques peuvent s'effectuer le long de radiales (axes perpendiculaires au rivage ou parallèles à l'axe d'un gradient écologique). On effectue des transects de préférence perpendiculairement à la radiale (cette solution étant la mieux adaptée à l'étude des peuplements qui ont tendance à se répartir en ceinture parallèle à la côte). Mais elle n'est pas adaptée pour l'étude des relations abondance des prédateurs/abondance des proies exprimées par la densité d'oiseaux par unité de surface et la densité d'invertébrés de chaque espèce proie.

Le cas de l'estran rocheux

Compte tenu de l'hétérogénéité de ce type d'habitat, les plans d'échantillonnages des estrans rocheux impliquent une approche particulière de suivi stationnel pour ajuster au mieux les différentes contraintes liées à la distribution spatiale des communautés. Cette répartition étant sous la double influence du niveau d'émersion (visible au travers des différentes ceintures algales) et de l'exposition à l'hydrodynamisme (mode abrité, semi-abrité, battu...), le plan d'échantillonnage doit garantir l'échantillonnage de différentes ceintures algales et des différents niveaux d'hydrodynamisme. Une méthode possible consiste à établir des transects perpendiculaires à la côte, du niveau de marée basse extrême jusqu'au-dessus de la frange supralittorale. Les sous-habitats tels que les cuvettes de marée, les fissures, les saillies, etc. présentent des communautés très différentes, ils doivent être échantillonnés séparément des transects généraux.

Prélever le macrobenthos

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Pour quelle utilisation ?

Dans cette fiche nous ne nous intéresserons qu'aux méthodes de prélèvements du macrobenthos en zone intertidale (lire en particulier pour les protocoles sur le microbenthos Kemp *et al.* [1993]) et pour le méiobenthos Elmgren & Radziejewska (1989) ; Giere (2009).

La méthodologie, l'équipement et l'analyse dépendent des objectifs précis d'une étude, d'un inventaire ou d'un suivi, de la nature de l'habitat étudié, des moyens et des installations disponibles. Toutefois, dans le contexte des programmes d'échantillonnage concertés ou d'ampleur nationale ou régionale portant sur la biodiversité, l'utilisation d'une méthodologie standard ou commune est essentielle quand les résultats obtenus doivent être reliés et comparés.

L'analyse de la macrofaune benthique dans les sédiments meubles a fait l'objet d'une norme internationale (ISO 16665, 2005) à des fins de reproductibilité et de comparaison des résultats pour « que les études puissent être comparées dans le temps les unes aux autres, quels que soient le lieu et les manipulateurs ». Cette norme a été définie pour la normalisation des études de surveillance réalisées avec la directive cadre sur l'eau de l'Union européenne, mais ces lignes directrices peuvent s'appliquer à toutes les études du macrobenthos.

Comment procéder

Type d'engins de prélèvement

Il existe de nombreux types d'outils de prélèvement de la macrofaune benthique. Les plus utilisés sont le carottier à main, le quadrat ou la benne.

Carottier à main

Matériel. Carottier de 15 centimètres de diamètre. Il peut être facilement confectionné dans un tube en PCV muni d'une poignée (*figure 3*).



Figure 3 : carottier composé d'un tube de PCV épais et muni d'une poignée
(cl. P. Triplet)

Méthode. Le prélèvement est réalisé à l'aide du carottier sur 25/30 centimètres de profondeur. Il est possible de faire varier la profondeur de prélèvement pour être en adéquation avec les possibilités d'alimentation d'une espèce ou d'un groupe d'espèces (espèces d'oiseaux à bec plus court...). Ainsi la carotte peut être découpée *in situ* en plusieurs tranches selon la profondeur, afin d'obtenir une répartition verticale exacte des proies (Zwarts & Wanink, 1991 ; Piersma *et al.*, 1994).

La carotte (partielle ou totale) est tamisée à l'eau de mer (généralement maille de 1 millimètre) et le refus est stocké dans un flacon en attendant d'être analysé en laboratoire. Cette étape se répète jusqu'à obtenir le nombre de répliqués désirés en veillant à ne pas piétiner la zone de prélèvement et en rinçant le tamis et le carottier après chaque répliqué.

Avantage. Le carottage est facile et rapide à mettre en œuvre, nécessite peu de matériel et permet une bonne précision des résultats. Il est même possible d'utiliser des carottiers de grande longueur pour les eaux profondes (Frithsen *et al.*, 1983).

Inconvénient. La méthode ne s'utilise que sur substrat meuble fin (ne convient pas aux substrats grossiers, pour lesquels l'enfouissement devient difficile, voire impossible), à proximité d'une source d'eau pour pouvoir tamiser

(après la marée, les points d'eau pour tamiser sont plus fréquents). Il est limité à 30 centimètres de profondeur. Au-delà l'extraction devient plus difficile. Compte tenu de la faible surface échantillonnée, cette technique n'est pas adaptée pour un inventaire de la richesse spécifique ni pour la cartographie d'espèces peu abondantes.

Quadrat

Matériel. Le quadrat peut être réalisé à partir de petits tubes de PCV reliés par une cordelette permettant d'obtenir un outil léger et peu encombrant une fois plié. Il est utilisé sur les estrans rocheux ou meubles (*figure 4*).



Figure 4 : exemples de quadrats (cl. A. Ponsoero)

Méthode. Sur le même principe que les quadrats de suivi de la végétation, ce suivi consiste à poser, sur les estrans meubles, un quadrat, par exemple de 0,25 m², et à gratter le substrat à l'aide d'un râteau. L'ensemble du prélèvement est tamisé directement sur le terrain (maille 1 millimètre). La faune est ensuite stockée pour être analysée au laboratoire.

Cette méthode est particulièrement bien adaptée pour les évaluations de gisement de certaines espèces de bivalves (comme des gisements de coques, par exemple).

Pour les substrats rocheux (roche en place, champs de blocs et galets), l'échantillonnage s'effectue par la méthode des quadrats, par exemple sur 1 m². Les algues de grande taille doivent être coupées et collectées dans un sac afin de récolter la faune qu'elles supportent. L'ensemble de la macrofaune présente dans le quadrat est recueilli manuellement, à l'aide d'une pince fine pour les plus petits organismes, et placé dans un sac ou un pot séparé. Les matériaux ramassés peuvent être groupés pour l'identification et le traitement ultérieur des espèces, mais il faut mieux séparer les spécimens

fragiles dans des flacons. Les animaux et végétaux encroûtants posent un problème particulier : nombre d'entre eux ne peuvent pas être recueillis à partir du substrat dans des conditions assurant une identification précise. Pour prélever ces espèces, il faut donc prendre une portion de la roche sur laquelle elles se trouvent en la taillant au ciseau. Quand on échantillonne une zone intertidale, il ne faut pas oublier que les fissures cachent beaucoup d'espèces non sessiles. Il faut être vigilant quant au sur-échantillonnage de ces microhabitats (Le Hir, 2002).

Il est difficile de mesurer l'importance des espèces dans un milieu où une partie de la communauté est nettement tridimensionnelle et l'autre est encroûtante. La biomasse des espèces encroûtantes est pratiquement impossible à mesurer. Une solution de rechange acceptable est la « superficie occupée », qui peut être estimée à l'intérieur du quadrat. La surface occupée par une espèce encroûtante est évaluée en posant sur elle des carrés de plastique de 25 et 100 cm² et en les comptant (*figure 5*).



Figure 5 : évaluation des surfaces de recouvrement par utilisation d'un carré en plastique transparent (cl. A. Ponsero)

Avantage. Simple et rapide à mettre en œuvre.

Inconvénient. Adaptée seulement à l'étude de certaines espèces (mollusques en particulier).

Benne

Méthode. Lorsque le type de sédiment ne permet pas de prospector l'estran, le recours à des techniques utilisées habituellement en subtidal (bennes) peut permettre de faciliter les relevés.

Matériel. Il existe plusieurs types de bennes en fonction du type de sédiment échantillonné. La benne Van Veen est particulièrement adaptée aux sédiments vaseux peu profonds. Son avantage principal est qu'elle peut être utilisée à partir d'une embarcation de taille moyenne équipée d'un dispositif de mise à l'eau, mais il faut toutefois noter qu'elle pèse 40 kilogrammes au minimum à vide. Elle est par ailleurs moins dangereuse à utiliser que la benne Smith McIntyre. Plus lourde (100 kilogrammes à vide), la benne Smith McIntyre s'utilise sur des sédiments vaseux jusqu'aux sédiments grossiers et est moins perturbée par le courant que le Van Veen. Cette benne impose le recours à un bateau de taille plus importante équipé d'un treuil et d'un bras de levage.

Avantages. Échantillonnage facilement réalisable à partir d'une large gamme de tailles de bateaux ; standardisation des données ; nombre important d'échantillons par campagne.

Inconvénients. Besoin d'un nombre élevé de prélèvements, en raison des variabilités naturelles pour minimiser les variances et détecter les différences statistiquement interprétables ; nécessité d'engins différents, adaptés à chaque type de fond ; sous-estimation de l'épifaune du fait d'une distribution agrégative.

Pour aller plus loin

Sur les différentes méthodes d'échantillonnage du benthos marin : Eleftheriou & McIntyre (2005) ou Brey (2001). On peut également consulter la norme AFNOR ISO 16665, 2005 téléchargeable sur le site de l'IFREMER ou les documents du réseau REBENT téléchargeable : www.rebent.org.

Localiser les stations de prélèvements

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Chaque station est localisée grâce à ses coordonnées GPS. Un suivi photographique couplé à la notation d'informations complémentaires permet d'obtenir une description visuelle globale de la station : indices de bioturbation, hydrodynamisme, échouage, débris coquilliers, conditions particulières influençant ponctuellement la fiabilité d'un prélèvement... Ces éléments permettent de faciliter l'interprétation ultérieure des résultats (*figure 6*).

| Informations générales prélèvements benthos | | | | | | | | | | |
|---|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| Manip: | | | | | | | | | | |
| Date: | | | | | | | | | | |
| <i>noter + en cas de présence ; ++ en cas de forte abondance.</i> | | | | | | | | | | |
| n° station | | | | | | | | | | |
| Ripples marks | | | | | | | | | | |
| Débris coquillier | | | | | | | | | | |
| Tortillons arénicoles | | | | | | | | | | |
| Algues vertes | | | | | | | | | | |
| Algues rouges | | | | | | | | | | |
| Algues brunes | | | | | | | | | | |
| Rocher / blocs | | | | | | | | | | |
| Déchets Vgtx terrestre | | | | | | | | | | |
| Déchets act. humaines | | | | | | | | | | |
| Traces chevaux | | | | | | | | | | |
| Traces véhicules | | | | | | | | | | |
| Traces pêche à pied | | | | | | | | | | |
| Oiseaux sur zone | | | | | | | | | | |
| Forté arrivée eau douce | | | | | | | | | | |
| n° station \ Obs | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | |

Figure 6 : exemple de fiche de relevé de terrain

Nombre de répliqués

Pour un échantillonnage représentatif de la diversité

Sur une même station, on effectue généralement plusieurs prélèvements pour échantillonner le benthos. Le nombre de prélèvements peut être déterminé en construisant la courbe qui représente la richesse cumulée et le

nombre de reliquats de prélèvements d'échantillons. L'asymptote vers laquelle tend cette courbe correspond à la richesse totale (figure 7).

D'après la forme de la courbe, on peut estimer le nombre de répliquats nécessaires pour obtenir un pourcentage acceptable du nombre total d'espèces présentes. Par exemple, pour l'échantillonnage du macrobenthos par carottage sur les substrats meubles, au moins 3 à 5 prélèvements doivent être effectués (Gray *et al.*, 1992). Il est donc souvent nécessaire d'effectuer une pré-étude (ou prémodèle) qui permette d'établir précisément le protocole à suivre en fonction des objectifs poursuivis et des moyens dont on dispose (Frontier, 1983).

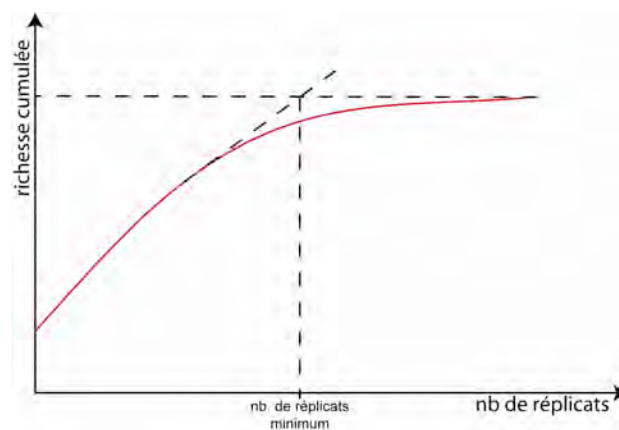


Figure 7 : estimation du nombre de répliquats nécessaires pour obtenir un pourcentage acceptable du total d'espèces présentes. Ce point se trouve à la transition de la pente de la tangente et de l'asymptote (Štirn, 1981)

Échantillonnage représentatif de la densité d'une espèce

La plupart des espèces concernées par ces relevés ont une distribution contagieuse. Le nombre de répliquats nécessaires pour une estimation fiable des densités est donné par la formule suivante :

$$N = (s^2 / D^2 x^2)$$

où D est le degré de précision voulu (par exemple, pour une erreur standard égale à 20 % de la moyenne, D sera égal à 0,2), x est la moyenne et s² la variance.

Cette formule nécessite un premier échantillonnage (dans le cadre d'une pré-étude par exemple, comme le propose Frontier [1983]).

Traitement des échantillons

Dès le retour du terrain, les prélèvements devraient être fixés et colorés sous hotte avec une solution eau de mer/formol dilué à 4 % à 10 %. La coloration est obtenue par ajout de rose de Bengale à cette solution (4 g/l dans la solution de départ de formaldéhyde à 36 % d'après Eleftheriou & Holme [1984]) ou avec de la Phloxine B. Après 48 heures, les prélèvements peuvent être rincés et triés. La solution de formol est filtrée et récupérée pour une utilisation ultérieure. Le tri a lieu dans une cuvette, la coloration rosée de la faune facilite cette opération en permettant de la dissocier plus rapidement de l'ensemble du refus de tamis¹. L'échantillon est ensuite stocké en piluliers dans une solution d'alcool à 70 % (éthanol à 70 % ou isopropanol à 50 %). Le reste du refus est stocké pour être retraité par une filière spécialisée.

Nous attirons cependant l'attention sur la nocivité du formol, souvent remplacé par de l'alcool à 70°. L'alcool n'est pas un fixateur très efficace, il peut entraîner un désagrégement du corps de certaines espèces (les annélides polychètes, par exemple), mais pour une simple étude de densité, où l'identification spécifique précise n'est pas nécessaire, l'éthanol peut être utilisé.

La manipulation du formol ou des échantillons formolés doit donc s'effectuer dans des conditions de bonne aération ou avec un système d'évacuation tel qu'une hotte aspirante munie d'un filtre pour formaldéhyde. Il est également possible de conserver les échantillons au congélateur (mais l'identification des polychètes sera difficile).

Étiquetage

Il est essentiel de bien étiqueter les prélèvements. Les étiquettes, faites de papier lourd chimiquement résistant (type papier calque), doivent être remplies à l'aide d'un crayon carbone qui ne se décolore pas dans le formol. Les étiquettes remplies sont placées dans les bocaux contenant les spécimens. La paroi extérieure des bocaux doit également être identifiée avec un marqueur indélébile. L'identification des pots au préalable à la phase de terrain permet de gagner du temps lors des prélèvements (double étiquetage : papier calque à l'intérieur et marquage au feutre à l'extérieur).

¹ Il est possible de colorer au rose de Bengale ou à la Phloxine B dans un second temps, après un premier tri du refus de tamis non coloré. Ainsi, dans ce cas de figure, on ne colore que pour vérifier que l'on n'a pas oublié d'individus dans la cuvette de tri. La détermination des espèces est souvent plus aisée sur les individus non colorés.

Il est important de veiller à bien reporter les numéros de stations lorsque l'on change de contenant lors des phases de tri et d'identification.

Détermination

La détermination s'effectue sous loupe binoculaire et microscope. Le recours à des ouvrages de référence et à un référentiel taxonomique à jour est indispensable (voir bibliographie). Le niveau d'identification taxonomique dépend des objectifs de l'étude. Lorsque la phase de détermination de l'échantillon est achevée, plusieurs informations peuvent être répertoriées directement (nombre, biométrie...) ou calculées dans un second temps après une autre série de manipulations (biomasse, indice de condition...).

Dans le cas des spécimens morcelés, il convient de recenser les parties du corps pouvant être identifiées sans équivoque telle que la tête des annélides. Les effectifs peuvent être rapportés au m², en fonction de la surface échantillonnée.

Liste non exhaustive d'ouvrages de détermination de la faune (exemple pour la Manche-mer du Nord) :

Les faunes de France

(téléchargeables sur le site de <http://www.faunedefrance.org>)

- BOUVIER E. L. (1940) *Faune de France : 37. Décapodes Marcheurs*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 404 p.
- CHEVREUX E. & FAGE L. (1925) *Faune de France : 9. Amphipodes*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 488 p.
- FAUVEL P. (1923) *Faune de France : 5. Polychètes Errantes*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 488 p.
- FAUVEL P. (1927) *Faune de France : 16. Polychètes Sédentaires, Addenta aux errantes, Archiannelides, Myzostomaires*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 494 p.

Les ouvrages synthétiques

- FISH J. D. & FISH S. (2001) *A Student's Guide to the Seashore* (Second edition). Cambridge University press, Cambridge, 564 p.
- HAYWARD P. J. & RYLAND J. S. (2003) *Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe*. Oxford University Press, Oxford, 800 p.
- BARNES R. S. K. (1994) *The Brackish-Fauna of Northwestern Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 287 p.

Les « British Fauna »

- CHAMBERS S. J. & MUIR A. I. (1997) *Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisionoidea and Aphroditoidea*. Synopses of the British Fauna, NS 54, 202 p.
- GEORGE J. D. & HARTMANN-SCHRÖDER G. (1985) *Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida*. Synopses of the British Fauna, NS 32, 221 p.
- GIBBS P. E. (1977) *British Sipunculans : Keys and Notes for the Identification of the Species*. Synopses of the British Fauna, NS 12, 35 p.
- PLEIJEL F. & DALES R. P. (1991) *Polychaetes: British Phyllodoceideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans*. Synopses of the British Fauna, NS 45, 202 p.
- WESTHEIDE W. (1990) *Polychaetes Interstitial Families. Keys and Notes for the Identification of the Species*. Synopses of the British Fauna, NS 44, 150 p.

Sites de référentiels taxonomiques

ERMS (European Register of Marine Species) :
<http://www.marbef.org/data/erms.php>

WoRMS (World Register of Marine Species) :
<http://www.marinespecies.org/>

Connaître la profondeur d'enfouissement des annélides et bivalves

Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET

La détermination des densités et des biomasses des espèces présentes permet d'estimer la quantité de ressources disponibles, mais non de leur accessibilité pour les prédateurs considérés. Ceci peut être fait en mesurant leur profondeur d'enfouissement et en la comparant à la longueur du bec de l'oiseau considéré.

Méthode

On réalise une carotte verticale de 25 à 30 centimètres de longueur, qui est sortie et disposée verticalement. La profondeur d'enfouissement peut être mesurée avec deux méthodes selon le mode de vie de l'animal. Si celui-ci vit dans un terrier en dessous de l'horizon réduit (couche noire dans le sédiment), l'oxygénation du sédiment est particulièrement bien visible, grâce à son terrier, car les parois sont de couleur orange-clair. Il est possible d'assimiler la profondeur d'enfouissement des animaux (tels que les annélides) à la plus grande profondeur de leur terrier. Si l'animal vit enfoui mais qu'il n'a pas de terrier, la profondeur est mesurée à l'aide d'un couteau (*figure 8*). Les bords sont soigneusement coupés en bandes longitudinales, les plus fines possibles, et la distance séparant le haut de la carotte du haut de la coquille est assimilée à la profondeur d'enfouissement. Les mesures de profondeurs sont regroupées en classe de taille de 0,5 millimètres d'intervalle et de 0 à 12 centimètres. Les individus collectés sont regroupés par intervalles de profondeur dans une boîte à compartiments. Les mesures litigieuses sont systématiquement arrondies par excès, puisque la présence d'eau dans le sédiment semble occasionner une sous-estimation de la profondeur d'enfouissement. Les individus situés sur le bord de la carotte (donc visibles sans découpe) ne sont pas pris en compte puisqu'ils peuvent avoir bougé avec le frottement du carottier lors de l'échantillonnage.

Les bivalves présentent des profondeurs d'enfouissement variables dans le temps et dans l'espace. Ces différences sont liées à la taille des individus, à la longueur de leur siphon, à l'importance de la prédation et à la

température (Zwarts & Wanink, 1991). La fréquence des prélèvements dépend des objectifs et une campagne mensuelle semble le minimum.

Le substrat doit être meuble et humide afin de coller dans le carottier et que la carotte puisse être remontée sur le substrat. Par contre, celui-ci ne doit pas contenir trop d'eau afin que la carotte ne s'effondre pas.

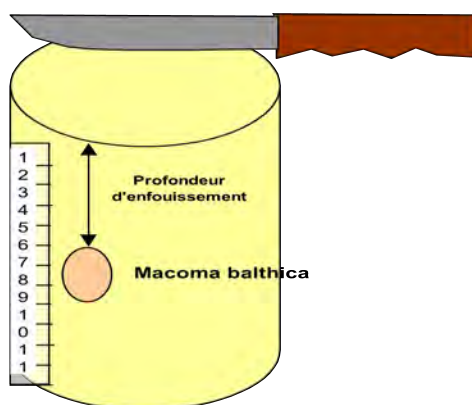


Figure 8 : schéma du protocole d'estimation de la profondeur d'enfouissement des *Macoma balthica*, à partir d'une carotte

Il est par ailleurs préférable d'éviter de transporter la carotte entre le prélèvement et la mesure de profondeur d'enfouissement, afin de ne pas abîmer celle-ci et d'induire des erreurs dans la répartition des invertébrés.

Résultats/types de données recueillies

Pour chaque espèce, il est possible de mesurer la profondeur de chaque individu et de relier celle-ci à la taille de l'individu (longueur antéro-postérieure pour les bivalves). Les individus les plus grands sont les plus profondément enfouis dans le substrat et cette répartition peut être liée à différents facteurs de l'environnement, notamment à la température (Zwarts & Wanink, 1991).

En baie de Somme, il a également été montré que la répartition des profondeurs différait à l'intérieur de la réserve naturelle et à l'extérieur. De plus, dans la réserve, les *Macoma* montrent des coquilles plus épaisses qu'à l'extérieur. Il semblerait ainsi qu'il y ait une adaptation à la prédation, avec

des coquillages se réfugiant plus profondément et renforçant leur capacité de résistance dans les zones soumises à la prédation.

Avantages

Cette méthode nécessite peu de matériel. Une fois échantillonnés, les individus peuvent faire l'objet d'analyses diverses (biométrie, longueur du siphon, biomasse) par classes de profondeur d'enfouissement.

Inconvénients

Lors des coupes longitudinales avec le couteau, les individus de petite taille passent souvent au travers. Ces individus sont le plus souvent situés juste sous la surface, il faut effectuer des corrections à l'aide des histogrammes de taille ou couper transversalement la carotte en diminuant les intervalles de classes de profondeur.

Analyse des données/exploitation statistique des résultats

Les résultats permettent d'établir des équations allométriques (profondeur d'enfouissement contre taille). Cette connaissance peut être la base des explications des mouvements et de la répartition des limicoles en fonction de la profondeur et de l'accessibilité de leurs proies.

Une approche alternative proposée par Desholm *et al.* (1998) est d'effectuer un carottage à 45° afin de prélever la faune sur les trois premiers centimètres de sédiment (*figure 9*).

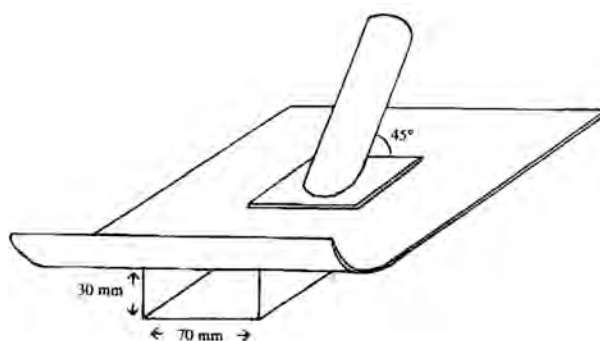


Figure 9 : échantillonnage à 45 % pour prélever le benthos sur 3 cm de profondeur (d'après Desholm *et al.*, 1998)

Procéder aux mesures des invertébrés benthiques

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Chaque individu peut être mesuré à l'aide d'un pied à coulisse électronique de précision 0,01 millimètre ou avec un oculaire micrométrique de la loupe binoculaire pour les plus petits organismes (*tableau VI*).

Tableau VI : type de mesure en fonction des groupes taxonomiques

| groupe taxonomique | type de mesure en mm | classes de taille (mm) |
|--|---|-----------------------------------|
| bivalves | longueur | 1,00 |
| gastéropodes | longueur | 0,50 |
| amphipodes | longueur | 1,00 |
| décapodes | largeur | 1,00 |
| polychètes – segments homogènes | largeur du 10 ^{ème} segment | 0,50 |
| polychètes – corps divisé en deux régions | longueur du thorax | 1,00 |
| polychètes – type <i>Pectinariidae</i> | longueur | 1,00 |

Comparaison des deux méthodes de mesure de la longueur des coques

Deux longueurs différentes peuvent être mesurées pour évaluer la taille des coques :

- la longueur de l'axe antéro-postérieur
- et la longueur maximale.

L'axe antéro-postérieur est un axe d'organisation fonctionnelle de l'animal différencié au cours du développement embryonnaire. La longueur de cet axe est fonction des caractéristiques de croissance et de population et il faut préférer cette mesure dans le cadre d'études de populations.

La longueur maximale, mesurée dans le même plan que l'axe antéro-postérieur se distingue de la mesure de l'axe antéro-postérieur uniquement chez les plus gros individus. Elle est liée à une variation individuelle de la forme de la coquille. Cette mesure détermine la taille réglementaire lors de contrôles de tailles sur une pêche, évitant toute contestation et recours.

Il apparaît que la mesure de la longueur maximale est une méthode couramment utilisée par les ornithologues tandis que les benthologues n'utilisent que la mesure de l'axe antéro-postérieur. Un travail effectué en baie de Somme (Triplet *et al.*, 1998) a montré que les mesures sont différentes pour des coques de taille supérieure à 21 millimètres. Mais le biais lié à la mesure de la longueur maximale disparaît quand le nombre de mesures augmente ce qui atteste le caractère individuel de la différence observée entre les deux méthodes.

Déterminer la biomasse des individus

Alain Ponsoero, Anthony Sturbois & Patrick Triplet

Pour quelle utilisation ?

Les mesures de biomasse fournissent des informations supplémentaires et sont nécessaires à toutes les études en lien avec la consommation alimentaire de l'avifaune. Dans le cas d'analyses faunistiques mettant l'accent sur la structure de la communauté et la composition spécifique, les mesures de biomasse ne sont pas nécessaires, à moins de souhaiter comprendre l'éventuelle compétition interspécifique sur la base de l'importance de chaque espèce en masse consommante de matière organique.

Il existe trois techniques de mesure de biomasse régulièrement utilisées en écologie benthique :

- les analyses de masse à l'état frais (ou masse humide notée généralement MH ou WM en anglais pour « *wet mass* ») sont une première approche et ont l'avantage d'être non destructives des spécimens,
- il est cependant recommandé de travailler sur la masse sèche (MS ou DM pour « *dry mass* »),
- et la masse sèche libre de cendres (MSLC ou AFDW « *ash-free dry weight* » en anglais)².

Il est ainsi possible de déterminer la masse organique ingérée à chaque prise par les oiseaux ou de transformer les densités en biomasse présente ou disponible par unité de surface. Il existe dans la littérature des facteurs de conversion entre les masses fraîches et les masses sèches libre de cendres (lire en particulier Ricciardi & Bourget, 1998). On peut également convertir ces masses en gramme de carbone (Brey, 2001).

Comment procéder ?

Les évaluations de biomasse peuvent être réalisées directement sur la totalité des prélèvements (espèce par espèce ou par groupe taxonomique). Il

² Improprement, on trouve dans la littérature francophone le terme de « poids » au lieu de « masse », et les acronymes PSLC pour poids sec libre de cendres ou PS pour poids sec.

est également possible (pour les principales espèces qui contribuent le plus à la biomasse du benthos du site, ou pour une sélection d'espèces consommées par les oiseaux), d'effectuer des prélèvements complémentaires à proximité immédiate de la zone à échantillonner. Ces prélèvements doivent être constitués d'un nombre suffisant pour être représentatif de la structure de taille de chaque population d'espèces. Ces prélèvements sont maintenus au réfrigérateur le moins de temps possible (4 °C pendant 24 heures sont le maximum) avant leur analyse et leur traitement.

Établir la relation taille/masse individuelle

Méthode

- disposer les individus dans une coupelle en aluminium ou un creuset (taré au préalable),
- mettre la coupelle dans l'étuve à 60 °C jusqu'à stabilisation de la masse sèche (soit au minimum 48 heures), ou selon d'autres auteurs, 90 °C pendant 24 heures,
- peser la coupelle,
- mettre la coupelle dans le four à calcination, à 550°C pendant au minimum 2 heures, pouvant aller jusqu'à 4 à 6 heures,
- peser à nouveau la coupelle,
- procéder au calcul

La masse sèche libre de cendres (ou biomasse) s'obtient par l'équation suivante :

$$\text{MSLC} = (\text{M S} + \text{T}) - (\text{M C} + \text{T})$$

où MSLC est la masse sèche libre de cendres, MS est la masse sèche, MC est la masse calcinée, T est la tare.

Les résultats des biomasses par classes de taille permettent l'établissement des équations allométriques :

$$W = a L^b.$$

W est la masse de l'individu, L est la taille de l'individu, a est la valeur théorique de W pour un individu de taille égale à 0, b est l'exposant allométrique, a n'a pas de valeur biologique propre et doit d'avantage être considéré comme une constante d'ajustement.

Pour les équations allométriques, il est possible de comparer la variance des pentes et des ordonnées à l'origine, après linéarisation. Dans l'idéal, il est souhaitable de traiter des lots d'au moins 10 individus par classe de taille.

Matériel nécessaire.

- balance de précision,
- étuve,
- four à calcination,
- dessiccateur,
- gel de silice,
- pince à creuset,
- coupelles en aluminium ou creusets.

Période et fréquence

Si aucune donnée n'est connue pour un site, il est nécessaire d'effectuer une analyse par mois pendant un cycle annuel. Des accidents météorologiques (canicules, vagues de froid) peuvent conduire à des analyses complémentaires.

Conditions de réalisation/restriction

Il faut travailler avec du matériel frais. Si cela n'est pas possible, il sera nécessaire de congeler les animaux. Lors de la décongélation, une partie des liquides risque de s'échapper, ce qui peut nuire à l'analyse. Il est donc préférable de préparer à l'avance les prélèvements par classe de taille, par exemple, afin de minimiser les risques d'erreurs.

Pour les annélides, les mesures de longueur doivent être réalisées avant la congélation et mesurer chaque animal lorsqu'il est à son maximum d'extension.

Des données complémentaires peuvent être obtenues avec un calorimètre qui permet de connaître la valeur énergétique précise d'un gramme de matière organique pour une espèce, un âge et un tissu donné. Cependant, ce matériel n'est que peu disponible et il est généralement nécessaire d'avoir recours à des tableaux de correspondance.

Recommandations

Une meilleure précision est obtenue en respectant les points suivants :

- réduire le plus possible le temps de séjour des coupelles à l'air libre après dessiccation. Pour les bivalves, il est préférable d'extraire les parties molles, car la calcination des carbonates peut occasionner une perte de masse. Pour cela, il faut plonger les bivalves dans de l'eau bouillante et les sortir dès leur ouverture et le détachement complet des chairs de la coquille.
- effectuer des pesées individuelles, ce qui permet d'estimer la variabilité des individus dans une même classe de taille,
- lors de la calcination le dégagement de fumée peut être important, il faut prévoir une évacuation en dehors du bâtiment, de préférence dans une zone peu fréquentée afin de n'incommoder personne.

Résultats/types de données recueillies

Masse sèche et masse libre de cendres pour une taille donnée.

Avantages de la méthode

Quantifie précisément, évite les estimations à partir de la masse fraîche.

Inconvénients de la méthode

L'estimation des biomasses nécessite beaucoup de matériel. Les individus à la sortie de l'étuve sont susceptibles d'absorber l'humidité ambiante et doivent être stockés dans le dessiccateur.

La consommation électrique du four à calcination est importante.

Analyses des données/exploitation statistique des résultats

Il existe une relation allométrique entre la taille (L) et le poids frais (W_f) ou le poids sec étuvé (W_s) ou le poids sec libre de cendres (W) qui correspond à la masse de matière organique.

Cette relation est du type :

$$W = a \cdot L^b$$

ou encore, en linéarisant :

$$\ln(W) = b \cdot \ln(L) + \ln(a)$$

a et b sont deux constantes ; b est appelé taux d'allométrie et reflète l'efficacité du transfert énergétique sous forme de biomasse. Il s'agit d'une dimension fractale normalement comprise entre 2 et 3 mais qui peut être supérieure à 3 lorsque l'accroissement de biomasse est fort (la biomasse croît plus vite que la taille) pendant les périodes de stockage ou de maturation sexuelle. Les valeurs des paramètres a et b sont obtenues par calcul de la courbe des moindres carrés.

L'efficacité de conversion énergie/biomasse diminue au cours de l'hiver en relation avec des besoins énergétiques plus importants qui limitent le stockage et une diminution de la ressource alimentaire. Cependant, la diminution du taux d'allométrie affecte essentiellement les plus gros individus puisque pour les plus petits il y a compensation par augmentation de la constante a.

Variabilité des estimations de la biomasse de bivalves liée aux différentes méthodologies selon les méthodes d'extraction des chairs

Deux types d'extraction des chairs sont possibles :

- extraction après ouverture des valves quelques secondes dans l'eau bouillante,
- extraction au scalpel.

Un test a été mené sur quelques individus de la classe 28 millimètres d'un échantillon de coques. Les tests F (égalité de la variance) et test t (égalité des espérances) sont non significatifs ($P = 0,001$) pour cette classe de taille, que l'on considère le poids sec étuvé (PSE) ou le poids sec libre de cendres (PSLC). Aucune différence significative n'apparaît au niveau de précision utilisé (0,02 mg) sur le résultat final : la biomasse qui reste sur les valves après extraction au scalpel est donc négligeable pour la classe de taille considérée et on admet la validité de cette conclusion pour les autres classes de tailles pour lesquelles aucun test spécifique n'a pu être réalisé.

La coquille des bivalves contient une certaine quantité de matière organique mais le ligament constitue la plus grande partie de la matière organique. Il est utile d'évaluer l'importance de cette matière organique puisque certaines estimations de biomasse ont été réalisées sur des animaux entiers, méthode rapidement abandonnée en raison de ses multiples inconvénients ne se justifiant pas par le gain de temps.

Conservation des échantillons

La conservation des échantillons est recommandée dans des flacons étanches. Il est conseillé de conserver une collection de référence et de spécimens en double de tous les taxons identifiés, afin de pouvoir effectuer une vérification par un expert, en cas de besoin.

Traiter les données

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Les données biologiques (effectifs, biomasse...) et les paramètres associés (granulométrie...) sont acquises selon le protocole d'échantillonnage dans un objectif défini au préalable. Il s'agit de répondre à une ou plusieurs questions posées préalablement aux manipulations sur le terrain.

Les méthodes d'analyses de données permettent de rechercher les structures cachées dans les données et « d'obtenir une description de nature statistique pour un certain phénomène qui a donné lieu au recueil de mesures ou observations trop nombreuses et dépendantes les unes des autres pour être interprétables en première lecture » (Lebart *et al.*, 1977).

Pour être en mesure d'exprimer de manière synthétique la richesse des données obtenues, et favoriser l'interprétation des différences ou évolutions constatées, des approches complémentaires sont souvent nécessaires.

Les mesures synthétique de la biodiversité

Du fait de leur simplicité et de leur calcul simple, les méthodes univariées ont longtemps été privilégiées. Ces techniques permettent de caractériser les tendances générales des communautés et de leurs variations dans le temps ou dans l'espace. Cependant, elles ne prennent pas en compte la taxonomie et ne permettent pas d'étudier les changements de composition spécifique.

On distingue trois types d'indices :

- les descripteurs statistiques, abondamment utilisés et permettant de décrire de manière quantitative les peuplements (Richesse Spécifique (S), Biomasse (B), Abondance (A), Dominance...),
- les indices de diversité, fondés sur des formules plus complexes et illustrant la complexité des peuplements (indice de Shannon Wiener [H'], indice d'équitabilité de Pielou [J'], indice de Simpson, série d'indices de Hill...).

Ces indices prennent en compte non seulement le nombre d'espèces, mais également la distribution des individus au sein de ces espèces.

- les indices de diversité taxonomique intègrent dans leur calcul la diversité taxonomique composant le peuplement c'est-à-dire la distance génétique ou phylogénique qui sépare les espèces. Ils sont plus représentatifs de la diversité fonctionnelle et semblent plus sensibles aux modifications dans la structure des peuplements (Warwick & Clarke, 1995 ; Pavoine, 2005).

- les indices fondés sur des représentations graphiques et distributionnelles permettant, à partir de l'analyse de la forme de courbes, d'étudier la structure des populations (courbes de dominance k, courbes de comparaison Abondance/Biomasse).

L'approche par groupes trophiques

Une approche complémentaire, visant à mieux comprendre les réponses du benthos aux variations de l'environnement, consiste à classer les organismes en groupes fonctionnels, sur la base de leur régime alimentaire. La répartition d'espèces à l'intérieur de groupes exploitant le même type de ressources permet ainsi de simplifier l'analyse de la structure des communautés benthiques et de leur fonctionnement. La réponse des groupes trophiques aux variations de l'environnement, en particulier aux apports trophiques, traduit les tendances générales d'évolution du peuplement dans son ensemble. Ces tendances ne sauraient être détectées par l'étude d'une espèce particulière trop peu représentative ou de paramètres structuraux (richesse spécifique, abondance, biomasse) trop généraux.

Analyse des peuplements

Toutes les méthodes d'analyses multivariées sont descriptives et cherchent à résumer, clarifier, ordonner et représenter avec un minimum de perte d'informations les données recueillies sur un grand nombre de sites ou de variables (Scherrer, 2007).

Les outils d'analyse multivariée permettent l'analyse d'un ou plusieurs tableaux de grande taille (de type matrice croisée stations*taxons), de coupler plusieurs tableaux faunistiques ou sédimentaires entre eux. Ces techniques statistiques s'avèrent particulièrement puissantes en écologie.

On distingue habituellement des méthodes de classification (mesure de similarité entre les paires d'échantillons à l'aide d'indices comme Bray-Curtis, par exemple. Les résultats sont affichés dans un dendrogramme) et les méthodes d'ordination (comme l'analyse factorielle des correspondances par exemple). Ces deux approches ne sont pas exclusives ni concurrentes.

L'objectif principal des méthodes de classification automatique est de répartir les éléments d'un ensemble en groupes et de les hiérarchiser (on parle de classification ascendante hiérarchique ou CAH). Les méthodes de regroupement sont innombrables ; elles peuvent mettre l'accent sur les espèces dominantes, les espèces mineures, etc. La bibliographie sur les méthodes de classification automatique est abondante (Everitt, 1974 ; Roux, 1985). Généralement ces regroupements sont réalisés à partir d'une matrice de distances inter-sites calculées à l'aide d'un algorithme de classification, selon un ordre décroissant de niveaux de ressemblance (Lebart *et al.*, 1984). Il existe plusieurs méthodes de classification et plusieurs choix de calcul de la distance entre deux entités (Legendre & Legendre, 1998).

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) consiste à rechercher la meilleure représentation simultanée entre les lignes et les colonnes d'un tableau de type stations/espèces. Elle permet d'individualiser de façon objective et statistiquement fiable les groupements. Les graphiques utilisés représentent une projection simultanée des stations et des espèces dans un espace ayant autant de dimensions que de variables mesurées. En général, on utilise une représentation des plans formés par deux axes orthogonaux, ces axes étant ceux représentant un maximum de variance pour l'analyse (la plupart du temps, les deux ou trois premiers axes sont utilisés). L'interprétation des résultats se fait en termes de proximité entre stations, entre espèces ou entre stations et espèces.

La matrice de données doit être souvent réduite en vue du traitement des données. Généralement, cette réduction élimine de l'analyse les espèces rares, qui sont pourtant une propriété intrinsèque de toutes les communautés et peuvent constituer certaines des espèces déterminantes (Gray & Pearson, 1982) (*figure 10*).

L'axe factoriel 1 (horizontal) regroupe des stations selon le gradient hypsométrique, opposant les stations de fond de baie des stations de bas estran. L'axe factoriel 2 (vertical) isole les stations en limite du zéro maritime. À noter que deux stations particulières (stations 3 et 47) sont situées également dans la partie positive de l'axe F2. La station 47, située sur le chenal d'un cours d'eau, dont le sédiment est très vaseux et fortement réduit, le peuplement est composé uniquement de *Corophium arenarium* (*coro. are*) Cette station est regroupée avec la station 3, compte tenu de l'abondance particulièrement élevée dans cette station en *Corophium arenarium* (plus de 12 000 individus). À l'extrémité négative de l'axe F2 se situe la station 34

qui est localisée sur un banc de sable très sec, ce qui explique la spécificité de son peuplement caractérisé par une prédominance de *Bathyporea sarsi* (bath.sari) (figure 11).

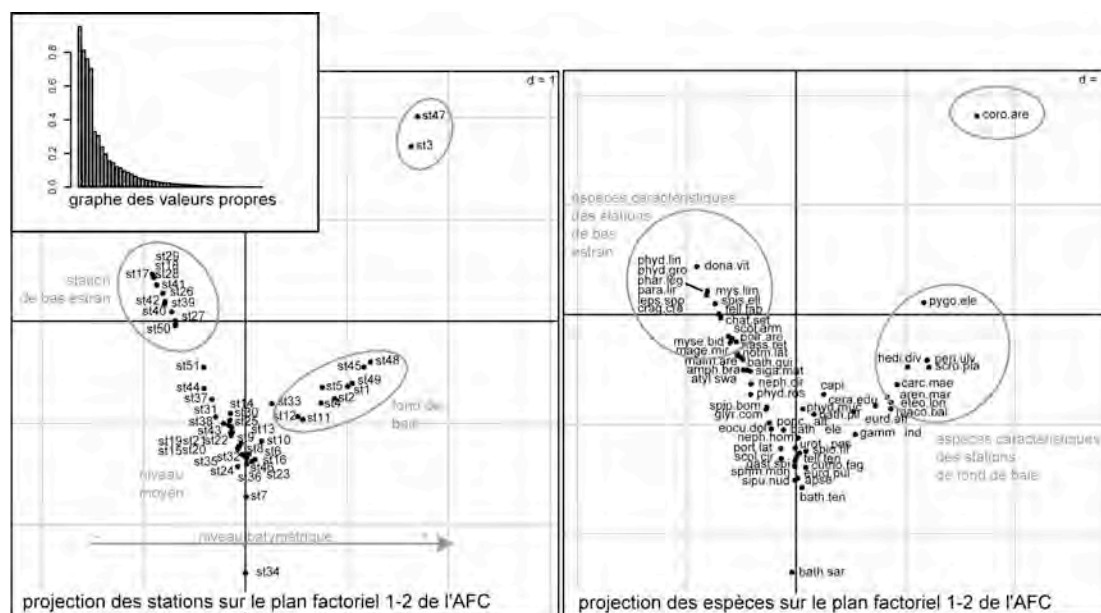


Figure 10 : exemple d'analyse factorielle des correspondances (AFC) sur une matrice stations/espèces benthiques permettant d'avoir une vision globale de la répartition des stations et des espèces et permet de caractériser trois unités majeures du peuplement benthique

L'étude des relations espèces-milieu peut s'effectuer par une analyse canonique des correspondantes (Ter Braak, 1986) ou une analyse de co-inertie (Dolédec & Chessel, 1994). Les analyses inter-intra groupes (Dolédec & Chessel, 1987 ; Dolédec & Chessel, 1989) permettent de prendre en compte une éventuelle partition des individus (date, zones géographiques...) lors de l'analyse d'un tableau ou d'un couple de tableaux.

Les méthodes multi-tableaux, dont le développement est assez récent, permettent d'analyser les variations spatio-temporelles d'une structure écologique (Chessel & Hanafi, 1996) ou d'une co-structure (Simier *et al.*, 1999).

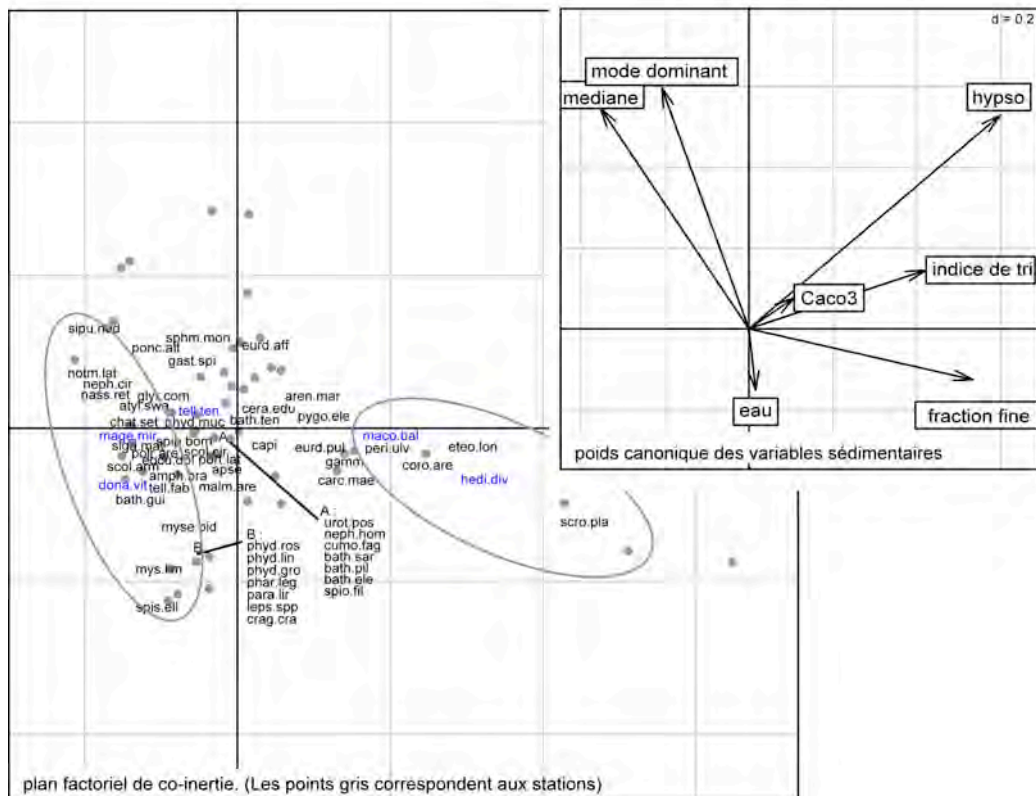


Figure 11 : exemple de couplage de deux matrices : un tableau faunistique (stations/espèces benthiques) et un tableau sédimentologique (stations/variables sédimentaires).

Ce type de couplage permet d'analyser plus finement les liens qui existent entre les variables sédimentaires et la répartition des espèces benthiques. Les variables sédimentaires qui discriminent les espèces benthiques sont pour l'axe 1 : l'hypsométrie et la fraction fine, et pour l'axe 2, la médiane et le mode dominant. On retrouve sur le plan factoriel de co-inertie les trois groupements benthiques identifiés par l'AFC. Le groupement à *Tellina tenuis* (tell.ten) est situé à proximité de l'origine du plan factoriel puisqu'il se situe à proximité de la valeur moyenne des variables sédimentaires. Le groupement faunistique de fond de baie *Macoma balthica* - *Hediste diversicolor* est le plus isolé par le premier axe de l'analyse sous l'effet des variables « fraction fine » et « hypsométrie ». Enfin, le

groupement *Donax vittatus-Magelona*, situé dans la partie négative du plan essentiellement, s'étale sous l'influence des variables « médiane » et « mode dominant ».

Structures spatiales

L'identification de structures spatiales est une problématique récurrente en écologie. La distribution spatiale des populations est une démarche essentielle pour la compréhension des processus démoécologiques (Ramade, 1984), ou dans l'évaluation et la gestion de ressources (voir en particulier le chapitre sur la cartographie des ressources benthiques). Ainsi de nombreuses méthodes de géostatistique sont utilisées (mesures d'auto-corrélation spatiale, variogramme, co-variogramme...) qui permettent de décrire une structure spatiale. Des méthodes telles que la régression polynomiale ou le krigeage sont fréquemment utilisées pour estimer, interpoler et cartographier une espèce (Ponsero *et al.*, 2009).

L'organisation spatiale des communautés benthiques intertidales dépend des fortes interactions entre des variables physico-chimiques (action des courants de marée et/ou des vagues, distribution des particules sédimentaires, morphologie de l'estran, temps d'immersion, stress dû aux écarts thermiques et halins) et des processus biologiques tels que le recrutement ou encore les interactions entre espèces (compétition, prédation...) (Fujii, 2007).

Pour en savoir plus

- Sur les traitements statistiques de données : Parmi les ouvrages de références, nous conseillons les deux volumes de l'ouvrage de Scherrer (2007) (en français), le livre de Legendre & Legendre (1998) (en anglais) ou Zar (1999).
- Sur les analyses multivariées : nous recommandons l'ensemble de la documentation téléchargeable sur le site internet de l'université de Lyon I : <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>
- Sur analyse spatiale : les ouvrages de Blanchet (2007) (en français) ou Fortin & Dale (2005) (en anglais).

Établir une cartographie des espèces benthiques

Patrick TRIPLET, Stéphanie VILAIN & Alain PONSERO

Pour quelle utilisation ?

La méthode présentée ici est celle qui est retenue pour le lancement du modèle MORPH qui est présenté plus loin dans cet ouvrage. Ces paramètres estimés peuvent contribuer à établir la qualité des ressources alimentaires présentes (en type d'espèces, par des analyses de diversité spécifique). De plus, la composition du peuplement benthique permet d'obtenir des éléments sur le degré de perturbation du milieu. D'autres méthodes peuvent également être mentionnées. Le lecteur intéressé se reportera au travail de Godet *et al.* (2009) pour l'inventaire de ces méthodes, et sur les différents articles relatifs à MORPH, notamment ceux de John Goss-Custard, Sarah le V. dit Durell et Richard Stillman.

Comment procéder ?

Pourquoi cette méthode

Il existe deux moyens avec lesquels les buts peuvent être atteints. L'un est d'utiliser un suivi initial pour cartographier la distribution de chaque espèce proies, puis ensuite d'utiliser une stratégie stratifiée d'échantillonnage pour caractériser les populations cartographiées dans le suivi initial. Le second est de combiner la cartographie avec l'échantillonnage en un seul suivi en utilisant une grille d'échantillonnage systématique.

L'avantage de l'approche en deux phases est qu'elle permet l'échantillonnage stratifié des populations de proies, ce qui en retour permet une estimation non biaisée sur le plan statistique et donc des estimations précises de la densité moyenne de chaque population d'espèces. Toutefois, il existe différents désavantages à cette approche. La première est qu'elle nécessite deux suivis, ce qui augmente le travail à fournir, et particulièrement parce que l'échantillonnage initial nécessite d'établir la présence / absence et la densité de nombreuses espèces qui ne fournissent aucune indication de leur présence à la surface. Comme l'abondance et la distribution des populations d'invertébrés est souvent très variable, il est peu probable qu'un suivi

initial fournira une base adéquate pour la stratification nécessaire aux suivis suivants. Finalement, il peut être difficile de définir un schéma d'échantillonnage stratifié convenable pour un nombre d'espèces dont les distributions se chevauchent plus ou moins.

Comment mettre en œuvre l'échantillonnage en un seul suivi

Normalement, le point de départ pratique pour planifier le suivi est d'estimer combien d'échantillons peuvent être pris avec le temps et le budget disponibles, en intégrant le temps considérable nécessaire pour analyser chacun d'eux lorsque le travail de terrain est terminé.

La rapidité de l'échantillonnage sur le terrain est très variable, dépendant de l'accessibilité des zones d'échantillonnage, des moyens d'y accéder et du temps de marée basse lors des périodes diurnes de plus en plus courtes de l'automne. Il est donc nécessaire de pouvoir recourir au plus grand nombre de personnes possibles afin de pouvoir échantillonner l'ensemble du site au cours d'une période la plus restreinte possible.

La taille et le positionnement de la grille dépendent fortement de la nature du site à échantillonner (*figure 11*). Les points peuvent être séparés de 100 à 1 000 mètres ou être très rapprochés selon l'homogénéité du substrat et donc des peuplements benthiques. La connaissance préalable du terrain, le positionnement de la grille sur une carte et le recours au GPS permettent de déterminer le nombre de points d'échantillonnage. Les outils cartographiques (type SIG) apportent une aide précieuse dans l'élaboration du plan d'échantillonnage. Plus un site est grand et plus le recours à une grille asymétrique, qui permet d'alléger le dispositif sur des zones humides et de l'intensifier sur des zones diversifiées, est nécessaire.

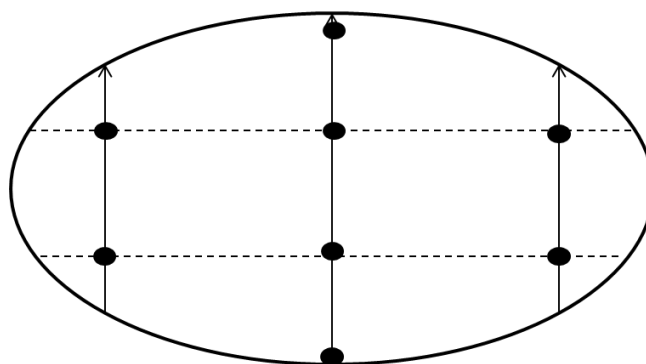


Figure 11 : exemple de stations pour le prélèvement benthos des parcelles

Conditions de réalisation

La période de réalisation est en septembre et au plus tard en octobre, lorsque la reproduction des invertébrés s'achève et que les limicoles ne sont pas encore trop nombreux et n'ont donc pas commencé à entamer les stocks. Une deuxième évaluation, en fin d'hiver, lorsque les oiseaux hivernants ont quitté l'estuaire, peut permettre d'utiles comparaisons, notamment entre les zones en réserve et les zones chassées où, par définition, la prédation par les limicoles est moins forte. Elle va permettre de calculer la mortalité hivernale de ces espèces proies au sein même de la zone protégée et de discriminer des parcelles de qualité. De plus, si les échantillonnages sont répétés chaque année en suivant strictement la même méthode à la même période, des comparaisons permettront de repérer les zones où la production est plus ou moins importante et si des changements de communautés benthiques s'opèrent.

Avantages et inconvénients

Avantages

Les avantages à utiliser un échantillonnage par une grille sont que :

- il peut se faire sans un pré-suivi ou une connaissance extensive préalable de la distribution des espèces,
- il fournit une bonne carte de distribution des espèces,
- il est facile à mettre en pratique,
- comme les échantillons sont distribués sur toute l'aire de répartition, les sites d'échantillonnage ne changent pas d'une campagne d'échantillonnage à l'autre et facilite les comparaisons dans le cas de programmes de suivi à long terme. De ce fait, il est possible d'entreprendre des études de suivis (fréquence régulière tout au long de l'année) ou de comparaisons (échantillonnage une fois par an) à long terme, qui pourront renseigner sur l'évolution du milieu.

Inconvénients

Les principaux inconvénients de l'échantillonnage par une grille sont :

- comme tous les sous-échantillons sont déterminés en fonction de la position du premier prélèvement, les estimations de la densité moyenne seront biaisées au plan statistique, bien qu'en pratique le résultat ne sera probablement pas éloigné de la population véritable fournie par un échantillonnage aléatoire,

- s'il existe un zonage des espèces au sein du site qui correspond approximativement avec la taille de la grille, il y a un grand risque de ne pas prendre en compte certaines espèces. Bien qu'on ne sache pas généralement combien de fois ce dernier inconvénient peut se produire sur les zones intertidales, il peut, d'une certaine façon, être surmonté en utilisant une grille asymétrique définie à partir des gradients perçus comme les plus importants, par exemple, en échantillonnant à de plus petits intervalles sur le bas schorre.
- des particularités morphodynamiques de l'estran (bancs sableux, dépressions...) dont la taille est inférieure à l'espacement des points d'échantillonnage, risque également de ne pas être pris en compte.

Traitements des données

Les éléments cartographiques de répartition des espèces, courbe de densité peuvent être produites assez facilement par des logiciels de statistique ou des logiciels de SIG.

Une première approche pour la quantification est d'estimer simplement les stocks en additionnant les abondances mesurées au sien de chaque station, considéré comme représentative de l'espace (du rectangle entre quatre stations de prélèvement).

Il existe de nombreuses méthodes de géostatistiques utilisables en écologie. En particulier, les techniques d'interpolation des données (krigeage, régression polynomiale, spin cubique...) permettent de rendre compte et de restituer la complexité des structures spatiales observées dans la population (Legay & Debouzie, 1985) en analysant la variabilité selon diverses échelles spatiales. Certains logiciels SIG « haut de gamme » facilitent ce type d'analyse.

Il est possible de coupler des données de répartition d'espèces benthiques avec des zones d'alimentation des oiseaux limicoles. La superposition des cartes de répartition d'espèces benthiques et de zones d'alimentation constitue une première approche pour visualiser certaines relations « fortes ». Au delà, des analyses de régressions multiples ou de couplages de tableaux sont nécessaires, mais restent des outils assez complexes à mettre en œuvre.

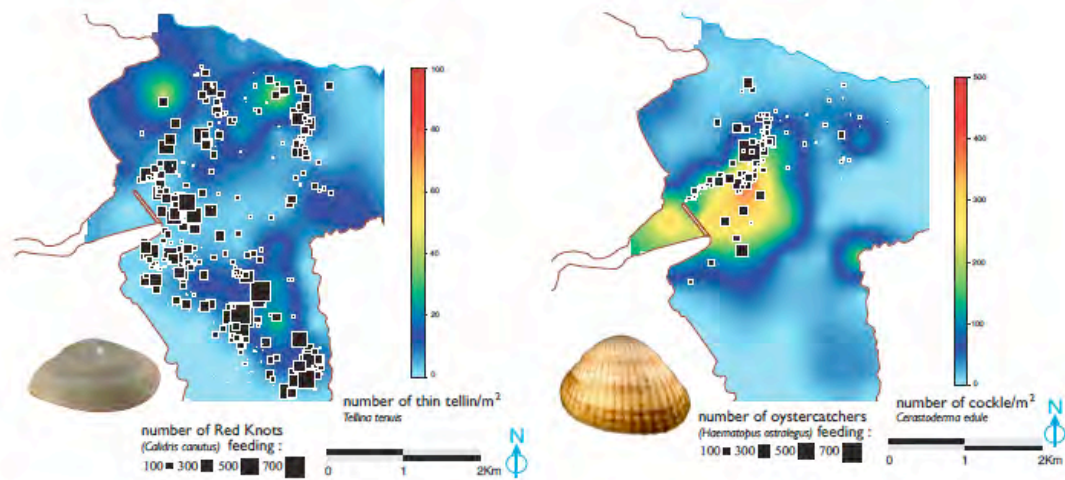


Figure 12 : comparaison entre la distribution des proies et de leurs prédateurs : à gauche le Bécasseau maubèche et la Telline, à droite l’Huîtrier pie et la Coque (d’après Ponséro *et al.*, 2011)

La cartographie des principales zones d’alimentation et des peuplements benthiques permet aux gestionnaires d’identifier des zones fonctionnelles à forts enjeux de conservation. Sur la *figure 12*, par exemple, il a été mis en évidence un lien étroit entre les Huîtriers pies *Haemathopus ostralegus* à marée basse et les coques *Cerastoderma edule* d’une taille supérieur à 20 millimètres, d’une part, et le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* et la Telline *Tellina tenuis*, d’autre part.

Références bibliographiques

- AKSISSOU M. (1989) *Dynamique des populations de deux Talitridae du littoral septentrional du Maroc* (Talorchestia spinifera M. dans l'estuaire du Sebou et Orchestia gammarellus P. dans le Lac Smir). Thèse de 3^{ème} cycle, Fac. des Sc. de Rabat (Maroc), Rabat, 202 p.
- AKSISSOU M. (1997) *Dynamique des populations d'Orchestia gammarellus (Pallas, 1766) – Crustacea, Amphipoda, Talitridea – du littoral méditerranéen du Maroc occidental et impact des aménagements*. Thèse Sciences, Tetouan (Maroc), Univ. Abdelmalek Essaâdi, 151p.
- AKSISSOU M. & ELKAÏM B. (1994) Biodemography and dynamics of an *Orchestia gammarellus* population (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) along the Mediterranean coast of Morocco. *Acta Oecologica*, 15: 633-659.
- AKSISSOU M & ELKAÏM B. (1997) Reproductive cycle of an *Orchestia gammarellus* population (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) in lake Smir (Morocco). *Mediterranea, Serie de Estudios Biológicos*, II: 5-11.
- AKSISSOU M, ERRAMI M. & MENIOUI M. (1998) Management Impacts of Mediterranean wetland (lake Smir, Morocco) on *Orchestia gammarellus* (Crustacea, Amphipoda, Talitridae). *Report of the International Commission for the scientific exploration of the Mediterranean Sea*, 35: 510-511.
- AMANIEU M. (1969) Cycle reproducteur à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarellus* (Pallas) (Amphipode Talitridae). *Bull. Inst. Oceanog. Monaco*, 68 (1390), 24 p.
- AMANIEU M. (1970) Cycle reproducteur et fécondité de quelques Crustacés Péracarides littoraux. Déterminisme écologique et comparaisons biogéographiques. *Bull. Soc. Ecol.*, 1 : 223-231.
- ALLER R. C. (1982) The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In MCCALL P. L. & TEVESZ M. J. S. (eds.) *Animal-sediment relations, the biogenic alteration of sediments*. New York & London.
- ANNEZO J. P. & HAMON D. (1989) *Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale en baie de Saint-Brieuc*. IFREMER, 94 p.
- ARBACH LELOUP F., DESROY N., LE MAO P., PAULY D. & LE PAPE O. (2007) Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76: 111-120.
- ARMONIES W. (1994) Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48: 291-297.
- ARNAUD M. & EMERY X. (2000) *Estimation et interpolation spatiale*. Hermes science publications, Paris.

- BACHELET G. (1982) Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanologica acta*, 5 : 421-431.
- BACHELET G. (1987) *Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien*. Thèse, université de Bordeaux I, 447 p.
- BAGGERMAN B. (1953) Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Arch. Neerl. Zool.*, 10: 315-342.
- BAIRD D., EVANS P. R., MILNE H. & PIENKOWSKI M. W. (1985) Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 23: 573-597.
- BARBAULT R. (1981) *Écologie des populations et des peuplements*. Éd. Masson, Paris, 200 p.
- BELLAN-SANTINI D. (1968) Influence de la pollution sur les peuplements benthiques. *Rev. Intern. Oceanogr., Med X* : 27-53.
- BEUKEMA J. J. (1976) Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 236-261.
- BEUKEMA J. J. & DEKKER R. (2006) Annual cockle *Cerastoderma edule* production in the Wadden Sea usually fails to sustain both wintering birds and a commercial fishery. *Marine ecology progress series*, 309: 189-204.
- BEUKEMA J. J., DEKKER R., ESSINK K. & MICHAELIS H. (2001) Synchronized reproductive success of the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences. *Marine ecology progress series*, 211: 143-155.
- BIORET F., ESTEVE R. & STURBOIS A. (2009) *Dictionnaire de la protection de la nature*. Rennes, Presses universitaires de Rennes.
- BLANCHARD G. F. & CARIOU-LE GALL V. (1994) Photosynthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oléron Bay, France: Preliminary results. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182: 1-14.
- BLANCHET G. (2007) *Analyse spatiale en écologie : développements méthodologiques*. Université de Montréal, Montréal.
- BORJA A., MADER J., MUXIKA I., RODRIGUEZ J. G. & BALD J. (2008) Using M-AMBI in assessing benthic quality within the Water Framework Directive: some remarks and recommendations. *Marine pollution bulletin*, 56: 1377.
- BOURGET E. & BROCK V. (1990) Short-term shell growth in bivalves: individual, regional, and age-related variations in the rhythm of deposition of *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*. *Marine Biology (Berlin)*, 106: 103-108.
- BREY T. (2001) *Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook*. Germany.
- CHESSER D. & HANAFAI M. (1996) Analyse de la co-inertie de k nuages de points. *Rev. statistique appliquée*, 44 : 35-60.
- CIUTAT A., WIDDOWS J. & POPE N. D. (2007) Effect of *Cerastoderma edule* density on near-bed hydrodynamics and stability of cohesive muddy sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 346: 114-126.

- COLIJN F. & DE JONGE V. N. (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 14: 185-196.
- COOSEN J., TWISK F., VAN DER TOL M. W. M., LAMBECK R. H. D., VAN STRALEN M. R. & MEIRE P. M. (1994) Variability in stock assessment of cockles (*Cerastoderma edule* L.) in the oosterschelde (in 1980-1990), in relation to environmental factors. *Hydrobiologia*, 282/83: 381-395.
- COULL B. C., BELL S. B. & LIVINGSTON R. J. (1979) Perspectives of marine meiofaunal ecology. *Marine Science*, 10: 189-216.
- CRESSIE N. A. C. (1993) *Statistics for spatial data*. Wiley inter-science, New York.
- DABOUINEAU L. & PONSERO A. (2009) *Synthèse sur la biologie des coques Cerastoderma edule*. 2^{ème} édition. université catholique de l'Ouest-Réserve naturelle nationale baie de Saint-Brieuc. 23 p.
- DAHL E. (1946) The Amphipoda of the sound. Part 1 Terrestrial Amphipoda. *Acta Univ. Lund. Sect. 2*: 1-13
- DAME R. F. (1996) *Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach*. CRC Press.
- DAUER D. M. (1993) Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine pollution bulletin*, 26: 249-257.
- DAUVIN J.-C. (1997) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes atlantique, Manche et mer du Nord. Synthèse, menaces et perspectives*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- DAUVIN J.-C., BELLAN G. & BELLAN SANTINI D. (2008) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18: 432-445.
- DAUWE B., HERMAN P. M. J. & HEIP C. H. R. (1998) Community structure and bioturbation potential of macrofauna at four North Sea stations with contrasting food supply. *Marine ecology progress series*, 173: 67-83.
- DAVIES C. E., MOSS D. & HILL M. O. (2004) *EUNIS habitat classification revised 2004*. European Environment Agency, 310 p.
- DEGRÉ D. (2006) *Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants*. Thèse, université de La Rochelle.
- DEKKER R. & BEUKEMA J. J. (1999) Relations of summer and winter temperatures with dynamics and growth of two bivalves, *Tellina tenuis* and *Abra tenuis*, on the northern edge of their intertidal distribution. *Journal of Sea Research*, 42: 207-220.
- DESHOLM M., HARDER A. M. & MOURITSEN K. M. (1998) The sediment-plane: an alternative tool for estimating prey accessibility to tactilely feeding waders. *Wader Study Group Bulletin*, 85: 73-75.
- DIAS N. & SPRUNG M. (2004) Population dynamic sand production of the amphipod *Orchestia gammarellus* (Talitridae) in a Ria Formosa saltmarsh (Southern Portugal). *Crustaceana*, 76: 1123-1141
- DIAS M. P., GRANADEIRO J. P. & PALMEIRIM J. M. (2009) Searching behaviour of foraging waders: does feeding success influence their walking? *Animal Behaviour*, 77: 1203-1209.

- DOLEDEC S. & CHESSEL D. (1987) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I- Description d'un plan d'observations complet par projection de variables. *Acta Oecologica*, 8 : 403-426.
- DOLEDEC S. & CHESSEL D. (1989) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II- Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica*, 10 : 207-232.
- DOLÉDEC S. & CHESSEL D. (1994) Co inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater biology*, 31: 277-294.
- DUCROTOY J.-P., RYBARCZYK H., SOUPRAYEN J., BACHELET G., BEUKEMA J. J., DESPREZ M., DÖRJES J., ESSINK K., GUILLOU J., MICHAELIS H., SYLVAND B., WILSON J. G., ELKAÏM B. & IBANEZ F. (1991) A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*) in North-Western Europe. ECSA 19. *In Proceedings of the Estuarine and Coastal Sciences Association Symposium*. Caen, University of Caen, France. Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons: 173-184.
- ELEFTHERIOU A. & HOLME N. A. (1984) Macrofauna techniques. *In* HOLME N. A. & MCINTYRE A. D. (ed.), *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 160-228.
- ELEFTHERIOU A. & MCINTYRE A. D. (2005) *Methods for the study of marine benthos*. Wiley-Blackwell.
- ELLIOTT J. M. & DECAMPS H. (1973) Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Annales de limnologie*, 9 : 79-120.
- ELMGREN R. & RADZIEJEWSKA T. (1989) *Recommendations for quantitative benthic meiofauna studies in the Baltic*. Szczecin. Poland Academy of Agriculture.
- EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. & HALE W. G. (1984) *Coastal waders and wild-fowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge.
- EVERITT B. S. (1974) *Cluster Analysis*. London.
- FISCHER-PIETTE E. (1932) *Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et îles de la Manche, de Lannion à Fécamp*. Monaco.
- FLACH E. C. (1993) The distribution of the amphipod *Corophium arenarium* in the Dutch Wadden Sea: relationships with sediment composition and the presence of cockles and lugworms. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 281-290.
- FORTIN M. J. & DALE M. R. T. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRITHSEN J., RUDNICK D. & ELMGREN R. (1983) A new, flow-through corer for the quantitative sampling of surface sediments. *Hydrobiologia*, 99: 75-79.
- FRONTIER S. (1983) *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, Paris.
- FUJII T. (2007) Spatial patterns of benthic macrofauna in relation to environmental variables in an intertidal habitat in the Humber estuary, UK: Developing a tool for estuarine shoreline management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75: 101-119.
- GARCIA C. (2010) *Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord*. Thèse, université de Lille 1.

- GIBSON R. N., BARNES M. & ATKINSON R. J. A. (2001) Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. *Oceanographie Marine Biology Annual Review*, 39: 233-267.
- GIÈRE O. (2009) *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Springer Verlag.
- GODET L., FOURNIER J., TOUPOINT N & OLIVIER F. (2009) Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography*, 33: 378–402.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea*, 68: 52.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In BURGER J. (ed.) *Shorebirds: migration and foraging behavior. Behavior of marine animals: current perspectives in research*: 233-270.
- GOSS-CUSTARD J. D., JENYON R. A., JONES R. E., NEWBERRY P. E. & WILLIAMS R. L. B. (1977) The ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology*, 14: 707-719.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., YATES M. G., CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A. S., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S. E. A. LE V. DIT, EICHORN G., ENS B. J., EXO K.-M., FERNANDO P. U. U., FERNS P. N., HOCKEY P. A. R., GILL J. A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J. A., MOREIRA F., NAGARAJAN R., OWENS I. P. F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W. J., TRIPLET P., WORRALL D. H., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R. A. (2006) Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro invertebrates. *Biological Reviews*, 81: 521-529.
- GRALL J. & COÏC N. (2005) *Une synthèse des méthodes d'évaluation de la qualité du macrobenthos en milieu côtier*. IFREMER, 67 p.
- GRANADEIRO J. P., DIAS M. P., MARTINS R. C. & PALMEIRIM J. M. (2006) Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta oecologica*, 29: 293-300.
- GRANADEIRO J. P., SANTOS C. D., DIAS M. P. & PALMEIRIM J. M. (2007) Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiologia*, 587: 291-302.
- GRAY J. S. & PEARSON T. H. (1982) Objective Selection of Sensitive Species Indicative of Pollution-Induced Change in Benthic Communities. I. Comparative Methodology. *Marine ecology progress series*, 9: 111-119.
- GRAY J. S., MCINTYRE A. D. & ŠTIRN J. (1992) *Manual of methods in aquatic environment research*. FAO Fisheries Technical Paper. 49 p.
- GUARINI J. M., BLANCHARD G. F., GROS P., GOULEAU D. & BACHER C. (2000) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine ecology progress series*, 195: 291-303.
- HANCOCK D. A. (1967) Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). *Journal of Applied Ecology*, 4: 137-157.
- HENRY J. & MONNAT J. Y. (1981) *Oiseaux marins de la façade atlantique française*. ministère de l'Environnement et du Cadre de vie, 338 p.

- HIDDINK J. G., MARIJNISSEN S. A. E., TROOST K. & WOLFF W. J. (2002) Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269: 223-248.
- HILY C. (1984) *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest*. Thèse, université Bretagne occidentale, Brest, 337 p.
- HILY C. & BOUTEILLE M. (1999) Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France): Modifications de la diversité spécifique et des guildes trophiques dans un sédiment intertidal colonisé par un herbier de Zostères (*Zostera marina*) (Bretagne, France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 322 : 1121-1131.
- HUXHAM M. & RICHARDS M. (2003) Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288: 279-293.
- INGÓLFSSON A., ÓLAFSSON P. & MORRITT D. (2007) Reproduction and life-cycle of the beachflea *Orchestia gammarellus* (Pallas), (Crustacea: Amphipoda) at thermal sites in the intertidal of Iceland: How important is temperature? *Mar. Biol.*, 150: 1333-1343.
- ISO 16665 (2005) Qualité de l'eau - Lignes directrices pour l'échantillonnage quantitatif et le traitement d'échantillons de la macrofaune marine des fonds meubles. Éd ISO-FDIS, p. 32 p.
- JENSEN K. T. (1993) Density dependant growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73: 333-342.
- JONSSON R. & ANDRÉ C. (1992) Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenean trematode *Cercaria cerastodermae* L. *Ophelia*, 36: 151-157.
- KEMP P. F., SHERR B. F., SHERR E. B. & COKE J. J. (1993) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publ., Boca Raton.
- KENDALL M. A., DAVEY J. T. & WIDDICOMBE S. (1995) The response of two estuarine benthic communities to the quantity and quality of food. *Hydrobiologia*, 311: 207-214.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. (1987) High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
- KUWAE T., BENINGER P. G., DECOTTIGNIES P., MATHOT K. J., LUND D. R. & ELNER R. W. (2008) Biofilm grazing in a higher vertebrate: the Western Sandpiper, *Calidris mauri*. *Ecology*, 89: 599-606.
- LE CORRE N. (2009) *Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux*. Thèse, université de Bretagne occidentale, Brest,.

- LE DREAN-QUENEC'H DU S. & TRIPLET P. (2004) Influence des caractéristiques sédimentaires des substrats meubles intertidaux sur le comportement alimentaire des limicoles. *Alauda*, 72: 11-21.
- LE MAO P. PASCO P. Y. & PROVOST S. (2006) Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda*, 74: 23-36.
- LEBART L., MORINEAU A. & TABARD N. (1977) *Techniques de la Description Statistique: Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux*. Dunod, Paris.
- LEBART L., MORINEAU A. & WARWICK K. M. (1984) *Multivariate descriptive analysis: Correspondence analysis and related techniques for large matrices*. New York.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- LEGUERRIER D. (2005) *Construction et étude d'un modèle de réseau trophique de la vasière de Brouage (bassin de Marennes Oléron, France). Prise en compte de la saisonnalité et des échanges physiques pour la synthèse constructive des connaissances sur une zone intertidale d'une région tempérée*. Thèse, université de la Rochelle, La Rochelle.
- LEGUERRIER D., NIQUIL N., BOILEAU N., RZEZNIK J., SAURIAU P. G., LE MOINE O. & BACHER C. (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine ecology progress series*, 246: 17-37.
- LEMOIGNE M., DESPREZ M. & DUCROTOY J.-P. (1988) *Exploitation des ressources en bivalves de la baie de Somme. Aménagement de la pêche à pied et état de la ressource en coques*. IFREMER, 177 p.
- LITTLE C. (2000) *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press, USA.
- LOUIS M. (1977a) Étude des populations des Talitridae des étangs littoraux méditerranéens. I. Variations numériques des effectifs au sein des différentes phases et interprétation. *Bull. Soc. Ecol.*, 8 : 63-74.
- LOUIS M. (1977b) Étude des populations des Talitridae des étangs littoraux méditerranéens. II. Identification des cohortes, cycles et fécondité. *Bull. Soc. Ecol.*, 8 : 75-86.
- MATHOT K. J., LUND D. R. & ELNER R. W. (2010) Sediment in Stomach Contents of Western Sandpipers and Dunlin Provide Evidence of Biofilm Feeding. *Waterbirds*, 33: 300-306.
- MCLUSKY D. S. & ELLIOTT M. (2004) *The estuarine ecosystem: ecology, threats, and management*. Oxford University Press, Oxford (UK).
- MEIRE P. M., SEYS J., BUIJS J. & COOSEN J. (1994) Spatial and temporal patterns of intertidal macrobenthic populations in the Oosterschelde: are they influenced by the construction of the storm-surge barrier? *Hydrobiologia*, 282: 157-182.
- MODERAN J. (2010) *L'estuaire de la Charente : structure de communauté et écologie trophique planctonique, approche écosystémique de la contamination métallique*. Thèse université de La Rochelle, La Rochelle,.

- MONTAGNA P. A., BLANCHARD G. F. & DINET A. (1995) Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 185: 149-165.
- MONTAUDOUIN X. D. (1996) Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.), identified by field survey and transplant experiments. *Journal of Sea Research*, 36: 251-265.
- MONTAUDOUIN X. D. & BACHELET G. (1996) Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanologica acta*, 19: 449-464.
- MONTAUDOUIN X. D. (1997) Potential of bivalves' secondary settlement differs with species: a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Marine Biology* (Berlin), 128: 639-648.
- MONTAUDOUIN X. D., KISIELEWSKI I., BACHELET G. & DESCLAUX C. (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica acta*, 23: 453-468.
- MONTAUDOUIN X. D., THIELTGES D. W., GAM M., KRAKAU M., PINA S., BAZAIRI H., DABOUINEAU L., RUSSELL-PINTO F. & JENSEN K. T. (2009) Digenean trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the north-eastern Atlantic shoreline. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89: 543-556.
- MOREIRA F. (1994) Diet, prey size selection and intake rates of Black tailed Godwits *Limosa limosa* feeding on mudflats. *Ibis*, 136: 349-355.
- MOREIRA F. (1997) The Importance of Shorebirds to Energy Fluxes in a Food Web of a South European Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 67-78.
- MYERS J. P., WILLIAMS S. L. & PITELKA F. A. (1980) An experimental analysis of prey availability for Sanderlings (Aves: *Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Canadian Journal of zoology*, 58: 1564-1574.
- NEWTON I. & BROCKIE K. (1998) *Population limitation in birds*. London: Academic Press.
- PAVOINE S. (2005) *Méthodes statistiques pour la mesure de la biodiversité*. Université de Lyon I, Lyon.
- PEARSON T. H. & ROSENBERG R. (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 16: 229-311.
- PERSSON L.-E. (1999) Growth and Reproduction in Two Brackish Water Populations of *Orchestia gammarellus* (Amphipoda: Talitridae) in the Baltic Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 19: 53-59.
- PIERSMA T. (1990) Pre-migratory 'fattening' usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringing & Migration*, 11: 113-115.
- PIERSMA T. & JUKEMA J. (1990) Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of bar-tailed godwits at successive spring staging sites. *Ardea*, 78: 315-337.

- PIERSMA T., DE GOEIJ P. & TULP I. (1993) An evaluation of intertidal feeding habitats from a shorebird perspective: towards relevant comparisons between temperate and tropical mudflats. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 503-512.
- PIERSMA T., VERKUIL Y. & TULP I. (1994) Resources for long-distance migration of knots *Calidris canutus islandica* and *C. c. canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea? *Oikos*, 71: 393-407.
- PONSERO A., TRIPLET P., AULERT C., JOYEUX E. & PERIN R. (2008) Rythme hivernal d'alimentation du Courlis cendré (*Numenius arquata*) dans cinq grandes baies et estuaires français. *Alauda*, 76 : 89-100.
- PONSERO A., DABOUINEAU L. & ALLAIN J. (2009) Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science*, 75: 839-850.
- PONSERO A., STURBOIS A., SIMONIN A., GODET L. & LE MAO P. (2011) Benthic macrofauna consumption by water birds. In Agence Aires marines protégées - IFREMER, (éd.), *Biodiversité, écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ?*, Saint-Malo 2 - 3 novembre 2011.
- PONSERO A. & LE MAO P. (sous presse) Consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'écologie*.
- QUAMMEN M. L. (1982) Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Marine Biology*, 71: 339-343.
- RAFFAELLI D. G. & HAWKINS S. J. (1999) *Intertidal ecology*. Kluwer Academic Pub.
- RAMADE F. (1984) *Éléments d'écologie: écologie fondamentale*. Dunod, Paris.
- RAMON M. (2003) Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in backbarrier tidal flat of the Wadden. *Scientia marina*, 67: 429-443.
- RICCIARDI A. & BOURGET E. (1998) Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Marine ecology progress series*, 163: 245-251.
- RICHARDS M. G., HUXHAM M. & BRYANT A. (1999) Predation: a causal mechanism for variability in intertidal bivalve populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241: 159-177.
- RIERA P., RICHARD P., GRÉMARE A. & BLANCHARD G. (1996) Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *MEPS*, 142: 303-309.
- ROSA S., GRANADEIRO J. P., CRUZ M. & PALMEIRIM J. M. (2007) Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: Consequences for the foraging behaviour of waders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 353: 35-44.
- ROUX M. (1985) *Algorithmes de classification*. Masson, Paris.
- SALVAT B. (1964) Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *Cahiers de recherche de l'Académie des sciences de Paris*, 259 : 43-56.

- SANCHEZ-SALAZAR M. E., GRIFFITHS C. L. & SEED R. (1987) The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations edible cockles *Cerastoderma edule* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25: 245-260.
- SANTOS C. D., SARAIVA S., PALMEIRIM J. M. & GRANADEIRO J. P. (2009) How do waders perceive buried prey with patchy distributions? The role of prey density and size of patch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 372: 43-48.
- SAURIAU P. G., MOURET V. & RINCE J. P. (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivé du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica acta*, 12: 101-112.
- SCHEIFFARTH G. & NEHLS G. (1997) Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 51: 373-387.
- SCHERRER B. (2007) *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur, Montréal.
- SERÓDIO J., SILVA J. M. & CATARINO F. (1997) Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *Journal of Phycology*, 33: 542-553.
- SIMIER M., BLANC L., PELLEGRIN F. & NANDRIS D. (1999) Approche simultanée de K couples de tableaux: Application à l'étude des relations pathologie végétale-environnement= Simultaneous approach of K pairs of tables: Application to the study of the relations Vegetal pathology-Environment. *Revue de statistique appliquée*, 47: 31-46.
- SMAAL A. C., VONCK A. P. M. A. & BAKKER M. (1997) Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77: 817-838.
- SPRUNG M. & MACHADO M. (2000) Distinct life histories of peracarid crustaceans in a Ria Formosa salt marsh (S. Portugal). *Wetlands Ecology and Management*, 8: 105-116.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S., FROST N. J., MORRISEY D. J., KENNY A. J. & DREWITT A. L. (2005) Predicting site quality for shorebird communities: a case study on the Humber estuary, UK. *Marine ecology progress series*, 305: 203-217.
- ŠTIRN J. (1981) *Manual of methods in aquatic environment research*. FAO Fisheries Technical Paper. 71 p.
- STRASSER M., DEKKER R., ESSINK K., GÜNTHER C. P., JAKLIN S., KRÖNCKE I., MADSEN P. B., MICHAELIS H. & VEDEL G. (2003) How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *Journal of Sea Research*, 49: 47-57.
- SUEUR F. & TRIPLET P. (1999) *Les oiseaux de la Baie de Somme: inventaire commenté des oiseaux de la Baie de Somme et de la Plaine Maritime Picarde*. Syndicat mixte pour l'Aménagement de la côte Picarde. 509 p.
- SUEUR F., DESPREZ M., FAGOT C. & TRIPLET P. (2003) La Baie de Somme : un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda*, 71: 49-58.
- TER BRAAK C. J. F. (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.

- TRIGUI R. J. (2009) *Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton*. Museum national d'histoire naturelle, Paris.
- TRIPLET P. (1984) *Facteurs abiotiques et biotiques conditionnant une stratégie de recherche de nourriture : l'exemple de l'Huître-pie (Haematopus ostralegus) prédateur de la coque (Cerastoderma edule) en baie de Somme*. École nationale supérieure, Paris, 115 p.
- TRIPLET P., FAGOT C., BACQUET S., DESPREZ M., LENGIGON A., LOQUET N., SUEUR F. & OGET E. (1998) *Les Relations Coque, Huître-pie, Homme en Baie de Somme*. SMACOPI, GEMEL, Réserve naturelle de la Baie de Somme, 148 p.
- TRIPLET P., SOURNIA A., JOYEUX E. & LE DREAN QUENEC'H DU S. (2003) Activités humaine et dérangements : l'exemple des oiseaux d'eau. *Alauda*, 71 : 305-316.
- VAN SENUS P. & MCLACHLAN A. (1986) Growth, production, and a partial energy budget for the Amphipod, *Talorchestia capensis* (Crustacea: Talitridae) in the Eastern Cape, South Africa. Pubblicaciones della Stazione Zoologica di Napoli I. *Marine Ecology*, 7: 165-179.
- WANINK J. H. & ZWARTS L. (1993) Environmental effects of the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 407-418.
- WARWICK R. M. (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 92: 557-562.
- WARWICK R. M. & CLARKE K. R. (1995) New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine ecology progress series*, 129: 301-305.
- WARWICK R. M. & PRICE R. (1979) Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mud-flat. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 9: 257-271.
- WEST A. D., YATES M. G., MCGRORTY S. & STILLMAN R. A. (2007) Predicting site quality for shorebird communities: A case study on the Wash embayment, UK. *Ecological Modelling*, 202: 527-539.
- WILDISH D. J. (1988) Ecology and natural history of aquatic talitroidae. *Can. J. Zool.*, 66: 2340-2359.
- WILLIAMS I. D., VAN DER MEER J., DEKKER R., BEUKEMA J. J. & HOLMES S. P. (2004) Exploring interactions among intertidal macrozoobenthos of the Dutch Wadden Sea using population growth models. *Journal of Sea Research*, 52: 307-319.
- YSEBAERT T. J. (2000) *Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales*. Universiteit Antwerpen, Antwerpen.
- ZAR J. H. (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice hall Upper Saddle River, NJ.
- ZWARTS L. & WANINK J. H. (1991) The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia*, 87: 581-587.
- ZWARTS L. & BLOMERT A. M. (1992) Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 83: 113-128.

ZWARTS L. & WANINK J. H. (1993) How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 441-476.

Chapitre III : Les habitats végétalisés

| | |
|---|-----|
| Les marais salés littoraux Antoine MEIRLAND, Audrey BOUVET & Olivier CHABRERIE | 157 |
| Cartographie la végétation des marais maritimes Anthony STURBOIS & Frédéric BIORET | 209 |
| Cartographie des espèces et des habitats : application à la baie de Somme Antoine MEIRLAND & Olivier CHABRERIE | 215 |
| Mesurer la pression de pâturage sur les prés-salés Patrick TRIPLET | 217 |

Les marais salés littoraux

**Antoine MEIRLAND, Audrey BOUVET &
Olivier CHABRERIE**

Définition

Les marais salés littoraux peuvent être définis comme des zones végétalisées par des plantes vasculaires. Ils sont sujets à des inondations par la mer à intervalles réguliers. Les marais salés seront ici entendus au sens large du terme, en incluant les herbiers à zostères dont certains sont submergés toute l'année.

Les différents types de marais salés

Les marais salés peuvent être classés de différentes façons. Ainsi, une typologie peut se fonder sur des aspects biologiques ou géomorphologiques. Les marais salés français de la frontière belge à l'Espagne appartiennent tous au domaine européen tempéré (Adam, 1990) caractérisé notamment par la présence d'Obione faux pourpier *Halimione portulacoides* et d'Atropis maritime *Puccinellia maritima*. Les différences floristiques au sein de la zone dépendent de la biogéographie des différentes espèces (tableau I). Un élément déterminant de la composition végétale dans ce type d'environnement est la géomorphologie de la zone. Allen (2000) identifie sept types différents de marais salés selon la configuration de la côte (Figure 1).

Chacun de ces systèmes comporte des spécificités (Adnit *et al.*, 2005) :

- les côtes ouvertes sont des systèmes généralement sableux avec une exposition importante à la mer,
- les systèmes de côte ouverte derrière une barrière sont des systèmes sablo-vaseux protégés derrière une barrière qui peut être naturelle (galets, sable) ou artificielle (digue),
- les indentations ouvertes sont des espaces végétalisés sur les marges, généralement sableux,
- les indentations à entrée restreinte sont des systèmes sablo-vaseux dont l'entrée est plus ou moins fermée,

- les marges d'estuaires sont des systèmes ouverts, généralement vaseux et rencontrés dans les estuaires caractérisés par une faible obstruction de leur ouverture,
- les estuaires protégés par une barrière sont composés en général de sable et de vase ; l'entrée est protégée par une barrière,
- les rias ou abers sont des vallées d'un fleuve ennoyées par la montée du niveau de la mer. Le substrat est en grande partie rocheux.

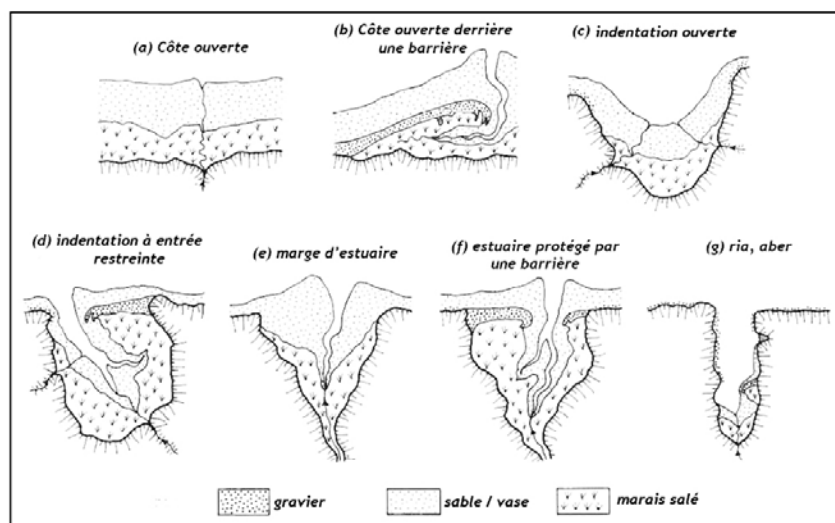


Figure 1 : classification géomorphologique des marais salés (Allen, 2000)

Les marais salés sont constitués de différentes zones distinctes dont principalement une haute plate-forme végétalisée plus ou moins régulièrement recouverte par la mer et un réseau de chenaux qui se ramifient et rétrécissent vers la terre (

Figure 2). D'autres systèmes, comme les buttes ou les dépressions, peuvent ponctuer la zone végétalisée. Le système de chenaux permet l'arrivée et le drainage de la marée sur les zones végétalisées. Il est ainsi le lieu préférentiel d'arrivée d'eau et de sédiments au sein du marais salé.

Les variations de salinité, la topographie de l'estran et la compétition interspécifique influencent fortement la végétation estuarienne. Par suite de l'action de ces différents facteurs, les communautés végétales se répartissent suivant un gradient terre-mer. L'estran est traditionnellement divisé en deux grandes zones :

- la slikke est la partie inférieure de l'estran. Elle est inondée à chaque marée haute, quel que soit le coefficient de marée. Sa limite supérieure, parfois caractérisée par une micro-falaise, est au niveau moyen des pleines mers de mortes-eaux. La slikke subit donc de façon importante les effets de la marée et des courants. La végétation de la slikke peut être constituée de *Zostère* naine, la *Zostère* marine étant confinée au domaine subtidal. Sur les niveaux les plus hauts, la végétation éparse est constituée de *Spartines* et de *Salicornes*.

- le schorre correspond aux niveaux les plus élevés des marais salés. Il est en continuité avec le milieu terrestre. Les sédiments sont, en général, plus fins et plus tassés que sur la slikke. Il n'est recouvert que lors des marées de fort coefficient, certaines zones n'étant atteintes qu'une ou deux fois dans l'année. La végétation est dense et peut être scindée en différents étages : le bas schorre, le moyen schorre et le haut schorre. Un réseau de chenaux parcourt l'ensemble de l'espace permettant les mouvements de va et vient de la marée. Les communautés et les espèces végétales sont organisées sous forme de mosaïques selon différents facteurs comme la micro-topographie, l'altitude, la granulométrie, les pressions... Une quarantaine d'espèces halophiles colonisent les marais salés européens.

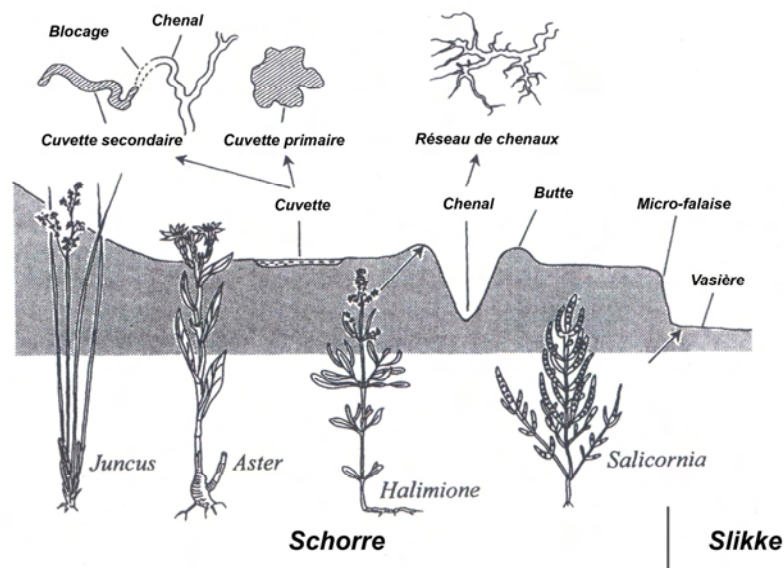


Figure 2 : sections des différents caractères morphologiques des marais salés
 Les diagrammes du haut montrent certaines structures vues de dessus. Sur le bas, les espèces de plantes d'un marais typique du sud de l'Angleterre (d'après Little 2009)

Les conditions de vie pour les végétaux en milieu intertidal

Les prés-salés sont caractérisés par une alternance de périodes recouvertes par la mer et de périodes exondées. Ces caractéristiques ont entraîné une adaptation des peuplements végétaux. Les estuaires peuvent être considérés comme des environnements hostiles pour le développement de la végétation (Adam, 1990). Les plantes qui les colonisent doivent être adaptées à un environnement très dynamique. En effet, cette végétation doit généralement faire face à deux contraintes principales : les variations de salinité et les immersions plus ou moins longues. La plupart des plantes qui colonisent les prés-salés doivent donc tolérer le sel et les immersions.

La salinité

Les plantes qui tolèrent le sel sont appelées « halophytes ». Elles possèdent des mécanismes qui leur permettent de supporter des concentrations importantes de sels. Les mécanismes développés par les plantes pour résister à la salinité ont été très étudiés (par exemple, Adam, 1990). Toutes les plantes nécessitent des éléments minéraux pour leur croissance comme les macronutriments (N, P, K, S, Ca, Mg) ou d'autres en de moins grandes quantités (Cu, Zn, B, Cl, Mn, Fe). La salinité de l'eau de mer est due à la présence de certains ions, dans des proportions relativement constantes. L'adaptation des halophytes consiste donc à « trier » par des mécanismes physiologiques particuliers, les ions nécessaires à leur croissance de ceux qui leur sont toxiques. Les adaptations de ces plantes sont de natures diverses : certaines halophytes possèdent une pompe sodium-potassium, d'autres absorbent le sodium par les racines et l'évacuent ensuite ou l'isolent dans le cytoplasme de leurs cellules (Raven *et al.*, 2003). Adam (1990) présente en détail les différents mécanismes de régulation ionique dont les principaux sont : exclusion, succulence, sécrétion, croissance et sénescence, éduction de la transpiration.

Exclusion

Les racines des plantes sont capables de sélectionner les entrées et les sorties d'ions (Raven *et al.*, 2003). À ce niveau, les halophytes ne semblent pas différentes des autres plantes. Elles montrent en général, sous des conditions de forte transpiration, une exclusion marquée du Na⁺ et du Cl⁻ du xylème (Adam, 1990), caractère marqué chez *Suaeda maritima* (Flowers & Yeo *in* Adam, 1990).

Succulence

Les ions sont transportés dans la partie aérienne de la plante au cours de la croissance entraînant une augmentation de la concentration absolue avec l'âge. Cependant, la concentration ionique n'augmente pas nécessairement si les ions entrants sont dilués (Adam, 1990). Même si la définition de la notion de succulence n'est pas constante entre les études, il est généralement admis qu'il s'agit d'une mesure de la teneur en eau. De nombreuses plantes littorales présentent cette adaptation. Les poacées et les cypéracées ne sont jamais particulièrement succulentes alors qu'en général cette caractéristique est portée par les dicotylédones.

Sécrétion

La sécrétion du sel peut se faire par des glandes à sel, cellules particulières qui excrètent le sel hors de la feuille. Ce mécanisme produit des cristaux que l'on peut observer à l'œil nu sur la surface des feuilles de certaines espèces. La pluie ou la marée éliminent ensuite ces cristaux. Les espèces ayant cette adaptation sont diverses et font partie de différentes familles: la Spartine anglaise, le Statice commun ou le Troscard maritime (Adam, 1990).

Croissance et sénescence

Les ions arrivant dans la plante vont augmenter avec l'âge sauf si la plante, comme dans le cas de la succulence, peut diluer cette concentration par la croissance. Les feuilles de *Suaeda maritima* conservant une concentration ionique constante, Flowers *et al.* (1986 in Adam, 1990) ont émis l'hypothèse que la concentration en sels pouvait limiter la croissance de la plante. Chez les plantes vivaces, les organes végétatifs sont remplacés au cours de la vie. La perte des parties aériennes permet l'élimination du sel accumulé dans ces organes. C'est une forme simple de lutte utilisée par exemple par certaines espèces perdant leurs feuilles.

Réduction de la transpiration

Les mécanismes de réduction de la transpiration comprennent différents types d'adaptation biologique aux milieux secs. La cuticule des plantes est en général épaisse. Certaines espèces de poacées ont les feuilles enroulées sur elles-mêmes. Leurs stomates sont regroupés à la base de rainures sur la face tournée vers la tige des feuilles (Adam, 1990). Ces mécanismes permettent de réduire la transpiration.

Effets de la submersion

La définition même de marais salé entraîne un recouvrement de la zone par la mer avec une fréquence et une amplitude plus ou moins importantes : la marée. Le recouvrement par la marée entraîne des conséquences pour les végétaux peuplant ces zones. Les végétaux sont ainsi répartis par altitude dans les prés-salés, notamment selon leur degré de résistance à la submersion et aux stress salins engendrés. Cependant, la submersion engendre également d'autres problèmes pour les plantes.

Disponibilité lumineuse

Les végétaux ont la capacité de réaliser la photosynthèse en utilisant l'énergie lumineuse, le CO₂ et les nutriments pour produire leur matière organique. Dans les marais salés, les halophytes sont recouvertes à intervalles plus ou moins réguliers par la marée. Des expérimentations menées par Hubbard (1969) ont montré que la Spartine anglaise peut survivre quatre mois et demi submergée dans de l'eau claire. Cependant, l'eau des marais salés est rarement limpide. Dans le meilleur des cas, les longueurs d'onde atteignant les végétaux sont modifiées, quand la lumière n'est pas complètement occultée par la turbidité de l'eau. Ainsi, selon les niveaux topographiques, la turbidité de l'eau et la localisation du marais salé, la disponibilité lumineuse pour une plante n'est pas la même. En baie de Somme, les marées hautes de vives-eaux (recouvrant l'ensemble du schorre) sont situées aux alentours de midi alors qu'elles sont plutôt du matin et du soir en baie du Mont-Saint-Michel. Pour une même espèce, à un même niveau bathymétrique, la disponibilité lumineuse aux périodes de grandes marées est très différente pour ces deux sites, la plante de baie de Somme étant recouverte pendant la période où la lumière est la plus disponible. Il est possible d'émettre l'hypothèse que cette espèce aura une limite inférieure de développement plus basse en baie du Mont-Saint-Michel.

Comme déjà mentionné, les eaux recouvrant les marais salés sont en général turbides, entraînant un dépôt de sédiments sur les plantes. Ce phénomène peut être observé notamment après une grande marée. La végétation ayant été submergée est recouverte d'une fine pellicule de vase. Pendant les périodes de faibles précipitations (en général, l'été), cette pellicule de sédiment peut rester sur les plantes pendant plusieurs jours (voire plusieurs semaines) entraînant également une baisse de la capacité photosynthétique de la plante.

Effets mécaniques

L'arrivée de la marée sur un marais salé entraîne des courants importants. Ainsi, les organismes ont besoin d'un enracinement développé pour se maintenir en position. Cependant, même pour les espèces adaptées, lors de la germination des graines et pour les individus juvéniles, les racines ne sont pas encore suffisamment développées pour se maintenir. Wiehe (1935 in Adam, 1990) a travaillé sur le taux de survie de plantules de *Salicornia europaea* le long d'un transect. Sur les zones les plus basses, le taux de survie est faible et les individus ayant survécu ont une forme particulière (Figure 3). L'auteur suppose qu'il faut une période de deux ou trois jours pour que l'individu développe des racines suffisantes pour résister à la marée. Ce même type de période pourrait également être nécessaire pour d'autres espèces.

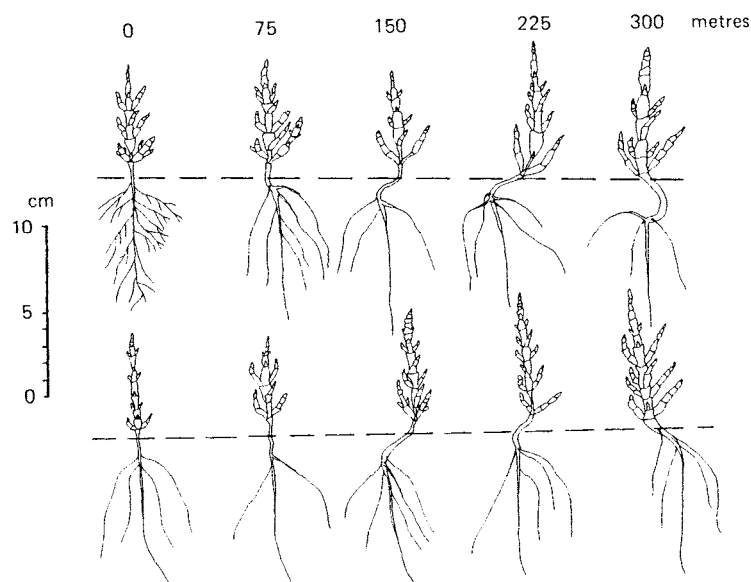


Figure 3 : forme des Salicornes le long d'un transect de la terre (0 mètre) à la mer, dans l'estuaire de Dovey (Wiehe, 1935 in Adam, 1990)

Inondation du sol

Les plantes de marais salés vivent dans des conditions d'inondation diverses et variables. Les effets de l'inondation sont de deux ordres. L'aération des sédiments et la disponibilité en oxygène sont modifiées. Certaines espèces, comme l'Obione faux pourpier, préfère les sédiments aérés alors que l'Atropis maritime préfère les sols plus tassés pour se développer sur les hauts niveaux. Par ailleurs, les produits issus du métabolisme micro-

bien anaérobie sont potentiellement toxiques pour les plantes, comme les formes réduites de différents ions métalliques. Des mécanismes de détoxification ont été identifiés chez *Spartina alterniflora* alors que d'autres espèces ont développé des résistances. Ainsi, *Festuca rubra*, *Armeria maritima* ou *Plantago maritima* ont des populations littorales plus tolérantes au manganèse (un ion pouvant être toxique) que les populations des terres situées en arrière (Adam, 1990).

Zonation

Les différentes contraintes liées au développement des végétaux entraînent une zonation des différentes espèces végétales selon leurs adaptations à différents facteurs. Le principal à l'échelle du marais salés est l'altitude. L'amplitude verticale de développement des espèces végétales entraîne la formation de ceintures de végétation concentriques, de la terre vers la mer. L'étude de la répartition altitudinale des différentes espèces le long de transects permet d'appréhender la zonation d'une partie d'un marais salé (*Figure 4*). Dans le cas présenté, la partie la plus basse du transect (plus souvent submergée) est colonisée par la Spartine anglaise. Puis, à la Spartine, succèdent la Soude maritime, des Salicornes et l'Aster maritime. Ces premières zones correspondent à la partie haute de la slikke. Le schorre est situé sur un plateau, plus haut topographiquement, ponctué de nombreux chenaux. Il peut être séparé en haut schorre à Chiendent littoral et à Atropis maritime et en schorre moyen à Atropis maritime et Obione faux pourpier. L'observation du profil topographique d'un marais salé permet de tirer des hypothèses quant à son évolution. Ainsi, Verger (2005) considère que les marais contraires, dont la pente de la partie supérieure décroît de la mer vers la terre (comme observé *Figure 4*) pourraient évoluer vers la formation de tourbières arrière-littorales.

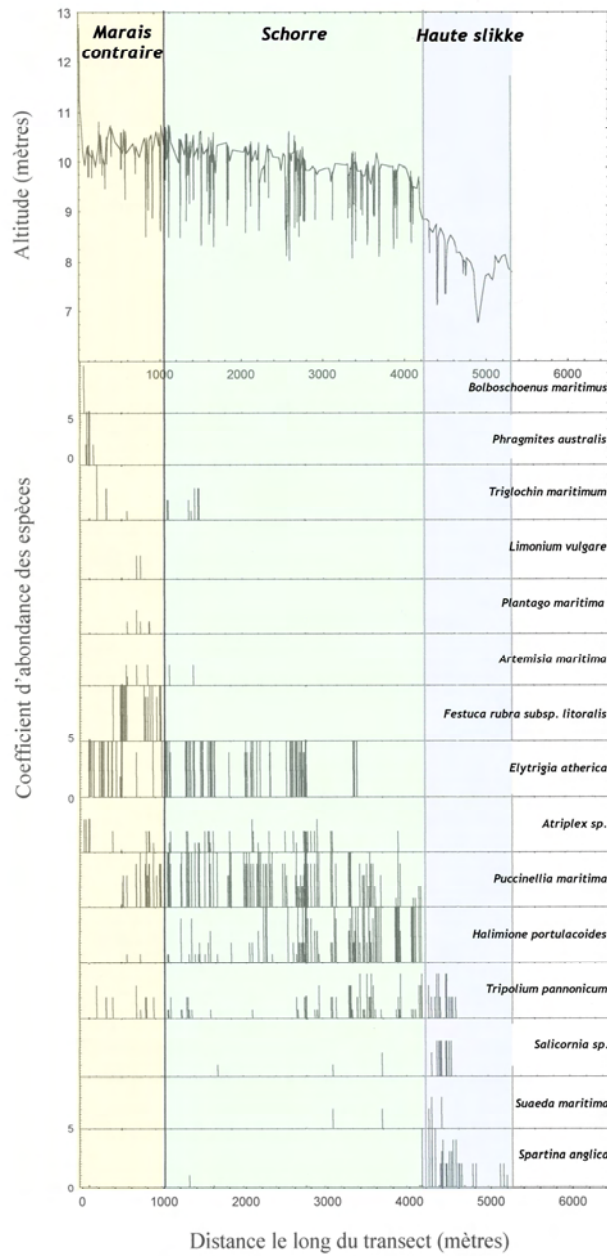


Figure 4 : répartition des espèces végétales le long du transect A en baie de Somme (d'après Rauss, 2001)

Des modèles ont été établis, intégrant différents facteurs physiques, en plus de l'altitude, pour expliquer la distribution d'une espèce. En effet, il est généralement considéré que la limite basse de développement est liée à l'effet de la submersion, la limite haute à l'augmentation de la compétition interspécifique suivant la topographie croissante. Dans cette optique, Gray *et al* (1995) ont établi, d'après l'analyse de 27 paramètres différents, la formule suivante pour expliquer la limite basse de *Spartina anglica* :

$$LL = -0,805 + 0,366SR + 0,053F + 0,135 \text{Log}_e A$$

Avec LL = limite basse de développement de la Spartine

SR = l'amplitude de marée au printemps

F = fetch dans la direction du transect (km)

Log_e A = Log_e de la surface de l'estuaire (km²)

Cette équation a un R² de 93,7 et une erreur standard s=0,35m. Ainsi, la Spartine se développerait plus bas que ce qui pourrait être prédit par le seul temps de submersion, sur des transects avec un fetch moins important et dans des estuaires plus petits. La limite haute de développement de la Spartine a été décrite, par ces mêmes auteurs par la formule :

$$UL = 4,74 + 0,483SR + 0,068F - 0,199L$$

Avec SR et F comme présentés ci-dessus,

L la latitude (en °N décimaux).

R² est égal à 0,90 et s à 0,50. Les auteurs déterminent l'importance de la latitude dans cette équation comme le résultat de l'augmentation de la compétition avec *Puccinellia maritima*, la Spartine étant une plante en C4 plus dépendante de la température. Cependant, dans certains cas, le temps de submersion, plus que l'amplitude de marée, peut expliquer le développement de cette espèce. En effet, sur les hauts niveaux, les cuvettes restent longtemps en eau et peuvent être colonisées par l'espèce. Le développement des moyens de mesure de l'altitude à haute précision sur d'importantes surfaces (comme la technologie LIDAR) permettra d'intégrer le temps de submersion à une échelle précise et ainsi affiner les connaissances sur la distribution des espèces et des communautés à une échelle plus fine.

L'effet de l'élévation de l'altitude du marais salé sur la compétition interspécifique entre *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra* subsp. *litoralis* et *Agrostis stolonifera* var. *arenaria* a été étudié par Gray & Scott (1977 in

Gray, 1992a). Ces trois taxa coexistent en mosaïque dans les zones pâturées de Morecambe Bay. Une étude de la microtopographie des zones de chevauchement des espèces montre que l'Atropis maritime est limitée aux trous, la Fétuque aux bosses et *Agrostis stolonifera* aux bords des bosses ou aux trous, mais dans des contextes plus élevés que l'Atropis maritime. Des expérimentations de culture de ces espèces deux à deux, dans des conditions variables de salinité et d'engorgement en eau (de Wit, 1960 in Gray, 1992a) ont permis de déterminer que la compétition entre la Fétuque et l'Atropis maritime est fortement dépendante de l'engorgement en eau. La Fétuque se développe préférentiellement dans des conditions plus sèches. L'*Agrostis stolonifera* est très compétitif, mais est fortement affecté par une augmentation de la salinité. Ainsi, la microtopographie permet le maintien des différentes espèces dans les zones de confluence entre espèces.

En plus des contraintes liées à l'altitude ou à la compétition, la zonation peut être influencée par d'autres facteurs comme l'arrivée d'eau douce, le tassement et la chimie des sédiments... Les différentes atteintes que subissent ces végétations entraînent également des modifications de la distribution des espèces selon leur capacité à résister à ces pressions.

Les espèces des marais salés

Les espèces typiques des prés-salés sont peu nombreuses. En 1979, Géhu & Géhu-Franck ont réalisé une étude phytocoénotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés-salés saumâtres de la façade Atlantique française. Il s'agit du seul document, à notre connaissance, portant sur l'ensemble de la façade. Depuis cette date, des modifications ont eu lieu dans la flore des vases salées comme des déplacements d'aire de répartition (par exemple, l'extension de *Cochlearia anglica* vers le nord de la France). Différentes espèces ont été découvertes récemment, parfois dans des quantités importantes dans les marais salés. Ainsi, *Atriplex longipes*, espèce protégée au niveau national, est retrouvée dans de nombreux marais salés sur lesquels elle fait l'objet d'une recherche spécifique : Dalibard (2007) sur les côtes normandes et bretonnes, Meirland *et al.* (2010) pour les côtes Nord-Pas-de-Calais-Picardie. *Puccinellia distans* est une espèce retrouvée dans le fond de certains marais salés de Manche orientale. Les potentialités de découvertes sont encore nombreuses, notamment sur des taxa problématiques à déterminer comme les *Atriplex*, certaines poacées, les Salicornes...

Géhu & Géhu-Franck (1979) identifient 75 espèces de prés-salés dont 43 considérées comme halophiles et 29 comme subhalophiles (trois ne

sont pas classées par les auteurs). L'indice de rareté d'une espèce correspond au pourcentage de sites sur lesquels l'espèce n'est pas présente par rapport au nombre total de sites étudiés. Le *tableau I* présente les espèces mentionnées, les indices de rareté, la distribution ainsi que les correspondances taxonomiques actuelles (issues du MNHN 2011).

Environ la moitié des espèces halophiles et subhalophiles ont une distribution générale sur le littoral atlantique français. Une très faible proportion a une distribution nordique ou armoricaine. Une part importante des espèces a une distribution occidentale avec une limite dans le Cotentin et dans ce cortège, environ 10 % des espèces ne sont réparties que du Morbihan à la frontière espagnole. Quelques espèces ont une distribution isolée ou éparse.

Certaines espèces ont un indice de rareté très important comme, par exemple, *Halimione pedunculata*, *Limonium humile* et *Limonium ovalifolium*. Elles font l'objet de mesures de protection. D'autres ont un caractère invasif. La plus communément répandue dans les marais salés est la Spartine anglaise. Elle figure parmi les 100 espèces exotiques envahissantes les plus dangereuses pour l'environnement (DAISIE, 2011). Elle est issue de l'hybride stérile *Spartina townsendii*, provenant lui-même du croisement de *S. maritima* (espèce autochtone) et de *S. alternifolia* (espèce américaine). Allopolyploïde, *S. anglica* est donc plus vigoureuse que ses ancêtres (figure 5).

Tableau I : liste des espèces, indice de rareté, statut et distribution mentionnés par Géhu & Géhu-Franck (1979), noms latins et français, statuts, introduite et espèce exotique envahissante (EEE) issus du MNHN (2011)

Remarques : les * après le milieu de vie sont des apports des auteurs. Les ° après le nom latin (MNHN, 2011) signifient que la correspondance entre le nom fourni par Géhu & Géhu-Franck (1979) et le nom mentionné est issu de <http://www.theplantlist.org/> (consultation du 14 novembre 2011). Concernant l'indice de rareté de Géhu & Géhu-Franck (1979), un n correspond à une espèce dont l'indice n'est pas mentionné, un ° correspond à des espèces dont l'intérêt doit être augmenté en raison de la fragilité et de la faible abondance de leurs population, * : espèce dont la rareté doit être relativisée en raison de sa présence dans d'autres zones géographiques françaises, # : espèce dont la rareté doit être relativisée en raison de sa présence dans d'autres milieux. EEE : espèce exotique envahissante.

| milieu de vie | nom latin (Géhu, 1979) | nom latin (MNHN, 2011) | nom français | indice de rareté | statut (Géhu, 1979) | statut MNHN | distribution | introduite | EEE |
|---------------|---|--|---|------------------|---------------------|-------------|--|------------|-----|
| Halophile | <i>Armeria maritima</i> | <i>Armeria maritima</i> Willd. subsp. <i>Maritime</i> | Gazon d'Olympe maritime | 23,9 | | | générale | | |
| Halophile | <i>Artemisia maritima</i> | <i>Artemisia maritima</i> L., 1753 | Armoise maritime | 85,29 | | | extra armoricaine | | |
| halophile* | <i>Atriplex hastata</i> var. <i>salina</i> | <i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC. subsp. <i>Prostrata</i> | | N | | | générale | | |
| halophile | <i>Carex extensa</i> | <i>Carex extensa</i> Gooden., 1794 | Laïche étirée | N | | | générale | | |
| halophile | <i>Cochlearia anglica</i> | <i>Cochlearia anglica</i> L., 1759 | Cranson d'Angleterre | 61,4 | | | occidentale à prédominance armoricaine | | |
| halophile | <i>Agropyron pungens</i> | <i>Elytrigia atherica</i> (Link) Kerguelen ex Carerras, 1986 | Chiendent du littoral | 6,8 | | | générale | | |
| halophile | <i>Festuca rubra</i> ssp. <i>Littoralis</i> | <i>Festuca rubra</i> subsp. <i>litoralis</i> (G.Mey.) Auquier, 1968 | Fétuque des grèves | 8,8 | | | générale | | |
| halophile | <i>Frankenia laevis</i> | <i>Frankenia laevis</i> L., 1753 | Frankénie | 54,4 | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Halimione pedunculata</i> | <i>Halimione pedunculata</i> (L.) Aellen, 1938 | Arroche à fruits pédonculés, Obione à fruits pédonculés | 94,7° | RR | menacée | nordique à optimum en Manche | | |
| halophile | <i>Halimione portulacoides</i> | <i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen, 1938 | Obione faux pourpier | 17,5 | | | générale | | |
| halophile | <i>Juncus gerardii</i> | <i>Juncus gerardi</i> Loisel., 1809 | Jonc de Gérard | 8,8 | | | générale | | |
| halophile | <i>Juncus maritimus</i> | <i>Juncus maritimus</i> Lam., 1794 | Jonc maritime | 10,52 | | | générale | | |
| halophile | <i>Inula crithmoides</i> | <i>Limbarda crithmoides</i> (L.) Dumort., 1829 | | 77,2 | | | centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Limonium lychnidifolium</i> | <i>Limonium auriculiursifolium</i> (Pourr.) Druce subsp. <i>auriculiursifolium</i> | Lavande de mer à feuilles de lychnis | 64,9 | | | occidentale générale | | |

| milieu de vie | nom latin (Géhu, 1979) | nom latin (MNHN, 2011) | nom français | indice de rareté | statut (Géhu, 1979) | statut MNHN | distribution | introduite | EEE |
|---------------|----------------------------------|--|--|------------------|---------------------|-------------|---|------------|-----|
| | | | | | | | du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Limonium occidentale</i> | <i>Limonium binervosum</i> (G.E.Sm.) C.E.Salmon subsp. <i>Binervosum</i> | Statice de Salmon, Statice de l'ouest | 70,2 | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Limonium humile</i> | <i>Limonium humile</i> Mill., 1768 | Statice humble, Petit statice, Petit Limonium | 98,2° | RR | menacée | ponctuelle, éparse | | |
| halophile | <i>Limonium ovalifolium</i> | <i>Limonium ovalifolium</i> (Poir.) Kuntze, 1891 | Statice à feuilles ovales, Saladelle à feuilles ovales | 96,5° | RR | menacée | ponctuelle, éparse | | |
| halophile | <i>Limonium vulgare</i> | <i>Limonium vulgare</i> Mill., 1768 | Statice commun, Saladelle commune | 35,1 | | | générale | | |
| halophile | <i>Glaux maritima</i> | <i>Lysimachia maritima</i> (L.) Galasso, Banfi & Soldano, 2005 | Herbe au lait | 24,6 | | | générale | | |
| halophile | <i>Parapholis strigosa</i> | <i>Parapholis strigosa</i> (Dumort.) C.E.Hubb., 1946 | Lepture raide | 10,53 | | | générale | | |
| halophile | <i>Plantago maritima</i> | <i>Plantago maritima</i> L., 1753 | Plantain maritime | 15,8 | | | générale | | |
| halophile | <i>Puccinellia fasciculata</i> | <i>Puccinellia fasciculata</i> (Torr.) E.P.Bicknell, 1907 | Atropis fasciculé | 89,5° | RR | | générale | | |
| halophile | <i>Puccinellia maritima</i> | <i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl., 1850 | Atropis maritime | 7 | | | générale | | |
| halophile | <i>Salicornia ramosissima</i> | <i>Salicornia appressa</i> Dumort., 1866 | Salicorne | 42,1 | | | occidentale générale, du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Salicornia europaea</i> | <i>Salicornia brachystachya</i> (G.Mey.) D.König, 1960 | Salicorne d'Europe | 54,4 | | | générale | | |
| halophile | <i>Salicornia disarticulata</i> | <i>Salicornia disarticulata</i> Moss, 1911 | | 63 | | | occidentale à prédominance armoricaine | | |
| halophile | <i>Salicornia emerici</i> | <i>Salicornia emericii</i> Duval-Jouve, 1868 | Salicorne de Lorraine | 80,7 | | menacée | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Salicornia obscura</i> | <i>Salicornia obscura</i> P.W.Ball & Tutin, 1959 | Salicorne sombre | 52,4 | | | générale | | |
| halophile | <i>Salicornia fragilis</i> | <i>Salicornia procumbens</i> Sm. var. <i>procumbens</i> | | 63 | | | générale | | |
| halophile | <i>Salicornia dolichostachya</i> | <i>Salicornia procumbens</i> var. <i>stricta</i> (G.Mey.) J.Duvign. & Lambinon, 1993 | | 63 | | | générale | | |
| halophile | <i>Arthrocnemum fruticosum</i> | <i>Sarcocornia fruticosa</i> (L.) A.J.Scott, 1978 | Salicorne en buisson | 75,4 | | | centre et sud occidentale, | | |

| milieu de vie | nom latin (Géhu, 1979) | nom latin (MNHN, 2011) | nom français | indice de rareté | statut (Géhu, 1979) | statut MNHN | distribution | introduite | EEE |
|---------------|--|---|---|-------------------|---------------------|-------------|--|------------|-----|
| | | | | | | | du Morbihan à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Arthrocnemum perenne</i> | <i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A.J.Scott subsp. <i>Perennis</i> | Salicorne pérenne | 35,1 | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Spartina alterniflora</i> | <i>Spartina alterniflora</i> Loisel., 1807 | Spartine à feuilles alternes | 96,5 | RR | | ponctuelle, éparse | | X |
| halophile | <i>Spartina townsendii</i> (incl. <i>Sp. anglica</i>) | <i>Spartina anglica</i> C.E.Hubb., 1978 | Spartine anglaise | 42,1 | | | nordique à optimum en Manche | | X |
| halophile | <i>Spartina maritima</i> | <i>Spartina maritima</i> (Curtis) Fernald, 1916 | Spartine maritime | 79,8 | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Spartina juncea</i> | <i>Spartina versicolor</i> Fabre, 1850 | Spartine bigarrée | 98,2* | RR | | ponctuelle, éparse | X | |
| halophile | <i>Spartina townsendii</i> (incl. <i>Sp. anglica</i>) | <i>Spartina x townsendii</i> H.Groves & J.Groves, 1881 | Spartine de Townsend | | | | | X | |
| halophile | <i>Spergularia marina</i> | <i>Spergularia marina</i> (L.) Besser, 1821 | Spergulaire du sel | 12,3 | | | générale | | |
| halophile | <i>Spergularia media</i> | <i>Spergularia media</i> (L.) C.Presl, 1826 | Spergulaire marginée | 12,3 | | | générale | | |
| halophile | <i>Suaeda maritima</i> | <i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort., 1829 | Soude maritime | 10,5 | | | générale | | |
| halophile | <i>Suaeda vera</i> | <i>Suaeda vera</i> Forssk. ex J.F.Gmel., 1791 | Soude vraie | 75,44 | | | centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Triglochin maritima</i> | <i>Triglochin maritimum</i> L., 1753 | Troscart maritime | 15,8 | | | générale | | |
| halophile | <i>Aster tripolium</i> | <i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz., 1962 | Aster maritime | 12,3 | | | générale | | |
| halophile | <i>Zostera marina</i> | <i>Zostera marina</i> L., 1753 | Zostère maritime, Varech des bords de mer, Varech marin | 94,7 [#] | RR | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| halophile | <i>Zostera noltii</i> | <i>Zostera noltii</i> Hornem., 1832 | Varech de Nolti, Zostère naine | N | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Agrostis stolonifera</i> var. <i>salina</i> | <i>Agrostis stolonifera</i> var. <i>arenaria</i> (Gouan) Dobignard & Portal, 2009 | | 8,8 | | | générale | | |

| milieu de vie | nom latin (Géhu, 1979) | nom latin (MNHN, 2011) | nom français | indice de rareté | statut (Géhu, 1979) | statut MNHN | distribution | introduite | EEE |
|---------------|--|--|---|-------------------|---------------------|-------------|--|------------|-----|
| subhalophile | <i>Alopecurus bulbosus</i> | <i>Alopecurus bulbosus</i> Gouan, 1762 | Vulpin bulbeux | 92,9* | RR | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Althaea officinalis</i> | <i>Althaea officinalis</i> L., 1753 | Guimauve officinale | 63,6 | | | extra armoricaine | | |
| subhalophile | <i>Angelica heterocarpa</i> | <i>Angelica heterocarpa</i> J.Lloyd, 1859 | Angélique à fruits variés, Angélique à fruits variables | N | | menacée | centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Apium graveolens</i> | <i>Apium graveolens</i> L., 1753 | Céleri | 61,4 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Atriplex littoralis</i> | <i>Atriplex littoralis</i> L., 1753 | Arroche du littoral | 71,9 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Beta maritima</i> | <i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i> (L.) Arcang., 1882 | Bette maritime | 8,8 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Scirpus maritimus</i> var. <i>compactus</i> | <i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla, 1905 | Scirpe maritime, Rouche | 14,03 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Carex otrubae</i> var. <i>subcontigua</i> | <i>Carex cuprina</i> var. <i>subcontigua</i> (Kük.) De Langhe & Lambinon, 1983 | | 68,4 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Carex distans</i> var. <i>vikingensis</i> | <i>Carex distans</i> L. var. <i>vikingensis</i> (C.B.Clarke) Gadeceau | | N | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Carex divisa</i> | <i>Carex divisa</i> Huds., 1762 | | 94,7 [#] | RR | | centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Chenopodium chenopodioides</i> | <i>Chenopodium chenopodioides</i> (L.) Aellen, 1933 | Chénopode à feuilles grasses | 92,9 | RR | | nordique à optimum en Manche | | |
| subhalophile | <i>Cotula coronopifolia</i> | <i>Cotula coronopifolia</i> L., 1753 | Cotule Pied-de-corbeau | 96,5 | RR | | ponctuelle, éparse | | X |
| subhalophile | <i>Agropyron repens</i> var. <i>maritimum</i> | <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, 1934* | | 17,5 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Agropyron x acutum</i> | <i>Elytrigia x acuta</i> (DC.) Tzvelev, 1973 | | 56,14 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Festuca rubra</i> ssp. <i>Pruinosa</i> | <i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i> (Hack.) Piper, 1906 | Fétuque pruiteuse | 80,7 | | | occidentale à prédominance armoricaine | | |
| subhalophile | <i>Hordeum marinum</i> | <i>Hordeum marinum</i> Huds., 1778 | Orge maritime | 86 | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |

| milieu de vie | nom latin (Géhu, 1979) | nom latin (MNHN, 2011) | nom français | indice de rareté | statut (Géhu, 1979) | statut MNHN | distribution | introduite | EEE |
|---------------|--------------------------------|--|---|-------------------|---------------------|-------------|--|------------|-----|
| subhalophile* | <i>Juncus acutus</i> | <i>Juncus acutus</i> L., 1753 | Jonc aigu | n | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Juncus ambiguus</i> | <i>Juncus ranarius</i> Songeon & Perrier, 1860 | Jonc ambigu | 61,4 | | | nordique à optimum en Manche | | |
| subhalophile | <i>Oenanthe lachenalii</i> | <i>Oenanthe lachenalii</i> C.C.Gmel., 1805 | Oenanthe de Lachenal | 36,8 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Plantago intermedia</i> | <i>Plantago major</i> subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange, 1856 | Plantain intermédiaire | 50,88 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Polypogon maritimum</i> | <i>Polypogon maritimus</i> Willd., 1801 | Polypogon maritime | 80 | | | occidentale générale du Cotentin à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Ranunculus baudotii</i> | <i>Ranunculus baudotii</i> Godr., 1840 | Renoncule de Baudot | 94,7° | RR | | ponctuelle, éparse | | |
| subhalophile | <i>Ruppia maritima</i> | <i>Ruppia maritima</i> L., 1753 | Ruppie maritime | 84,2 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Sagina maritima</i> | <i>Sagina maritima</i> G.Don, 1810 | Sagine maritime | 40,35 | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Salsola soda</i> | <i>Salsola soda</i> L., 1753 | Soude commune | 89,5 [#] | RR | | centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne | | |
| subhalophile | <i>Samolus valerandi</i> | <i>Samolus valerandi</i> L., 1753 | Samole de Valerand, Mouron d'eau | n | | | générale | | |
| subhalophile | <i>Scirpus americanus</i> | <i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla, 1888 | Scirpe piquant, Souchet piquant | 94,7 | RR | | ponctuelle, éparse | | |
| subhalophile | <i>Scirpus tabernaemontani</i> | <i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C.Gmel.) Palla, 1888 | Jonc des chaisiers glauque, Souchet de Tabernaemontanus | 59,6 | | | générale | | |
| subhalophile* | <i>Scirpus ambiguus</i> | <i>Scirpus divaricatus</i> Elliott.* | | n | | | ponctuelle, éparse | | |
| subhalophile | <i>Triglochin barrelieri</i> | <i>Triglochin bulbosum</i> subsp. <i>barrelieri</i> (Loisel.) Rouy, 1912 | Troscart de Barrelier | 96,5 | | | centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne | | |

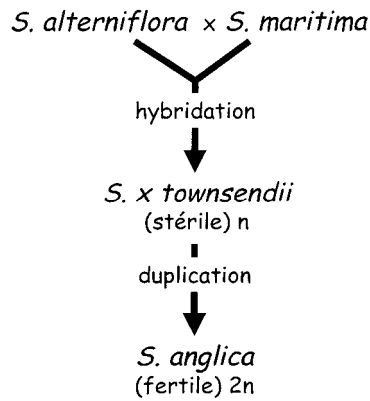


Figure 5 : les étapes de formation de la nouvelle espèce *Spartina anglica* : hybridation et duplication (Rauss, 2003)

Les premières implantations de l'espèce eurent lieu, sur la façade, en trois foyers distincts : la baie des Veys en 1906, la baie du Mont-Saint-Michel en 1925 et l'estuaire de la Gironde en 1924 (*Figure 6*). À partir de ces zones, l'ensemble de la façade a été colonisé de façon plus ou moins importante.

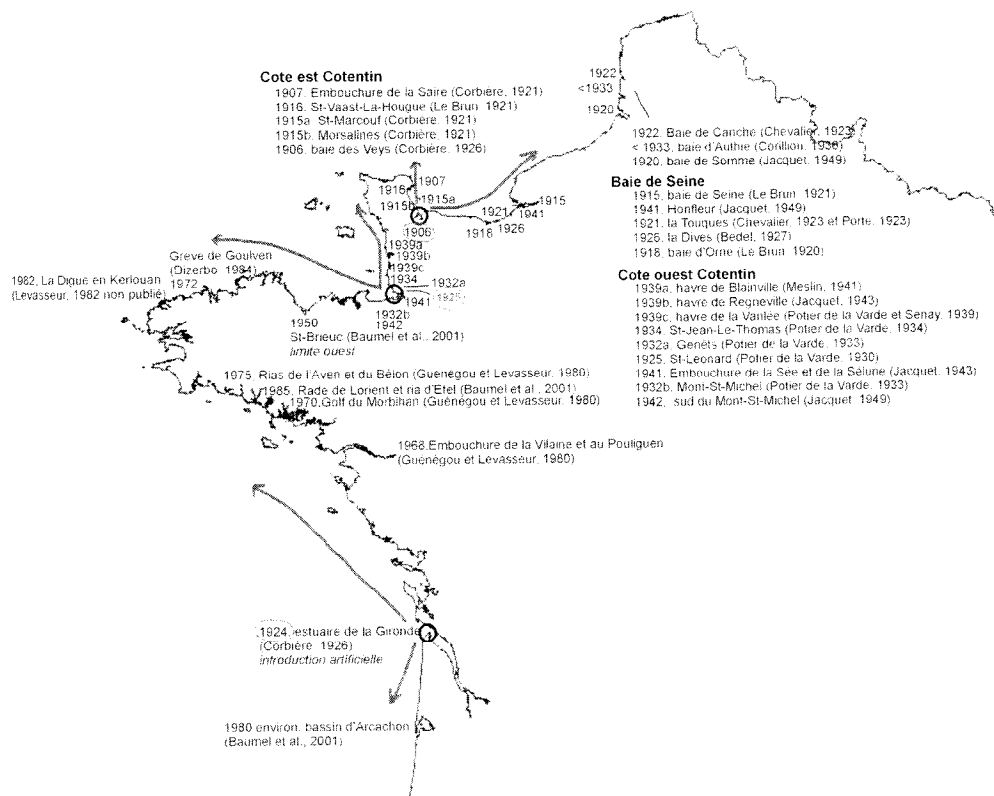


Figure 6 : progression de *Spartina anglica* sur les côtes françaises (d'après Jacquet, 1949 ; Guénégué & Levasseur, 1992 ; Baumel *et al.*, 2001 in Rauss, 2003)

La dynamique de la Spartine est très rapide. Elle se développe sur des zones de bas d'estran régulièrement submergées, la limite de colonisation dépendant de quelques facteurs physiques principaux. La Spartine anglaise, comme les autres plantes, stabilise les sédiments et favorise leur accretion. Du fait de son caractère pérenne (contrairement aux Salicornes annuelles, par exemple) et de sa capacité à se développer bas sur l'estran, elle joue un rôle très important dans la fixation des sédiments. Ainsi, en baie d'Authie (Somme), l'accumulation de sédiment au niveau des fronts de colonisation par la Spartine est très importante et suit le cycle de vie de

l'espèce (Marion, 2007). La Spartine anglaise participe ainsi, plus qu'une autre plante de nos côtes, au passage d'une zone de vasière à un marais salé établi. Au vu de ces effets, son contrôle a été entrepris, parfois après avoir permis son utilisation pour stabiliser l'estran. Le contrôle et ses modalités dépendent des objectifs et des intervenants. La baie de Somme constitue un bon exemple de travaux menés par des intervenants multiples selon différents buts. La Spartine anglaise, en masquant notamment l'environnement aux limicoles (Triplet *et al.*, 2002), empêche ceux-ci de se nourrir sur des zones auparavant exploitées. Dans ce cadre, des travaux ont été réalisés par le Syndicat mixte baie de Somme Grand Littoral picard pour restaurer des vasières afin de maintenir des zones d'alimentation importantes pour les oiseaux d'eau. La commune du Crotoy est une station balnéaire dont la plage est prisée par de nombreux vacanciers (« la seule plage du nord orientée au sud »). La colonisation importante de la plage par la Spartine anglaise est mal perçue par les touristes et les habitants. Afin de maintenir le caractère maritime de la station balnéaire, la commune effectue des travaux de labour afin de préserver sa plage sans végétaux. Enfin, l'Association des ramasseurs de Salicornes de la baie de Somme est titulaire d'une concession de 300 hectares sur le domaine public maritime. Des travaux de labour permettent le développement préférentiel de peuplements à *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens* à la place des peuplements de Spartine anglaise. Dans chacun des cas, les travaux consistent en des « labours » à l'aide d'un rotavator. Leur efficacité est en général limitée à deux-trois ans dans le cadre du maintien de vasière ou de sable nu (Triplet & Meirland, 2008). Dans le cas d'une modification du peuplement végétal (pour la cueillette de Salicornes), la pérennité des travaux dépend de leur fréquence et de la communauté végétale se mettant en place à leur suite.

La patrimonialité de la flore de marais salés

Le statut et la distribution des différentes plantes halophiles et sub-halophiles ont entraîné une législation de protection de ces espèces. Cette réglementation présente différents niveaux selon qu'elle est issue de conventions, de directives, de lois, d'arrêtés.

La convention de Berne

La convention de Berne a été signée le 19 septembre 1979 à Berne en Suisse. Elle est entrée en vigueur le 1^{er} juin 1982 (<http://conventions.coe.int/Treaty/fr/Treaties/Html/104.htm>). Elle a pour but d'assurer la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe par une coopération entre les États. La Convention vise à promouvoir la

coopération entre les États signataires, afin d'assurer la conservation de la flore et de la faune sauvages et de leurs habitats naturels, et de protéger les espèces migratrices menacées d'extinction. À ce titre, 45 Parties ont ratifié la Convention :

- l'Union européenne (à l'époque Communauté européenne),
- 44 pays dont la plupart des pays européens à l'exception de la Russie.

La France et la Belgique ont ratifié la convention de Berne en 1990. La Tunisie, le Maroc, le Sénégal et le Burkina Faso sont concernés par les oiseaux migrateurs.

Cette Convention comporte quatre annexes listant le degré de protection des espèces (faune ou flore) :

- I : espèces de flore strictement protégées,
- II : espèces de faune strictement protégées,
- III : espèces de faune protégées,
- IV : moyens et méthodes de chasse et autres formes d'exploitation interdits.

Deux espèces de la flore des marais salés sont concernées par l'annexe I de cette Convention : *Zostera marina* et *Angelica heterocarpa*.

La directive habitat-faune-flore

La directive habitat-faune-flore (DHFF), du 21 mai 1992 concerne la préservation des habitats naturels de la faune et de la flore sauvage et complète ainsi la directive oiseaux. Les exigences de la convention de Berne (1979) ont servi de ligne de base pour la rédaction de cette nouvelle directive. La DHFF met en place le réseau Natura 2000 constitué de zones spéciales de conservation désignées par les États membres au titre de la présente directive. En outre, il inclut les zones de protection spéciale instaurées en vertu de la directive «Oiseaux» 2009/147/CE. La directive est complétée de six annexes. Les annexes I et II contiennent les types d'habitats et les espèces dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation. Certains d'entre eux sont définis comme des types d'habitats ou des espèces « prioritaires » (en danger de disparition). L'annexe IV énumère les espèces animales et végétales qui nécessitent une protection particulièrement stricte.

Angelica heterocarpa est la seule espèce végétale de bordure de marais salés mentionnée dans les annexes II et IV de la DHFF. Pratiquement, l'ensemble des habitats de marais salés sont inscrits à l'annexe I de la DHFF.

Les communautés à Spartine anglaise ne sont pas désignées au titre de cette directive.

La protection nationale

La liste officielle des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire français métropolitain, définie par l'État, a été publiée dans l'arrêté du 20 janvier 1982, modifié à deux reprises : par l'arrêté du 31 août 1995, puis par l'arrêté du 14 décembre 2006. L'article 1 précise :

« Afin de prévenir la disparition d'espèces végétales menacées et de permettre la conservation des biotopes correspondants, sont interdits, en tout temps et sur tout le territoire métropolitain, la destruction, la coupe, la mutilation, l'arrachage, la cueillette ou l'enlèvement, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de tout ou partie des spécimens sauvages des espèces citées à l'annexe I du présent arrêté ».

Six espèces végétales de prés-salés ou de leurs abords sont protégées au niveau national :

- *Halimione pedunculata* (L.) Aellen, 1938,
- *Limonium binervosum* (G.E.Sm.) C.E.Salmon subsp. *Binervosum*,
- *Limonium humile* Mill., 1768,
- *Angelica heterocarpa* J. Lloyd, 1859,
- *Atriplex longipes* Drejer, 1838,
- *Armeria maritima* Willd. subsp. *maritime*.

Les protections régionales et départementales

Les protections régionales et départementales sont des compléments locaux de la liste des espèces végétales protégées au niveau national. Enfin, des arrêtés préfectoraux peuvent compléter cette réglementation en encadrant, par exemple, la cueillette du Statice maritime (*Limonium vulgare*) sur certaines zones géographiques.

Tableau II : statut de protection des différentes espèces de marais salés citées par Géhu & Géhu-Franck (1979) d'après le MNHN (2011)

NPDC : Nord-Pas-de-Calais ; HN : Haute-Normandie ; BN : Basse-Normandie ; B : Bretagne ; PDL : Pays-de-la-Loire ; PC : Poitou-Charente ; A : Aquitaine ; PA : Pyrénées - Atlantiques. Le numéro correspond au département. Pref : espèce pouvant faire l'objet d'un arrêté préfectoral. Les espèces non citées n'ont pas de statut de protection particulier.

| nom latin (MNHN, 2011) | réglementation de portée mondiale, européenne ou nationale | | | | réglementation de portée régionale | | | | | | | | | réglementation de portée départementale ou locale | | | | | | | |
|-----------------------------------|--|----------------|----------------|----------------------|------------------------------------|----|----|---|-----|----|---|----|----|---|----|----|----|----|----|-------|---|
| | convention de Berne : Annexe I | DHFF Annexe II | DHFF Annexe IV | protection nationale | NPDC | HN | BN | B | PDL | PC | A | PA | 62 | 14 | 50 | 35 | 29 | 44 | 64 | P ref | |
| <i>Alopecurus bulbosus</i> | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Althaea officinalis</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Angelica heterocarpa</i> | X | X | X | X | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apium graveolens</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Armeria maritima</i> | | | | X | X | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Artemisia maritima</i> | | | | | | | | | X | | X | | | | | | | | | | |
| <i>Atriplex littoralis</i> | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Carex distans</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Carex extensa</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chenopodium chenopodioides</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cochlearia anglica</i> | | | | | | | | | X | X | | | | | | | | | | | |
| <i>Frankenia laevis</i> | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | X |
| <i>Halimione pedunculata</i> | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hordeum marinum</i> | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Limbarda crithmoides</i> | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Limonium auriculifolium</i> | | | | | | | | | X | | | | | | X | X | X | X | | | X |
| <i>Limonium binervosum</i> | | | | X | | | | | | | | | | X | X | X | X | | | | X |
| <i>Limonium humile</i> | | | | X | | | | | | | | | | | X | X | X | | | | X |
| <i>Limonium ovalifolium</i> | | | | | | | | X | X | | | | | | X | X | X | | | | X |

| nom latin (MNHN, 2011) | réglementation de portée mondiale, européenne ou nationale | | | | réglementation de portée régionale | | | | | | | | réglementation de portée départementale ou locale | | | | | | | |
|---------------------------------|--|----------------|----------------|----------------------|------------------------------------|----|----|---|------|----|---|----|---|----|----|----|----|----|----|-------|
| | convention de Berne : Annexe I | DHFF Annexe II | DHFF Annexe IV | protection nationale | NPDC | HN | BN | B | PDLL | PC | A | PA | 62 | 14 | 50 | 35 | 29 | 44 | 64 | P ref |
| <i>Limonium vulgare</i> | | | | | | | | | | | | | X | X | X | X | X | X | | X |
| <i>Lysimachia maritima</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | X | |
| <i>Puccinellia fasciculata</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ranunculus baudotii</i> | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | |
| <i>Ruppia maritima</i> | | | | | | | X | | | | X | | | | | | | | | |
| <i>Salicornia appressa</i> | | | | | | | | | | | | | | | | X | X | | | X |
| <i>Salicornia brachystachya</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | X | X | | | X |
| <i>Salicornia disarticulata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | X | X | | | X |
| <i>Salicornia emericii</i> | | | | | | | | | | | | | | | | X | X | | | X |
| <i>Salicornia obscura</i> | | | | | | | | | | | | | | | | X | X | | | X |
| <i>Salicornia procumbens</i> | | | | | | | | | | | X | | | | | X | X | | | X |
| <i>Schoenoplectus pungens</i> | | | | | | | X | X | | | X | | | | | | | | | |
| <i>Spartina maritima</i> | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | |
| <i>Suaeda vera</i> | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | |
| <i>Triglochin bulbosum</i> | | | | X | | | | | | | X | | | | | | | | | |
| <i>Tripolium pannonicum</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | X |
| <i>Zostera marina</i> | X | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | |
| <i>Zostera noltii</i> | | | | | | | | X | | X | | | | | | | | | | |

Les habitats végétaux intertidaux

Typologie des milieux végétaux

Il existe différentes classifications des habitats naturels utilisées en France et des correspondances entre tous ces habitats. D'utiles fichiers de correspondance sont disponibles sur le site de l'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN)

(<http://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentiels/habitats>).

La phytosociologie

« La phytosociologie est la branche de l'écologie dont l'objet est la description de la structure des phytocénoses ; analyse des groupements végétaux à partir desquels sont définies des associations végétales ainsi que l'étude de l'évolution dans le temps des communautés végétales (successions écologiques). Elle repose sur un inventaire floristique préalable à partir duquel peuvent être mis en évidence des groupements végétaux ; on décrit et cherche à comprendre les liens fonctionnels entre les communautés d'espèces et le milieu naturel » (Tela Botanica, 2011)

Créée par Braun-Blanquet (1928), la phytosociologie est la base des typologies d'habitats en Europe. L'association est l'unité de base de la synsystème comme l'espèce l'est en systématique. Elle possède une combinaison floristique statistiquement répétitive et se développe dans des conditions écologiques précises (Lahondère, 1997). Comme il existe une nomenclature pour les espèces, il existe une nomenclature pour les associations. Le nom d'une association est composé d'un ou de plusieurs noms d'espèces végétales et se termine par le suffixe *-etum*. Les unités supérieures et inférieures dans le synsystème ont chacune un suffixe particulier :

- classe : *-etea-*
- sous-classe : *enea*
- ordre : *etalia*
- sous-ordre : *enalia*
- alliance : *ion*
- sous-alliance : *enion*
- association : *etum*
- sous-association : *etosum*

La distribution des différentes phytocénoses observée par Géhu & Géhu-Franck (1979) ne sera pas reprise ici. En effet, la modification des phytocénoses en présence, les modifications syntaxonomiques ou des révi-

sions taxonomiques rendent l'interprétation des résultats de l'époque difficilement transposables à la situation actuelle. Une actualisation de ces travaux a été réalisée sur la partie Finistère du littoral (Bioret & Glémarec, 2010). La distribution des syntaxons dans ce département a subi différents changements depuis 1979, certains ayant disparu, d'autres étant apparus, la proportion d'un site occupé par un même syntaxon a également évolué.

Le prodrome des végétations de France (Bardat *et al.* 2011) présente le synsystème de la France au niveau des sous-alliances. Le synsystème des principales végétations de marais salés atlantiques est présenté ci-dessous.

2 AGROPYRETEA PUNGENTIS (Géhu, 1968)

Végétation vivace graminéenne, xérophile et semi-rudérale, surtout sur sables, limons et substrats calcaires, à distribution européenne et ouest-sibérienne.

2.0.1 *Agropyretalia pungentis* (Géhu, 1968)

Communautés souvent subprimaires des bordures maritimes nitrohalophiles.

2.0.1.0.1 *Agropyrion pungentis* (Géhu, 1968)

Communautés denses des stations fortement enrichies en matières organiques des laisses de mer, des bordures estuariennes en particulier.

2.0.1.0.2 *Brachypodio pinnati-Agropyrion pungentis* Géhu & Bioret *all. prov.*

Communautés plus ou moins ouvertes des petites falaises littorales, ensablées et subrudéralisées.

3 AGROSTIETEA STOLONIFERAE (Th. Müll & Görs, 1969)

Végétation prairiale des sols engorgés ou inondables, essentiellement minéraux, mésotrophes à eutrophes.

3.0.1 *Potentillo anserinae-Polygonetalia avicularis* (Tüxen, 1947)

Prairies eurosibériennes subissant des inondations de courte durée.

3.0.1.0.4 *Loto tenuis-Trifolion fragiferi* (V. Westh, van Leeuwen & Adriani, 1962) (B. Foucault, 1984) *nom. ined. et inval.*

Communautés littorales, légèrement halophiles.

3.0.1.0.6 *Potentillion anserinae* (Tüxen, 1947)

Communautés piétinées et pâturées collinéennes, mésohygrophiles et eutrophes.

9 ASTERETEA TRIPOLII (Westhoff & Beefink *in* Beefink, 1962)

Végétation des « prés-salés » atlantiques à dominance d'hémicryptophytes et des pelouses aérohalines des falaises.

9.0.1 *Glauco maritimae-Puccinellietalia maritimae* (Beefink & Westhoff *in* Beefink, 1962)

Prairies salées des côtes atlantiques européennes (cantabro- à boréoatlantiques), plus accessoirement des bassins salifères subatlantiques.

9.0.1.0.1 *Puccinellion maritimae* (W.F.Christ, 1927) *nom. corr.*

Communautés salées des schorres inférieurs à moyens.

9.0.1.0.1.1 *Puccinellienion maritimae* (Géhu *in* Géhu & Géhu-Franck, 1984)

Communautés eu- à polyhalines des bas niveaux.

9.0.1.0.1.2 *Puccinellio maritimae-Spergularienion salinae* (Beefink, 1965 ; Géhu & Géhu-Franck, 1984)

Communautés des atterrissements (bassins internes, intérieur des digues) atlantiques ou subatlantiques, polyhalines ou dyshalines.

9.0.1.0.2 *Armerion maritimae* (Braun-Blanq. & de Leeuw, 1936)

Communautés des niveaux supérieurs et hauts de schorre.

9.0.1.0.2.1 *Festucenion littoralis* (Corill, 1953 ; Géhu, 1976)

Communautés sur sédiments limono-sableux, peu humides.

9.0.1.0.2.2 *Frankenio laevis-Armerienion maritimae* (Géhu & Géhu-Franck *ex* Géhu, 1976)

Communautés sur sédiments sableux secs du littoral cantabro-atlantique.

9.0.1.0.2.3 *Limonio vulgaris-Plantagenion maritimae* Géhu & Géhu-Franck *nom. nud.*

Communautés eu- à polyhalines des schorres en cuvette à ressuyage assez lent.

9.0.1.0.3 *Glauco maritimae-Juncion maritimi* Géhu & Géhu-Franck *ex* Géhu *suball. nov. hoc loco*

Irradiation atlantique en milieu saumâtre des *Juncetalia maritimi*.

Espèces caractéristiques : *Juncus maritimus* Lam., *Glaux maritima* L., *Aster tripolium* L., *Carex extensa* Good., *Triglochin maritimum* L.

Jonchaies maritimes atlantiques des hauts de prés-salés engorgés d'eau saumâtre, avec apport phréatique usuel.

12 *CAKILETEA MARITIMAE* (Tüxen & Preising *ex* -Blanq & Tüxen, 1952)

Végétation annuelle halonitrophile des laines de mer, estrans, prés-salés, ainsi que des falaises littorales (zones de nidification d'oiseaux).

12.0.1 *Cakiletalia integrifoliae* (Tüxen *ex* Oberd, 1950 *corr.* Rivas Mart., Costa & Loidi, 1992)

Communautés européo- atlantiques, nord-atlantiques et baltiques.

12.0.1.0.1 *Atriplicion littoralis* (Nordh, 1940)

Communautés des amas de matériaux organiques en limite des prés-salés, ainsi que sur estrans plus ou moins durcis et falaises.

12.0.1.0.2 *Atriplici laciniatae-Salsolion kali* (Géhu, 1975)

Communautés psammophiles, des hauts de plages sur sables et graviers meubles entremêlés de débris organiques.

33 *HONCKENYO PEPLOIDIS-ELYMETEA ARENARII* (Tüxen, 1966)

Végétation vivace, subnitrophile, des dunes vives ou des bordures maritimes sablo-graveleuses plus ou moins enrichies en matière organique. Distribution circumboréale et sarmato-asiatique.

33.0.1 *Honckenyo peplodis-Elymetalia arenarii* (Tüxen, 1966)

Communautés européennes, boréoatlantiques à atlantiques.

33.0.1.0.1 *Honckenyo peplodis-Elymion arenarii* (Tüxen, 1966)

Communautés nord atlantiques à baltiques ; côtes de la Manche orientale.

33.0.1.0.2 *Honckenyo latifoliae-Crambion maritima* (Géhu & Géhu-Franck, 1969)

Communautés des levées de galets et hauts de plages graveleux enrichis de lasses de mer ; de la Baltique au golfe Cantabrique.

35 *JUNCETEA MARITIMI* (Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre, 1952)

Prairies salées et saumâtres méditerranéennes.

35.0.1 *Juncetalia maritimi* (.-Blanq ex Horvatić, 1934)

Communautés à dominance d'hémicryptophytes, des sols humides à périodiquement inondés.

35.0.1.0.1 *Juncion maritimi* (Braun-Blanq. ex Horvatić, 1934)

Communautés très humides.

35.0.1.0.1.1 *Puccinellion festuciformis* (Géhu & Scoppola in Géhu, Scoppola, Caniglia, Marchiori & Géhu-Franck, 1984) (Géhu & Biondi, 1995) *nom. nud.*

Communautés de prés-salés des zones à fort marnage saumâtre.

35.0.1.0.1.2 *Juncenion maritimi* Géhu & Biondi ex Géhu *suball. nov. hoc loco*

Communautés des dépressions longuement inondables d'eau saumâtre.

Espèces caractéristiques : *Juncus maritimus* Lam., *Puccinellia festuciformis* (Host) Parl., *Limonium narbonense* Mill., *Aster tripolium* L. subsp. *longicaulis* (DC.) Nyman. Jonchaies maritimes méditerranéennes des dépressions longuement inondables d'eau saumâtre.

35.0.1.0.1.3 *Puccinellio festuciformis-Caricenion extensae* (Géhu & Biondi, 1995) *nom. nud.*

Communautés saumâtres, plus ou moins imprégnées d'eau douce phréatique.

35.0.1.0.2 *Halo-Artemision coerulescentis* (Pignatti, 1953)

Communautés des bordures subhumides et subnitrophiles des sansouires.

35.0.1.0.3 *Plantaginion crassifoliae* (Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre, 1952)

Communautés des bordures extrêmes (entre dunes et lagunes) sur sol sablo-graveleux, plus ou moins organique, humide l'hiver, sec et dur l'été.

51 *PHRAGMITI AUSTRALIS-MAGNOCARICETEA ELATAE* (Klika in Klika & V. Novák, 1941)

Végétation des bords d'étangs, lacs, rivières et marais sur sol mésotrophe à eutrophe, parfois tourbeux.

51.0.1 *Phragmitetalia australis* (W. Koch, 1926)

Communautés à inondation régulière et prolongée, sur sol minéral eutrophe à éléments grossiers, souvent à matrice vaseuse.

51.0.1.0.1 *Phragmition communis* (W. Koch, 1926)

Communautés eurosibériennes des zones à nappe d'eau à faible variation de niveau.

51.0.1.0.2 *Oenanthion aquaticae* (Heijny ex Neuhäusl, 1959)

Communautés eurosibériennes, plutôt pionnières, des bordures perturbées des eaux calmes.

51.0.3 *Scirpetalia compacti* (Heijny in Holub, Heijny, Moravec & Neuhäusl, 1967 ; corr. Rivas Mart., M.J. Costa, Castrov. & Valdés Berm, 1980)

Communautés subhalophiles.

51.0.3.0.1 *Scirpion compacti* (Å.E.Dahl & Hadač, 1941 ,corr. Rivas Mart., M.J. Costa, Castrov. & Valdés Berm, 1980)

Communautés atlantiques et continentales.

59 *RUPPIETEA MARITIMAE* J. (Tüxen, 1960 *nom. nud.*)

Végétation enracinée des eaux saumâtres, eury- à polyhalines, surtout littorale.

59.0.1 *Ruppialia maritima* (J. Tüxen, 1960 *nom. nud.*)

59.0.1.0.1 *Ruppion maritima* (Braun-Blanq. ex V. Westh, 1943 *nom. ined.*)

Communautés filiformes, hivernales à vernaies, souvent desséchées en été.

59.0.1.0.2 *Zannichellion pedicellatae* Schaminée (B. Lanj. & P. Schipper ex Ri. Pott, 1992)

Communautés poldériennes et sublittorales des eaux oligohalines, atteignant l'intérieur par pollution et eutrophisation.

59.0.1.0.3 *Eleocharition parvulae* (Segal, 1968) *nom. nud.*

Communautés gazonnantes soumises à alternance d'émersion et d'immersion ; rarissimes (disparues?) dans le Finistère.

60 *SAGINETEA MARITIMAE* (V. Westh., C. Leeuwen & Adriani, 1962)

Végétation de petites annuelles halophiles à subhalophiles (parfois subnitrophiles) des sols sablo-limoneux ou graveleux, secs en été, des littoraux atlantiques et méditerranéens.

60.0.1 *Saginetalia maritimae* (V. Westh., C. Leeuwen & Adriani, 1962)

Communautés vernales sur substrat décapé des contacts dunes/prés-salés ou sur placages arénacés des falaises en zone d'embruns.

60.0.1.0.1 *Saginion maritimae* (V. Westh., C. Leeuwen & Adriani, 1962)

Communautés subhalophiles principalement atlantiques, parfois méditerranéennes.

60.0.2 *Frankenietalia pulverulentae* (Rivas Mart. ex Castrov. & J. Porta 1976)

Communautés tardi-vernales ou pré-estivales, halophiles et subnitrophiles en bordure de zones momentanément inondées mais sèches en été, ou encore en micro-cuvettes perchées sur falaises ; surtout méditerranéennes voire méditerranéo-atlantiques.

60.0.2.0.1 *Frankenion pulverulentae* (Rivas Mart. ex Castrov. & J. Porta 1976)

Communautés des bordures inondables et de lagunes sur sables et limons sableux.

63 *SALICORNIETEA FRUTICOSAE* (Braun-Blanq. & Tüxen ex A. Bolòs & O. Bolòs in A. Bolòs, 1950)

Végétation crassulescente à dominance de chaméphytes ou nanophanérophytes, des sols salés et « sansouires » méditerranéo-atlantiques à saharo-sindiennes.

63.0.1 *Salicornietalia fruticosae* (Braun-Blanq., 1933)

Communautés méditerranéennes et méditerranéo-atlantiques.

63.0.1.0.1 *Halimionion portulacoidis* (Géhu, 1976)

Communautés des schorres eu-halins cantabro-atlantiques à atlantiques.

63.0.1.0.2 *Salicornion fruticosae* (Braun-Blanq., 1933)

Communautés des sansouires littorales eu- et perhalines méditerranéennes à méditerranéo-atlantiques.

63.0.1.0.2.1 *Sarcocornion alpini* (Rivas Mart., Lousã, T.E. Díaz, Fern.-Gonz. & J.C. Costa, 1990)

Communautés prostrées, redressées, des niveaux moyens très humides ou inondables l'hiver mais séchant l'été, eu- à perhalins.

63.0.1.0.2.2 *Arthrocnemion fruticosi* (Rivas Mart. in Rivas Mart., M.J. Costa, Castrov. & Valdés Berm, 1980)

Communautés dressées, des niveaux moyens à supérieurs, sur sols frais ou humides eu- à polyhalins.

63.0.1.0.2.3 *Arthrocnemion glauci* (Rivas Mart. & M.J. Costa, 1984 ; Géhu & Géhu-Franck, 1984)

Communautés des niveaux élevés, hypersalés et fortement desséchés l'été.

63.0.1.0.2.4 *Suaedenion verae* (Rivas Mart., Lousã, T.E. Díaz, Fern.-Gonz. & J.C. Costa, 1990)

Communautés des bordures de sansouires légèrement enrichies en matière organique.

67 *SPARTINETEA GLABRAE* (Tüxen in Beeftink, 1962)

Végétation pionnière vivace des vases molles salées et saumâtres, longuement inondables, amphiatlantiques.

67.0.1 *Spartinetalia glabrae* Conard 1935

67.0.1.0.1 *Spartinion anglicae* Géhu *all. nov. hoc loco*

Communautés européennes.

Espèces caractéristiques : *Spartina* × *townsendii* H. Groves & J. Groves var. *anglica* (C.E. Hubbard) Lambinon & Maquet, *Spartina maritima* (Curtis) Fernald.

Végétation pionnière vivace dominée par les Spartines des vases molles saumâtres et instables, longuement inondable des côtes européennes.

70 *THERO-SUAEDETEA SPLENDENTIS* Rivas Mart. 1972

Végétation pionnière annuelle des vases salées littorales ou des bassins salifères continentaux.

70.0.1 *Thero-Salicornietalia dolichostachyae* Tüxen *ex* Boulet & Géhu *ord. nov. hoc loco*

Communautés de Salicornes annuelles.

Espèces caractéristiques : *Salicornia procumbens* Sm. var. *stricta* (G. Mey.) J. Duvign. & Lambinon (= *S. dolichostachya* Moss), *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens* (= *Salicornia fragilis* P.W. Ball & Tutin, *Salicornia europaea* L., *Salicornia patula* Duval-Jouve.

Communautés ouvertes de Salicornes annuelles sur les vases salées du littoral européen.

70.0.1.0.1 *Salicornion dolichostachyo-fragilis* Géhu & Rivas Mart. *ex* Géhu *all. nov. hoc loco*

Communautés atlantiques (très rares en Méditerranée) des slikkes sur sol limoneux ou limono-sableux à salure proche de l'eau de mer presque constante.

Espèces caractéristiques : *Salicornia procumbens* Sm. var. *stricta* (G. Mey.) J. Duvign. & Lambinon (= *S. dolichostachya* Moss), *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens* (= *Salicornia fragilis* P.W. Ball & Tutin, *Salicornia obscura* P.W. Ball & Tutin.

Communautés essentiellement atlantiques de Salicornes, pionnières des slikkes et schorres de bas-niveau sur substrat limoneux à limono-sableux, à salinité subconstante proche de celle de l'eau de mer.

70.0.1.0.2 *Salicornion europaeo-ramosissimae* (Géhu & Géhu-Franck ex Rivas Mart, 1990)

Communautés atlantiques des schorres et des niveaux les plus élevés des estrans sableux sur sol à salure très variable.

70.0.2 *Thero-Suaedetalia splendentis* (Braun-Blanq. & O.Bolòs, 1958)

Végétation des vases organiques saumâtres eutrophes et nitrophiles, ou des bourrelets littoraux organo-minéraux.

70.0.2.0.2 *Thero-Suaedion splendentis* (Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre, 1952)

Communautés surtout méditerranéennes des laisses de mer et les vases organiques émergeant l'été.

76 *ZOSTERETEA MARINAE* (Pignatti, 1954)

Herbiers sous marins phanérogamiques en complexe avec diverses algues marines, immergés ou en émergence temporaire des eaux euhalines à polyhalines, surtout des zones littorales et sublittorales atlantiques.

76.0.1 *Zosteretalia marinae* (Bég ex Pignatti, 1954)

76.0.1.0.1 *Zosterion marinae* (W.F.Christ, 1934)

Communautés atlantiques et méditerranéennes.

La définition des communautés végétales dépend de la détermination des espèces de la flore. Certains taxa sont difficiles à identifier. Par exemple, la taxonomie des Salicornes est délicate malgré les nombreuses publications à ce sujet (Géhu, 1989 ; Lahondère, 2004 ; Lambinon & Vanderpoorten, 2007, Kadereit *et al.*, 2007). Les différentes communautés à Salicornes sont ainsi particulièrement difficiles à décrire au niveau de l'association. Il en est de même pour les communautés à Chiendent, dont la taxonomie et l'hybridation entre espèces rendent la définition des associations peu fiable (Catteau *et al.*, 2009 ; Delassus, 2009). Par ailleurs, comme pour la taxonomie, la syntaxonomie est sujette à de nombreuses modifications au fil des avancées. Des travaux sont encore en cours pour affiner les connaissances des végétations des vases salées. Pour descendre au niveau des associations végétales, les documents de références sont issus notamment des Conservatoires botaniques nationaux (CBN) : Catteau *et al.* (2009) pour le Nord-Pas-de-Calais, http://www.cbnbrest.fr/site/Refer_typo/habit1.php?id= pour le Massif armoricain, Delassus (2009) pour la Basse-Normandie, <http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/-Guide-des-habitats-naturels-du-.html> pour la région Poitou-Charente, ou auprès du CBN Sud Atlantique (travail en cours). Ces documents présentent le synsystème de façon régionalisée.

Bien que le statut de rareté des différentes associations des vases salés à l'échelle de la façade n'ait pas été actualisé depuis Géhu & Géhu-

Franck (1979), la conservation des associations végétales est un des objectifs de la gestion des marais salés; la rareté, l'endémisme (Géhu, 1978) ou la fragilité de certaines nécessitant des moyens de gestion adaptés.

Corine Biotope et EUNIS

Le système de classification Corine Biotope a été mis en place en 1991 à l'échelle de l'Union européenne. Il est actuellement remplacé par la classification EUNIS, base de données de l'Union européenne répertoriant la typologie des habitats européens (naturels, semi-naturels ou artificiels, terrestres ou aquatiques). Ce système a été conçu pour relier et correspondre avec les autres grands systèmes européens de classification. Il renvoie à tous les types d'habitats utilisés dans la directive habitats de l'Union européenne, par les États membres de l'UE et peut être utilisé comme référence pour l'extension de la directive habitats lors de l'adhésion d'autres pays à l'UE. Il est construit à partir des classifications des habitats Corine et Paléarctique et contient les types d'habitats marins comme ils sont pris en compte avec le travail OSPARCOM. Enfin, il renvoie à la classification Corine Land Cover, à certaines classifications régionales ou nationales et à d'autres systèmes

Les habitats de la directive habitat-faune-flore

Les habitats de la DHFF font l'objet d'une description dans les cahiers d'habitats. Les différents cahiers d'habitats sont consultables sur le site de l'INPN

(<http://inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/cahiers-habitats>, consultation du 15/11/2011). Ils ont pour objectif de faire état des connaissances scientifiques et techniques sur chaque habitat de l'Annexe II de la DHFF. Les habitats côtiers sont abordés dans le tome II (Bensettiti *et al.*, 2004). L'ensemble de la classification issue de Bensettiti *et al.* (2004) pour les marais salés de la zone allant de la frontière belge à l'Espagne est présentée ci-dessous :

- 13 : Marais et prés-salés atlantiques et continentaux
 - 1310 : Végétation pionnière à *Salicornia* et autres espèces annuelles des zones boueuses et sableuses
 - 1310-1 : Salicorniaies des bas niveaux (haute slikke atlantique)
 - 1310-2 : Salicorniaies des hauts niveaux (schorre atlantique)
 - 1310-4 : Pelouses rases à petites annuelles subhalophiles
 - 1320 : Prés à *Spartina* (*Spartinion maritima*)
 - 1320-1 : Prés à Spartine maritime de la haute slikke (il est important de noter que les habitats à Spartine anglaise ne

font pas partie de cet habitat et ne sont donc pas soumis à la même réglementation)

- 1330 : Prés-salés atlantiques (*Glauco-Puccinellietalia maritimae*)
 - 1330-1 : Prés-salés du bas-schorre
 - 1330-2 : Prés-salés du schorre moyen
 - 1330-3 : Prés-salés du haut-schorre
 - 1330-4 : Prés-salés du contact haut schorre/dune
 - 1330-5 : Prairies hautes des niveaux supérieurs atteints par la marée
- 14 : Marais et prés-salés méditerranéens et thermo-atlantiques
 - 1410 : Prés-salés méditerranéens
 - 1410-3: Prairies sub-halophiles thermo-atlantiques
 - 1420 : Fourrés halophiles méditerranéens et thermo-atlantiques (*Sarcocornietea fruticosi*)
 - 1420-1 : Fourrés halophiles thermo-atlantiques

Les successions d'associations

La modification d'un ou plusieurs facteurs responsables de la zonation des végétaux entraîne des modifications dont certaines sont perceptibles à l'échelle de la communauté végétale. L'augmentation de l'altitude, la modification du substrat ou du système de drainage, par exemple, entraînent une modification des communautés. D'autres facteurs, comme le pâturage par les oiseaux d'eau ou les moutons, la construction et le maintien de mares de chasse, le passage répété du public ou la modification du cours des fleuves dans les estuaires influent sur la répartition des communautés végétales au sein des marais salés. À travers deux exemples, la succession des communautés végétales sera présentée.

Le Havre de Barneville

Les relations dynamiques de la végétation dans le Hâvre de Barneville telles qu'observées en 1975 (Provost, 1975) sont présentées sur la figure 7. Dans l'axe de la

Figure 7 apparaît la succession la plus « normale et la plus simple » : *Salicornietum strictae* à *Arthrocnemum perennis* à *Halimionetum portulacoidis* à *Plantagini-limionetum* à *Festucetum littoralis* à *Agropyretum pungentis* à *Koelerion albescentis*.

Cette succession « idéale » peut être modifiée par différents facteurs. Les sources de modifications ne sont pas ici présentées mais la figure 7 permet d'apprécier les différentes évolutions que peut prendre une zone de ce Havre selon la dynamique progressive ou régressive. La dynamique progressive est considérée comme résultant de l'élévation des niveaux topographiques. Les combinaisons possibles au niveau d'un marais salé sont nom-

breuses mais les facteurs de passage d'une communauté à une autre sont difficiles à établir précisément tant les modifications au sein d'un marais dans son ensemble peuvent être complexes.

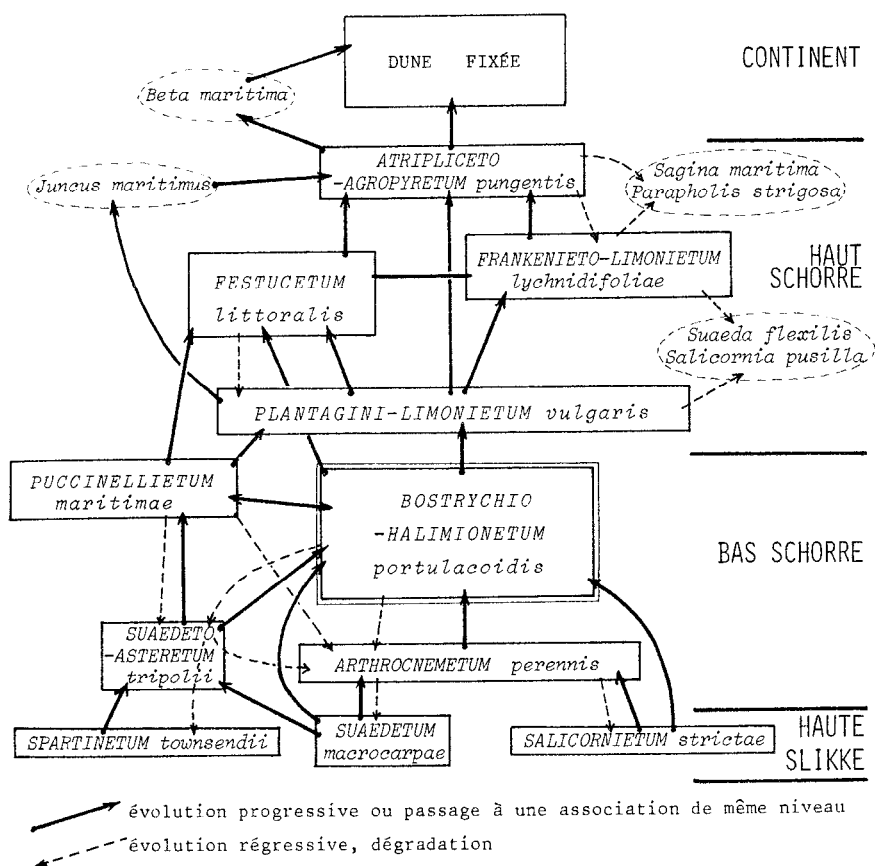


Figure 7 : relations dynamiques de la végétation dans le Havre de Barneville en 1975 (Provost, 1975)

La réserve naturelle nationale de la Baie de Somme

Toussaint (1997) a étudié les différents facteurs conduisant à l'évolution de la végétation des mollières (dénomination picarde de marais salé) à proximité du fleuve la Maye, dans la Réserve naturelle nationale de la baie de Somme. Les mécanismes d'évolution ont été étudiés sur différents sous-systèmes du marais salé dont un seul est présenté ici. Les facteurs identifiés concernent l'évolution topographique, le pâturage, le drainage et le

dessalement. Toussaint (1997) a identifié une succession de groupements végétaux allant de la slikke au schorre (Figure 8). Les bas niveaux sont caractérisés par le *Spartinetum anglicae* (H1) ou par les *Salicornion dolichostachyo - fragilis*, *Salicornion europaeo - ramosissimae*, *Suaedetum maritimae vulgaris* (H 2). L'évolution topographique de la zone conduirait à un *Halimiono portulacoides - Puccinellietum maritimae* primaire (H 3). Cette association évolue vers un *Bostrychio scorpioides - Halimionetum portulacoides* (H5) en conditions « normales » et en *Plantagini maritimae - Limonietum vulgaris* (H4) en cas de mauvais drainage. À partir du *Bostrychio scorpioides - Halimionetum portulacoides* (H5), différents cas sont possibles selon l'auteur :

- dans le cas d'un mauvais drainage, cette association évolue vers un *Plantagini maritimae - Limonietum vulgaris* (H4),
- dans le cas de pâturage, elle évolue vers un *Halimiono portulacoides - Puccinellietum maritimae* secondaire (H 3),
- sans pâturage et avec un bon drainage, elle évolue vers un *Festucetum rubrae litoralis* (H6).

Le *Festucetum rubrae litoralis* (H6) peut également évoluer vers un *Plantagini maritimae - Limonietum vulgaris* (H4) en cas de mauvais drainage, sinon, il est colonisé par le *Beto maritimae - Agropyretum pungentis* (H7). Cette association évolue ensuite vers un *Atriplici hastatae - Betetum maritimae* (H 10) par suite du dépôt de laisses de mer ou un *Althaeo officinalis - Elymetum pycnanthi* (H9) en cas de dessalement.

La compréhension des mécanismes d'évolution d'une association à l'autre permet d'adapter les objectifs et modalités de gestion sur un marais salé ou une portion de celui-ci.

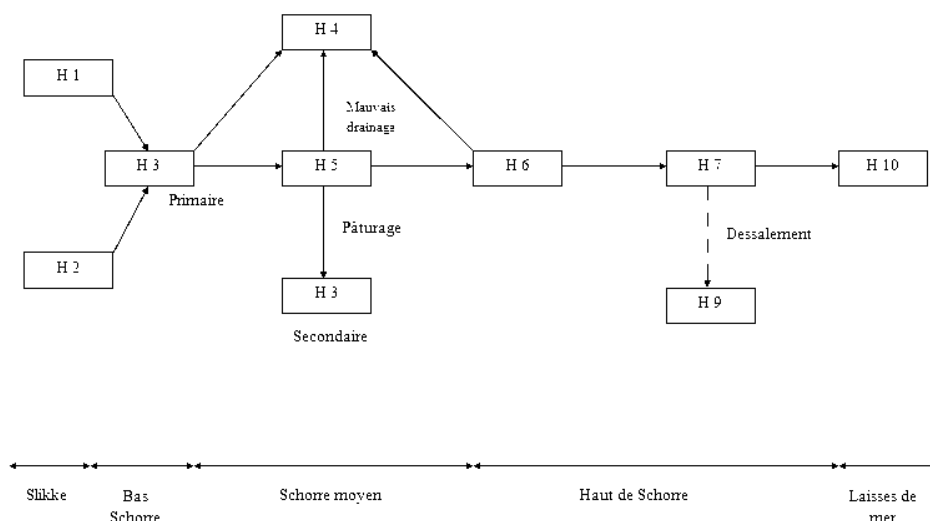


Figure 8 : relations dynamiques de la végétation dans les mollières de la Maye d'après Toussaint (1997)

Végétation et sédimentation

En raison de leur qualité d'interface entre océan et continent, les marais salés possèdent une dynamique particulière où les sédiments fins sont, en général, piégés par la pompe tidale et la circulation résiduelle. Les processus hydrodynamiques induisent l'érosion, le dépôt et le transport des sédiments à travers l'estran. En règle générale, une sédimentation fine importante est remarquée en domaine interne, dans les zones abritées. La sédimentation la plus importante a lieu dans le bas du marais mais principalement dans les zones où la végétation est présente (Richards, 1934 ; Stumpf, 1983). Comme l'atténuation de l'énergie des marées et de la houle s'opère dans les premiers mètres, le dépôt est inégalement réparti à la surface du marais (Leonard, 1997). Le sédiment s'établit préférentiellement à proximité des chenaux, principale source de sédiment et en limite inférieure du marais. En effet, il a été montré que 80 % des dépôts de sédiments étaient réalisés dans les dix premiers mètres du marais, aussi bien sur des zones à Chiendent du littoral, qu'à Obione faux pourpier (Prévotaux & Folgoas, 2010). Ces mêmes auteurs ont montré que la Spartine anglaise avait le plus fort taux de

sédimentation et l'Atropis maritime pâture le plus faible. La plupart des particules sédimentent pendant le flot et non pendant le jusant (Leonard *et al.*, 2002). Le taux de sédimentation dans le haut du marais salé est inférieur à celui du bas marais. Ceci n'est pas uniquement dû à la faible fréquence d'immersion par les marées mais également au fait que beaucoup de sédiments sont filtrés dans le bas du marais avant d'atteindre les niveaux plus élevés (Randerson, 1979).

Dès que le niveau de sédiments fins déposés sur la vasière atteint une altitude suffisante, les végétaux supérieurs s'installent progressivement. L'établissement des plantes pionnières nécessite des conditions sédimentaires relativement stables. Les microalgues (diatomées principalement) sécrètent un mucus qui pourrait favoriser la sédimentation et la stabilisation des vasières (Coles, 1979). L'implantation de constructions animales, comme les banquettes édifiées par le ver *Pygospio elegans* favorisent également la stabilisation des hauts niveaux de l'estran en baie de Somme (Morgan, 1997). Cette colonisation primaire (stade initial de l'édification d'un marais salé) fait place ensuite à un cortège végétal plurispécifique de schorre. Les végétaux vont à leur tour avoir une influence sur la sédimentation. Les espèces végétales, de par leur forme et leur taille, peuvent induire des réductions de la vitesse de l'eau et des modifications de l'énergie des vagues pour former finalement des conditions différentes de piégeage des sédiments.

Sur les marais salés, la végétation joue un rôle essentiel en freinant l'écoulement des masses d'eau, ce qui permet aux sédiments de se concentrer et de se déposer préférentiellement. D'une manière générale, les végétaux supérieurs ont un rôle passif sur la sédimentation (Dupont, 1981). En effet, ils constituent des obstacles hydrodynamiques qui permettent et favorisent le dépôt des particules en suspension. D'ailleurs, la relation entre l'augmentation du taux de particules fines et l'importance du recouvrement de la végétation est fréquemment observée. Il faut cependant ajouter la hauteur et la structure de la végétation à cette relation. En effet, plus la végétation est de taille importante et plus elle va stopper les particules en suspension et permettre la sédimentation lors de l'immersion par différentes hauteurs de marée. Valery (2006) montre d'ailleurs que les quantités de sédiments déposées dans un groupement à *Elymus athericus* sont plus importantes que les quantités déposées dans une phytocénose composée d'*Halimione portulacoides*. En effet, sa taille lui permet de piéger un plus grand volume de sédiments : environ 2000 g.m⁻² contre environ 700 g.m⁻² dans un groupement à *Halimione portulacoides*. Plus la structure de la plante

présente des ramifications et plus elle est « touffue », plus les sédiments seront interceptés et ne pourront pas passer au travers.

La Spartine apparaît comme une espèce très efficace dans cette fonction de piégeage (Marion, 2007). Elle croît en touffes serrées et forme de petites colonies qui accélèrent la sédimentation des vases et limons (Van den Berghen, 1964). Elle est particulièrement efficace à l'interface schorre-vasière. La Spartine et la Salicorne, espèces pionnières, constituent donc des obstacles à la progression du vent, de la houle et du flot. La colonisation du substrat par *Puccinellia maritima* augmente l'accrétion et accélère le taux de terestrialisation (Langlois *et al.*, 2003).

En Amérique du Nord, il apparaît que le piégeage des sédiments est augmenté dans les marais salés envahis par *Phragmites australis* (Leonard *et al.*, 2002 ; Rooth *et al.*, 2003). Il a été envisagé que l'extension des espèces invasives pourrait influencer l'évolution morphologique à long terme des marais salés en modifiant les dynamiques sédimentaires du sédiment (Mudd *et al.*, 2004). Ce phénomène pourrait s'observer sur les zones de bas d'estran colonisés par la Spartine anglaise (Triplet *et al.*, 2008). L'impact d'une espèce à l'échelle globale d'un marais salé sur le long terme est cependant difficile à appréhender.

Une fois installés les végétaux assurent le maintien des sédiments grâce à leur système racinaire. L'effet rhizosphère qui correspond à l'influence des racines sur l'environnement immédiat se caractérise notamment par une cohésion des sédiments. L'implantation de la végétation limite donc la remobilisation des sédiments tout en favorisant le dépôt des particules fines.

La végétation dans les chaînes trophiques

Les végétaux ont la capacité de réaliser la photosynthèse. En transformant l'énergie lumineuse, le CO₂ et des sels minéraux en matière organique, ils sont les premiers maillons des chaînes trophiques. Dans les zones intertidales, les végétaux peuvent être de différentes catégories. Le phytoplancton est en suspension dans la masse d'eau qui va et vient à chaque marée. Il est constitué de micro-organismes dont les communautés se succèdent dans l'espace et dans le temps. Il en est de même pour le microphytobenthos, qui se développe sous forme de voiles, souvent colorés sur les sables et les vases. Les macro algues se développent préférentiellement sur les estrans rocheux bien que les estuaires soient considérés comme très di-

versifiés pour certains groupes comme les algues vertes (Cabioch *et al.*, 1992). Les marais salés sont caractérisés par une végétation phanérogame supérieure. C'est de ce dernier groupe dont il sera l'objet.

Les baies et les estuaires, ainsi que les marais salés et les vasières environnantes sont parmi les écosystèmes les plus productifs de la biosphère. La plupart de la matière organique produite est prise au piège *in situ* avant d'être relâchée au large grâce aux marées : c'est le concept d'*outwelling* décrit par Odum en 1968.

L'importante productivité des marais salés est permise grâce aux nutriments apportés par la mer et les fleuves mais également grâce à la régénération rapide *in situ* des nutriments (Ricklefs & Miller, 2005). Teal (1962) montre d'ailleurs que 10 % de la production brute et la moitié de la production primaire nette d'un marais salé de Géorgie sont exportés vers les écosystèmes voisins par les marées. Boesch & Turner (1984) ont montré que le nourrissage de larves et d'immatrices de nombreux poissons et invertébrés est rendu possible grâce à cette forte productivité et à la complexité des marais côtiers.

Les plantes halophiles des marais salés participent au régime alimentaire d'une part importante des invertébrés qu'elles accueillent. Les poissons qui colonisent les marais salés pour fourrager exportent jusqu'à 50 tonnes de matière sèche par an en baie du Mont-Saint-Michel (Lefeuvre *et al.*, 2000). Les oiseaux participent également à cette exportation de matière organique.

La composition et la production des communautés d'halophytes varient selon un gradient de maturité et de pâturage : dans les zones non pâturées dominées par *Halimione portulacoides*, la production dans le bas du marais salé est de 1080 g MS.m⁻².an⁻¹ et de 1990 g MS.m⁻².an⁻¹ dans le haut marais alors qu'elle n'est que de 200 à 500 g MS.m⁻².an⁻¹ dans les zones pionnières à Salicornes et les zones pâturées de la baie du Mont-Saint-Michel (Lefeuvre *et al.* 2000).

Une étude menée en baie du Mont-Saint-Michel par Bouchard & Lefeuvre (2000) portant sur la production primaire et les dynamiques des macro-détritus a montré que les bas, moyen et haut marais avaient des propriétés différentes, ce qui affecte leurs interactions avec les eaux voisines. Les vasières étant non végétalisées, la production primaire est exclusivement due aux communautés de microphytobentos dominées par les diatomées. Les herbiers à zostères ont une production variant de 215 à 784 g MS.m⁻².an⁻¹

pour les rhizomes et de 224 à 1420 g MS.m⁻².an⁻¹ pour les feuilles (Auby, 1991). Le rôle des herbiers dans la chaîne trophique est déterminant pour certaines espèces. Si les feuilles sont peu consommées par la faune marine (Den Hartog & Hily, 1997), les herbiers sont consommés de façon importante par l'avifaune comme par les Bernaches cravants *Branta bernicla*, les Canards siffleurs *Anas penelope*, les Canards colverts *Anas platyrhynchos* ou les Canards pilets *Anas acuta*. Les herbiers constituent un habitat complexe pour de nombreuses espèces d'algues ou d'invertébrés. Les organismes y sont plus diversifiés et plus abondants que dans les zones adjacentes. La nourriture y est donc abondante pour de nombreux poissons, crustacés, et mollusques.

En baie du Mont-Saint-Michel, le bas schorre est colonisé par des espèces à faible biomasse et faible productivité (Bouchard & Lefevre, 2000). *Suaeda maritima* et *Puccinellia maritima* sont les plus productives avec 440 gMS.m⁻².an⁻¹ et 480 gMS.m⁻².an⁻¹ de production primaire respectivement alors que les marais salés plus mûres, subissant la compétition interspécifique et accueillant de nouvelles espèces, présentent des peuplements de végétation plus productifs. Le moyen schorre produit 50 % de la production totale du marais du Mont-Saint-Michel (dont *Halimione portulacoides* est la plus productive avec 1 800 g MS.m⁻².an⁻¹) et le haut schorre en produit 35 % (avec *Elymus athericus* la plus productive avec 1 720 g MS.m⁻².an⁻¹).

D'après ces mêmes auteurs, la quantité de macro-détritus exportée chaque année représente une part infime (0,05 %) de la production primaire aérienne nette. La matière végétale est en majorité conservée dans le marais. Cependant, d'après les conditions hydrodynamiques des bas niveaux topographiques et les différences de productions, le bas marais joue le rôle de source pour les niveaux les plus hauts. Les moyens et hauts marais fonctionnent comme des puits de matière organique. La morphologie de la végétation, sa hauteur, sa structure verticale modifient les conditions de dépôts. Par exemple, les fourrés à *Halimione portulacoides* piègent facilement le matériel en suspension. La production de litière suit les saisons avec une diminution de la production pendant l'été et une augmentation à l'automne et en hiver. La production annuelle est plus importante dans le moyen et haut marais (1 040 et 1 220 g MS.m⁻².an⁻¹) que dans le bas marais (85 g MS.m⁻².an⁻¹). Dans le bas marais, la litière est produite à plus de 73 % par *Aster tripolium*, dans le moyen marais, *Halimione portulacoides* contribue à produire 99 % de la litière alors que dans le haut marais c'est *Elymus athericus* qui forme approximativement 75 % de la litière (Bouchard & Lefevre, 2000).

Les échanges entre le marais salé et les niveaux topographiques moins élevés se fait par le réseau de chenaux qui peut être considéré comme une extension de la vasière à l'intérieur du marais (Pethick, 1992). La production secondaire de cet espace est très importante et profite directement des apports du marais salé.

Dans les jeunes marais salés, le réseau de chenaux est bien développé et permet des échanges de matière organique et de nutriments (Bouchard & Lefeuvre, 2000) alors que dans les marais salés matures, le réseau se ramifie et se réduit progressivement (Pethick, 1992). L'énergie des marées est alors trop faible pour évacuer les macro-détritus.

Les marais salés étant constitués d'une succession de plusieurs groupements végétaux, les espèces contribuent chacune à la production primaire selon leur abondance et leur potentiel productif. La thèse d'Isabelle Rauss (2003) permet d'obtenir des indications concernant les productions primaires aériennes nettes des principales espèces des marais salés de la baie de Veys et d'autres baies. Les valeurs de production primaire des halophytes sont relativement importantes car elles dépassent souvent $1\ 500\ \text{g MS.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et atteignent quelques fois $3\ 000\ \text{g MS.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. La végétation phanérogamique participe donc fortement à la production des marais salés.

Les productions primaires aériennes nettes (PPAN) sont rapportées selon la zone considérée dans le tableau III.

Tableau III : productions primaires aériennes nettes de la végétation des marais salés (Bouvet, 2010 d'après Rauss, 2003)

| | | | | | |
|---|---|---|--|---------------------------------|---------------------------|
| zone | zone pionnière | | | | |
| espèce | <i>Spartina anglica</i> var. <i>townsendi</i> | | | | |
| lieu | Baie des Veys | baie du Mont-Saint-Michel | Delta (Pays-Bas) | Tollesbury (Grande-Bretagne) | baie du Mont-Saint-Michel |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 1 280 +/- 380 | 640 +/- 320 | 1 649 | 702 | 261 |
| auteur | Rauss, 2003 | Rauss, 2003 | Groenendijk, 1986 | Groenendijk, 1986 | Lefeuvre, 1993 |
| espèce | <i>Salicornia</i> sp. | | | | |
| lieu | côtes françaises | | | | |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 249 à 761 | | | | |
| auteur | Lefeuvre, 1993 | | | | |
| zone | bas et moyen schorre | | | | |
| Espèce | <i>Puccinellia maritima</i> | | | | |
| lieu | baie des Veys | baie du Mont-Saint-Michel | autres marais salés | | |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 740 | 570 à 970 | 727 à 1 223 | | |
| auteur | Rauss, 2003 | Rauss, 2003 | Lefeuvre, 1993 ; Long & Mason, 1983 | | |
| espèce | <i>Halimione portulacoides</i> | | | | |
| lieu | baies des Veys et du Mont-Saint-Michel | Pays-Bas | Grande-Bretagne | baie du Mont-Saint-Michel | baie de Canche |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 964 à 2 385 | 1 434 | 561 | 2 516 et 3 598 | 2 070 |
| auteur | Rauss, 2003 | Groenendijk, 1984 | Lefeuvre, 1993 | Bouchard, 1996 ; Lefeuvre, 1993 | Duval & Linder, 1972 |
| espèce | <i>Suaeda maritima</i> | | | | |
| lieu | baie du Mont-Saint-Michel | associée à <i>Puccinellia maritima</i> , à <i>Salicornia</i> sp. et à <i>Aster tripolium</i> dans les parties basses et à <i>Puccinellia maritima</i> et à <i>Halimione portulacoides</i> dans les parties hautes du marais | | | |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 1 197 à 1 517 | | | | |
| auteur | Rauss, 2003 ; Lefeuvre, 1993 ; Bouchard, 1996 | | | | |
| zone | haut schorre | | | | |
| espèce | <i>Elymus athericus</i> | | | | |
| lieu | baie du Mont-Saint-Michel | Ameland (Pays-Bas) | Delta (Pays-Bas) | Texel (Pays-Bas) | Grande-Bretagne |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 1959 à 2284 | 2365 | 1 008 et 878 | 362 | 375 |
| auteur | Bouchard, 1996 ; Lefeuvre, 1993 et 1996 | Lefeuvre, 1996 | Wolff <i>et al.</i> , 1979 ; Groenendijk, 1986 | Lefeuvre, 1993 | Lefeuvre, 1996 |
| espèce | <i>Festuca rubra</i> | | | | |
| lieu | baie du Mont-Saint-Michel | | | | |
| PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹) | 241 à 429 | | | | |
| auteur | Bouchard, 1996 | | | | |

D'après Rauss (2003), les zones pionnières à *Spartina anglica* sont plus productives que ne le sont celles de *Salicornia* sp. La contribution de *Puccinellia maritima* à la production du marais salé est importante. Pour la baie du Mont-Saint-Michel, la production d'*Halimione portulacoides* représente plus du tiers de la production d'un marais. *Suaeda maritima* n'est présente que sur de faibles surfaces dans un marais, elle contribue donc faiblement à la production de ce dernier. *Elymus athericus* et *Festuca rubra* représentent quant à eux la moitié de la PPNA en baie du Mont-Saint-Michel.

Cependant, les mesures de productivité sont très variables entre les sites et les études. La complexité de l'environnement entraîne une variabilité importante dans la production de chaque espèce sur des sites différents. Le fonctionnement des réseaux trophiques littoraux est donc fortement dépendant des conditions stationnelles (Svensson, 2007).

La forte production de matière organique des écosystèmes estuariens dans les vasières et marais salés est un avantage pour les espèces de poissons, crustacés et bivalves qui colonisent ces milieux. La plupart des espèces rencontrées ont un intérêt économique et participent activement à l'exportation de la matière organique (vecteur biotique).

De récentes études ont confirmé l'importance des groupements à Obione en termes de productivité pour l'écosystème des estuaires (Lefeuvre, 2005). Les communautés d'*Halimione portulacoides* étant très productives, elles fournissent des quantités importantes de litière qui, à leur tour, vont fournir un habitat et un bon approvisionnement pour les grandes densités de détritivores amphipodes tels *Orchestria gammarellus* qui serviront de nourriture aux poissons. L'utilisation du système marais salé-vasière par les poissons est différente selon les espèces, la saison et le stade de développement (Laffaille *et al.*, 2000a). Des analyses de la taille des poissons dans la baie de Saint-Brieuc ont mis en évidence la forte abondance de jeunes stades mais aussi de juvéniles (Parlier, 2006), démontrant ainsi le rôle de nourricerie joué par les estuaires. Les marais salés ont donc un rôle important dans le développement des juvéniles de poissons en leur fournissant les ressources trophiques (détritus de plantes vasculaires, diatomées, crustacés, siphons de bivalves, etc.) nécessaires à leur croissance. Le marais constitue également une protection physicochimique du fait de fortes contraintes (salinité, température, oxygène dissous, etc.) qui vont limiter l'accès aux individus de grandes tailles qui sont beaucoup plus exigeants.

Les marais salés sont cependant beaucoup plus connus pour leur avifaune migratrice. Le nombre d'oiseaux présents pour se nourrir sur ces espaces peut être considérable. Les régimes alimentaires concernés sont principalement herbivores et granivores. Les herbivores consomment des espèces comme l'Atropis maritime, la Fétuque des grèves et les Zostères. Dans certains cas, une espèce peut être dépendante d'une seule ressource sur un site : la Bernache cravant *Branta bernicla* et la Zostère naine dans le bassin d'Arcachon dans les années 1990 (Auby, 1991). La pression de pâturage par les oiseaux d'eau peut être très importante et conduire à des modifications de la flore en place. Dans des marais salés intensivement broutés par les oiseaux d'eau herbivores, la diversité végétale diminue (Handa & Jefferies, 2000) jusqu'à des situations de sol à nu (Buckeridge & Jefferies, 2007). Dans le cas d'un broutage modéré, la mosaïque de végétation est accrue et la diversité végétale augmente.

Les granivores occupant les marais salés sont principalement des passereaux. Toutes les espèces végétales peuvent être consommées avec cependant une préférence pour les Salicornes et les Soudes dont les graines sont très nombreuses et particulièrement riches en huiles végétales.

Une même plante peut faire l'objet d'une consommation par les oiseaux de différentes parties. Par exemple, une synthèse de Davy (2001) mentionne, comme consommant des Salicornes :

- la Linotte à bec jaune *Carduelis flavirostris*, la Linotte mélodieuse *Carduelis cannabina* et l'Alouette haussecol *Eremophila alpestris* pour les épis désarticulés,
- le Canard colvert *Anas platyrhynchos*, le Canard pilet *Anas acuta*, la Sarcelle d'hiver *Anas crecca*, le Canard siffleur *Anas penelope*, la Spatule blanche *Spatula clypea*, le Chevalier gambette *Tringa totanus*, le Pinson des arbres *Fringilla coelebs* et les turdidés pour les graines,
- la Bernache du Canada *Branta canadensis* et la Bernache cravant *Branta bernicla* comme broutant les pieds contenant des graines.

L'impact de l'homme sur la végétation estuarienne

Les activités anthropiques qui se sont développées sur les marais salés du littoral atlantique et de la Manche sont de natures diverses et ont des impacts plus ou moins importants sur la végétation et plus globalement sur le paysage végétal. L'effet des polluants ne sera pas abordé ici.

Endiguements

L'homme a endigué les marais salés depuis des siècles (Verger, 2005). En modifiant le prisme tidal (Dyer, 1997), il a entraîné des modifications de l'estran (Gray, 1992b). La flore halophile, fortement dépendante des niveaux d'eau, s'est déplacée au gré des constructions successives. La régression d'espèces patrimoniales comme *Halimione pedunculata* résulte des aménagements successifs au cours de l'histoire (Géhu & Meslin, 1968). Même si la structure des communautés végétales historiques est difficile à appréhender avec précision, les modifications dans le fonctionnement de ces espaces engendrés par l'endiguement a certainement impacté le fonctionnement du marais salé. Les usages actuels des marais salés sont divers et les impacts sur la végétation dépendent de la pratique et de son intensité.

Modification du système hydraulique

Des bassins creusés au sein des zones végétalisées sont utilisés à différentes fins : conchyliculture, récolte de sel, chasse. La taille des bassins et la complexité du réseau hydraulique mis en place sont des éléments déterminants dans l'organisation des communautés végétales. Le gradient de salinité et les temps d'immersion sont déterminants dans l'étagement des végétations.

La conchyliculture française est une des plus importantes d'Europe puisqu'en 2006 elle se plaçait au deuxième rang avec 200 000 tonnes de coquillages par an (www.forum-marais-atl.com). Les aménagements dans les marais salés concernent l'élevage d'huîtres, de palourdes, de coques. La crevetticulture a également lieu dans ce type de bassins. L'impact des marais salants est à rapprocher de celui de la conchyliculture. La végétation halophile se développe le long de linéaires selon les niveaux d'eau et la salinité. La déprise des salines permet, si la submersion en eau salée est permanente, le développement de *Ruppia maritima*. Dans le cas de submersions temporaires par des eaux météoriques, le milieu peut évoluer vers des prairies (Anras & Miossec, 2006).

La chasse

La pratique de la chasse a deux types d'effets sur la végétation. Les effets directs sont dus à l'activité elle-même. La présence d'infrastructures comme des mares de chasse et des huttes modifient la végétation. Une mare de chasse est constituée d'un bassin en général peu profond sur lequel sont implantés des leurres ainsi que des appelants (oiseaux domestiques appelant, par leurs cris, les oiseaux migrateurs). À proximité de ce plan d'eau est installée une hutte, installation fixe ou flottante dans laquelle le chasseur se poste pour attendre le gibier. Ces deux infrastructures, mare et hutte, changent la topographie de la zone. La mare est un bassin où l'eau est présente soit de façon permanente, soit de façon temporaire (mises en assec). Les bords de mare sont donc colonisés par une végétation de niveaux topographiques inférieurs. La mare en elle-même peut servir d'habitat à certaines espèces végétales. Ainsi, en Picardie, les principaux sites de présence de *Ruppia maritima* sont situés dans des mares de chasse du fond de la baie de Somme et de la baie d'Authie. La hutte est en général une infrastructure semi-enterrée. Sur ces structures, une végétation de plus hauts niveaux peut se développer, par suite d'une submersion par la mer moins importante. Enfin, les bords de la mare sont régulièrement fauchés ou tondus. Cette pratique entraîne une modification de la composition de la végétation. L'effet de ces travaux dépend de nombreux facteurs, le niveau topographique, l'ancienneté de la pratique, la fréquence de la pratique, la pratique en elle-même (fauche ou tonte).

D'une façon indirecte, la chasse modifie la végétation en conduisant à une diminution importante du broutage des prés-salés par les oiseaux d'eau.

La cueillette de Salicornes

La cueillette des Salicornes est une activité ancienne. La récolte peut se faire sur différentes espèces. L'impact du ramassage dépend des pratiques mises en œuvre. Selon l'outil utilisé, couteau ou faucille, les quantités ramassées et le statut des récoltants, professionnels ou amateurs, l'impact sur la végétation est différent. L'effet sur les communautés végétales peut s'observer dans le cas d'intensification comme en baie de Somme. Cet estuaire est le principal producteur de Salicornes de la façade atlantique française. L'espèce exploitée est *Salicornia procumbens* Sm. var. *Procumbens*. Selon les zones, la cueillette importante entraîne une évolution des salicorniaies vers des communautés de niveaux plus élevées avec notamment de l'Aster maritime et de la Soude maritime. Dans d'autres cas, notamment sur des endroits plus exposés, le peuplement de Salicornes se maintient quasi-

ment pur. Sur certaines parcelles, des labours sont réalisés, avant l'hiver, pour favoriser la pousse de Salicornes. Les parcelles les plus productives sont constituées d'un peuplement quasiment pur à *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens*. La réalisation de labours entraîne un mosaïquage des communautés de plus bas niveau, favorisant les espèces annuelles ou bisannuelles comme *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens*, l'Aster maritime et de la Soude maritime au détriment des espèces pérennes comme la Spartine anglaise et l'Atropis maritime.

Le pâturage

L'élevage, principale activité économique des prés-salés, concerne principalement les ovins qui se nourrissent de la flore saline et iodée (principalement l'Atropis maritime) des pâturages côtiers de la Manche. Les impacts dus au pâturage sont plus ou moins importants et touchent à la fois la végétation et la faune. Le pâturage conduit à un changement de végétation. Une des espèces le plus impactée est l'Obione faux pourpier. La végétation à *Halimione portulacoides* est remplacée par des populations de *Puccinellia maritima*. L'Obione est particulièrement sensible aux dommages mécaniques et à la compaction du sol, causés tous deux par le piétinement (Jensen, 1985), elle est donc fortement restreinte par le pâturage. De plus, les moutons mangent les jeunes pousses (Wiggerhaus, 1994), empêchant ainsi son établissement dans les zones intensivement et fortement pâturées. Kiehl *et al.* (1996) montrent que, pour des intensités de pâturage de 3 à 10 moutons.ha⁻¹ (sur une période de sept mois), l'Atropis maritime est dominante. De plus, le développement de l'Atropis maritime, qui est une plante de bas marais, est favorisé par la compaction du sol qui lui confère un avantage pour se développer dans les zones hautes lorsqu'il y a pâturage (Hansen, 1982 *in* Kiehl *et al.*, 1996). L'Atropis maritime est également favorisée par la réduction de la biomasse aérienne et de la litière ainsi que par son fort potentiel de régénération après le passage des herbivores (Bakker, 1985 ; 1989). Les jeunes pousses de *Puccinellia maritima* sont favorisées par le piétinement (Ranwell, 1961) qui fragmente les stolons et densifie le réseau. Pour des intensités de pâturage plus faibles (1,5 moutons.ha⁻¹ pendant sept mois) *Festuca rubra* est présente car les moutons mangent préférentiellement l'Atropis maritime quand la nourriture est assez abondante. La Fétuque des grèves est alors délaissée par les moutons et les jeunes pousses parviennent à pousser (Kiehl *et al.*, 1996).

Les trouées dans la végétation et la réduction de la biomasse causée par le pâturage permettent l'installation de plantes annuelles (Bakker & De Vries, 1992). La Salicorne est favorisée par le pâturage intensif bien que la

plupart des jeunes plants soient endommagés par le piétinement (Hansen, 1982 in Kiehl *et al.*, 1996). En revanche, dans les marais modérément pâturés, la végétation est plus haute et plus dense et la Salicorne rencontre des difficultés à s'implanter alors que *Suaeda maritima* rencontre des conditions favorables à sa croissance (Kiehl *et al.*, 1996).

L'Aster est également fortement restreint par le pâturage car les animaux préfèrent cette espèce aux autres. Il parvient cependant à persister dans les zones pâturées mais les plantes sont beaucoup plus petites et sans organe de floraison. La production de fleurs peut donc être empêchée en raison de la vitalité réduite des plantes (Wiggerhaus, 1994). De plus, les fleurs sont mangées dans les zones intensivement pâturées. Après les premières années suivant l'arrêt du pâturage, l'Aster rencontre de bonnes conditions pour s'établir dans des gazons d'*Atropis maritime* (Wiggerhaus, 1994) et devient de plus en plus dominant.

La richesse spécifique est également très influencée par le pâturage. Le surpâturage et l'absence de pâturage conduisent à des communautés pauvres en espèces alors qu'un pâturage modéré augmente généralement la richesse et la diversité spécifiques. En effet, la dominance de l'Obione faux pourpier et du Chiendent du littoral dans les zones non pâturées et la dominance de l'*Atropis maritime* ainsi que la destruction partielle ou totale de la végétation et du sol par le piétinement dans les zones intensivement pâturées diminuent la richesse spécifique et la diversité structurelle. Le pâturage intensif diminue également la possibilité d'exportation de nutriments et de matière organique vers les eaux côtières en modifiant les processus microbiologiques du sol liés aux cycles du carbone et de l'azote (Vivier, 1997). La plus grande diversité engendrée par le pâturage extensif est due à la coexistence de zones fortement et faiblement pâturées (Andresen *et al.*, 1990). Bouchard *et al.* (2003) ont montré que le nombre d'espèces annuelles augmente ainsi que la diversité et la richesse spécifiques lorsque la pression de pâturage diminue.

D'une manière générale :

- en l'absence de pâturage, quelques espèces compétitives comme le Chiendent du littoral et l'Obione faux pourpier le font évoluer un tapis végétal quasi mono-spécifique,
- dans des conditions de pâturage modéré, la diversité structurelle est augmentée par la création d'une mosaïque de tâches pâturées et non pâturées qui favorise la coexistence des espèces,

- lors de pâturage intensif, seules quelques espèces tolérantes au piétinement sont présentes et la végétation est uniformément structurée.

Le remplacement de l'Obione faux pourpier, plante très productive, par l'Atropis maritime plus petite et moins productive, dans les zones intensivement pâturées, conduit à une diminution de la quantité de litière. Les détritivores, comme l'amphipode *Orchestia gammarellus*, deviennent beaucoup moins abondants (Fouiller, 1986). Ces organismes sont importants dans le régime alimentaire de certaines espèces de poissons fréquentant le marais salé. En changeant la végétation du marais salé, le pâturage intensif réduit indirectement la densité de proies exploitées par les poissons se nourrissant de ces organismes et réduit les fonctions trophiques des zones humides pour la faune aquatique (Laffaille *et al.*, 2000b). Les ressources en invertébrés diminuant, l'avifaune prédatrice de ces espèces doit également être impactée.

La fauche

La fauche est une activité moins importante que le pâturage mais il reste le mode d'exploitation essentiel de certains marais salés comme ceux de la baie de l'Aiguillon. Ces prés-salés sont fauchés entre de juin et août et c'est principalement l'Atropis maritime qui est récoltée (Joyeux, 2001). En effet, sa teneur en iode est très appréciée par le bétail. Des rigoles de drainage sont creusées dans le marais salé. L'activité de fauche couplée à l'entretien de rigoles favorise le développement de prairies à Atropis maritime (Texier, 2009). Ce type de gestion favorise les oies et les canards comme le Canard siffleur *Anas penelope*. Sans fauchage, l'Obione faux pourpier, le Chiendent littoral ou les Salicornes se développent (Sicot, 2008).

Conclusion

La végétation des marais salés constitue une zone d'interface entre le milieu marin et le milieu terrestre. Ces milieux peuvent être considérés comme des écotones et constituent une zone de transition majeure entre les milieux marins et terrestres. L'importance de la production primaire des milieux estuariens a été démontrée depuis longtemps que ce soit par Teal (1962) ou par Christensen & Pauly (1998). Cette forte productivité, (jusqu'à 20 T. MO.ha.⁻¹.an⁻¹ de production primaire aérienne nette (Lefeuvre *et al.*, 2000) ainsi que leur complexité structurelle, font des marais salés des zones importantes de vie et de nourrissage de nombreuses espèces et notamment pour les oiseaux, les larves et juvéniles de poissons et les invertébrés. Le concept d'*outwelling* (Odum, 1968) serait d'ailleurs applicable aux marais salés. En effet, les marées emportent la matière organique produite par les

marais salés, directement ou indirectement vers le milieu marin. Ils ont également des propriétés physiques de protection du littoral qui sont irremplaçables : l'ensemble vasières-prés-salés agit comme un tampon et un frein à la puissance de la houle. Ces milieux sont soumis à des facteurs environnementaux spécifiques induits par le recouvrement régulier des marées (durée et fréquence de l'immersion, teneur et variation de la salinité). Ces facteurs, associés à la topographie de l'estran et à la compétition interspécifique, aboutissent à une zonation plus ou moins nette de la végétation suivant un gradient terre-mer (Beeftink, 1977 ; Bertness & Ellison, 1987 ; Géhu, 1975). Les marais maritimes présentent une superficie d'environ 80 000 hectares en France, dont 35 000 pour la façade atlantique (Corine Land Cover 2006). Les hommes exploitant de plus en plus les zones littorales pour leurs activités, qu'elles soient économiques ou de loisirs, les pressions anthropiques que subissent ces milieux sont de plus en plus fortes. À l'heure actuelle, 70 % des marais salés du nord-ouest de l'Europe sont exploités (Bakker *et al.*, 1997). Ces activités sont de natures diverses : activités conchylicoles, élevage (ovins principalement), fauche, pêche à pied, tourisme, chasse, aménagement du littoral, etc.

Le marais salé, de par son rôle de producteur primaire dans le système, est un élément majeur de la chaîne trophique de ces espaces. La forte productivité permet à de nombreuses espèces de s'y nourrir. Les modifications des communautés végétales entraînent des changements à différents niveaux, allant des poissons (Parlier, 2006), aux oiseaux (Ponsero *et al.*, 2009) en passant par l'entomofaune (Elkaïm & Rybarczyk, 2000) ou les araignées (Pétillon *et al.*, 2005). La gestion des marais salés nécessite une prise en compte des phénomènes marins et terrestres, à des échelles allant du continent (oiseaux, poissons migrateurs) à la microtopographie locale. Les services rendus par ce type de milieux sont nombreux, allant de la protection du trait de côte à l'épuration des eaux, en passant par la nourricerie de poissons ou la halte migratoire d'oiseaux. Ces multiples facettes doivent être prises en compte pour gérer, au mieux selon les enjeux, le marais salé.

Cartographier la végétation des marais maritimes

Anthony STURBOIS & Frédéric BIORET

Le fonctionnement et la dynamique de la plupart des habitats naturels et semi-naturels des marais maritimes sont influencés par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques : bilan sédimentaire (Andersen *et al.*, 2010), abrutissement par les herbivores sauvages (Esselink, 1999 ; Vickery, 1997 ; Rowcliffe, 1998), réseaux de filières, développement d'espèces invasives (Pétillon *et al.*, 2005 ; Lafaille *et al.*, 2005) , eutrophisation des bassins versants (Cardoni *et al.*, 2011), types d'habitats périphériques (Gregory Shriver, 2004), érosion et accrétion (Andersen *et al.*, 2011 ; Allen & Duffy, 1998). L'intervention anthropique comme mode d'exploitation ou de gestion modifie également la composition spécifique et le fonctionnement des prés-salés : pâturage (Hofmann & Mason, 2006 ; Bos, 2005 ; Tessier *et al.*, 2003 ; Milson *et al.*, 2002 ; Lafaille, 2000 ; Vickery, 1997 ; Reimold, 1975), fauche (ONCFS, 2007), gestion interventionniste (Burger *et al.*, 2003 ; Aerts *et al.*, 1996 ; Kahlert *et al.*, 1996 ; Vickery, 1994), aménagement portuaire (Cox, 2003)...

Dans le contexte des changements globaux, la modification des régimes de submersibilité et de salinité est également susceptible d'impacter les marais maritimes (Simas, 2001 ; Allen & Duffy, 1998). L'évolution spécifique et structurelle des communautés végétales estuariennes influence directement les possibilités d'alimentation, de repos et de nidification de l'avifaune.

La mise en œuvre d'études sur l'évolution de l'avifaune et de la végétation d'un site peut permettre d'apporter des éléments nécessaires à la compréhension de variations d'effectifs et sur les potentialités d'accueil des populations d'oiseaux. La cartographie de la végétation peut constituer un excellent outil permettant de spatialiser l'état initial des habitats naturels et semi-naturels, d'une part, et des populations d'oiseaux, d'autre part. Dans le cadre d'une étude diachronique des espaces protégés, la cartographie permet d'évaluer qualitativement et quantitativement les changements spatio-temporels, à condition de disposer de jeux de données comparables.

L'objectif de cet article est de présenter la démarche méthodologique liée à cartographie de la végétation d'un site.

Présentation méthodologique de la cartographie de la végétation

L'objet d'étude de la cartographie de la végétation d'un territoire est l'association végétale voire l'habitat naturel ou semi-naturel.

La méthode proposée se décompose en trois étapes successives.

Inventaire de terrain associé à la photo-interprétation

La première phase permet d'obtenir une idée générale de la végétation et d'élaborer la typologie des habitats cartographiables.

La typologie des habitats est fondée sur une phase de terrain consistant en la réalisation de relevés phytosociologiques, selon la méthodologie de la phytosociologie sigmatiste (Géhu, 1986 ; Géhu & Rivas-Martinez, 1981). Pour chaque relevé géoréférencé et effectué sur une aire de végétation homogène d'un point de vue physiognomique, floristique, et écologique, les paramètres suivants sont notés : surface étudiée, pourcentage de recouvrement total de la végétation (*figure 9*), liste des espèces et coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité de Braun-Blanquet, hauteur et stratification de la végétation...).

Dans un deuxième temps, les grands ensembles sont identifiés par photo-interprétation pour faciliter le contourage ultérieur des polygones (photo-identification sur SIG), en utilisant la signature colorée des différents habitats lorsque cela est possible. La réalisation de relevés phytosociologiques géoréférencés au sein de chaque grand ensemble identifié permet de confirmer et d'affiner la typologie des habitats.

La carte est dressée au 1 : 300 ou 1 : 5 000 en fonction des objectifs et de la superficie du site. L'échelle du 1 : 5 000 est souvent la plus appropriée pour le croisement de la cartographie de végétation avec d'autres couches d'informations : reprosoirs, zones alimentaires, reproduction...

Une typologie détaillée (associations végétales, espèces caractéristiques, facteurs écologiques...) et illustrée de photographies, permet de constituer un catalogue des unités de végétation, en indiquant les correspondances avec les systèmes européens de classification des habitats (EUNIS,

EUR 27). Des éléments complémentaires pour chaque type d'habitat (surface occupée, localisation, fonctionnalité pour l'avifaune...) peuvent être intégrés.

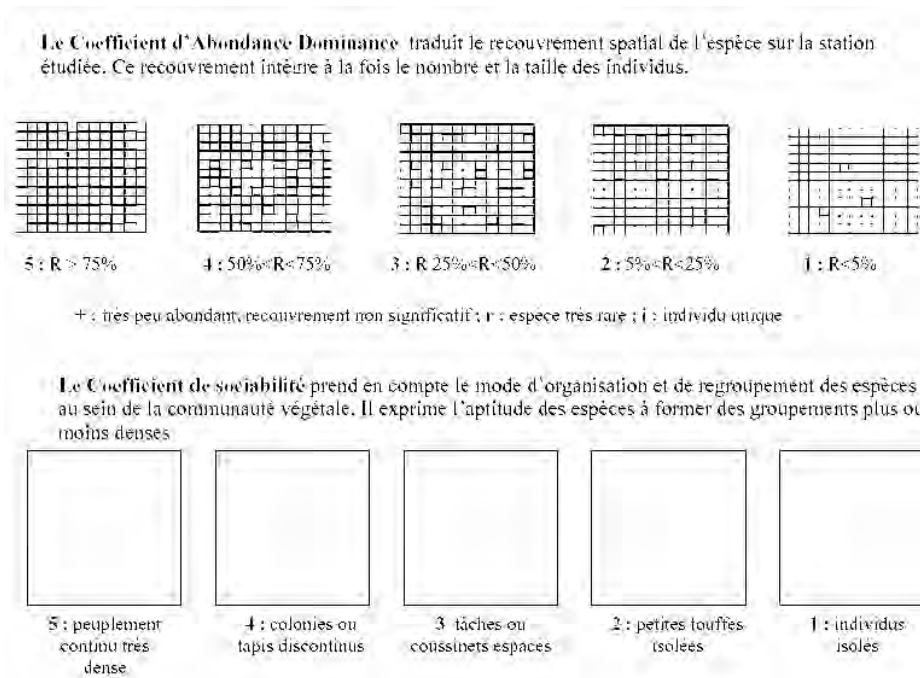


Figure 9 : échelles des coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité (d'après Braun-Blanquet, 1932)

Intégration des données au sein d'un SIG

L'identification des polygones sur le terrain s'effectue par photo-interprétation en utilisant des orthophotographies récentes. Lorsqu'elles sont disponibles, des photographies à basse altitude peuvent également apporter des compléments intéressants pour la délimitation spatiale de certains habitats, ou pour les mosaïques d'habitats.

Les données sont saisies dans une table attributaire reprenant pour chaque entité spatiale (polygone) des attributs tels que le type d'habitat, la hauteur moyenne de la végétation... Plus l'échelle de numérisation est fine, plus la précision du travail doit être importante.

Analyse fonctionnelle et restitution cartographique de l'information

Dans un troisième temps, la cartographie de la végétation peut constituer une base pour étudier le rôle fonctionnel d'un marais maritime dans le maintien des populations d'oiseaux hivernantes et/ou nicheuses. La cartographie produite peut être intégrée à une approche fondée sur le renseignement de différents critères choisis en fonction de l'espèce ou du groupe d'espèces visés ainsi que des fonctionnalités du marais à étudier (alimentation, nidification, refuge, reposoir...). La mise en place de suivis complémentaires peut s'avérer indispensable.

S'il s'agit, par exemple, d'étudier la ressource alimentaire présente dans des prés-salés pour des anatidés herbivores, des calculs de la biomasse disponible peuvent être réalisés *in-situ* et être confrontés aux besoins énergétiques des espèces étudiées.

Dans le cadre d'une approche fonctionnelle, il est également souhaitable de prendre en compte les autres groupes taxonomiques pour lesquels les marais maritimes revêtent une importance dans tout ou partie de leur cycle biologique (ichtyofaune, entomofaune...), ainsi que les habitats présents en périphérie du marais ou à l'échelle du bassin versant.

Cette double approche peut permettre d'évaluer les potentialités écologiques d'un marais maritime par rapport à une espèce ou un groupe d'espèces et revêt un aspect prédictif, en intégrant les orientations ou les scénarii de gestion du site (non-intervention, fauche, pâturage, restauration écologique, lutte contre des espèces envahissantes...) et l'évolution supposée de la végétation.

Les exemples des baies de l'Aiguillon et de Saint-Brieuc

L'exemple de la gestion des mizottes en baie de l'Aiguillon pour favoriser l'accueil hivernal des anatidés herbivores

La réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon a conduit des opérations expérimentales de fauche et de pâturage sur les mizottes (nom local désignant les prés-salés) destinées à favoriser le développement de la Puccinellie maritime, espèce consommée par les anatidés herbivores hivernant sur le site (Meunier & Joyeux, 2003). Des comptages ont été réalisés et les différents groupes d'oiseaux ont été localisés précisément sur les mizottes. Ces données ont ensuite été superposées à la cartographie de végétation. Cette analyse a permis de montrer que les Oies cendrées *Anser anser* répondaient positivement aux opérations de gestion et fréquentaient les sites fauchés ou

pâturés pour s'alimenter durant l'hiver (*figure 10*). La juxtaposition des données sur l'avifaune et la végétation présente localement un aspect prédictif pour cette espèce au regard des différentes opérations de gestion conduites et/ou programmées. Des suivis de la végétation peuvent également être entrepris pour étudier l'impact de l'abrouissement par les anatidés herbivores sur les prés-salés.

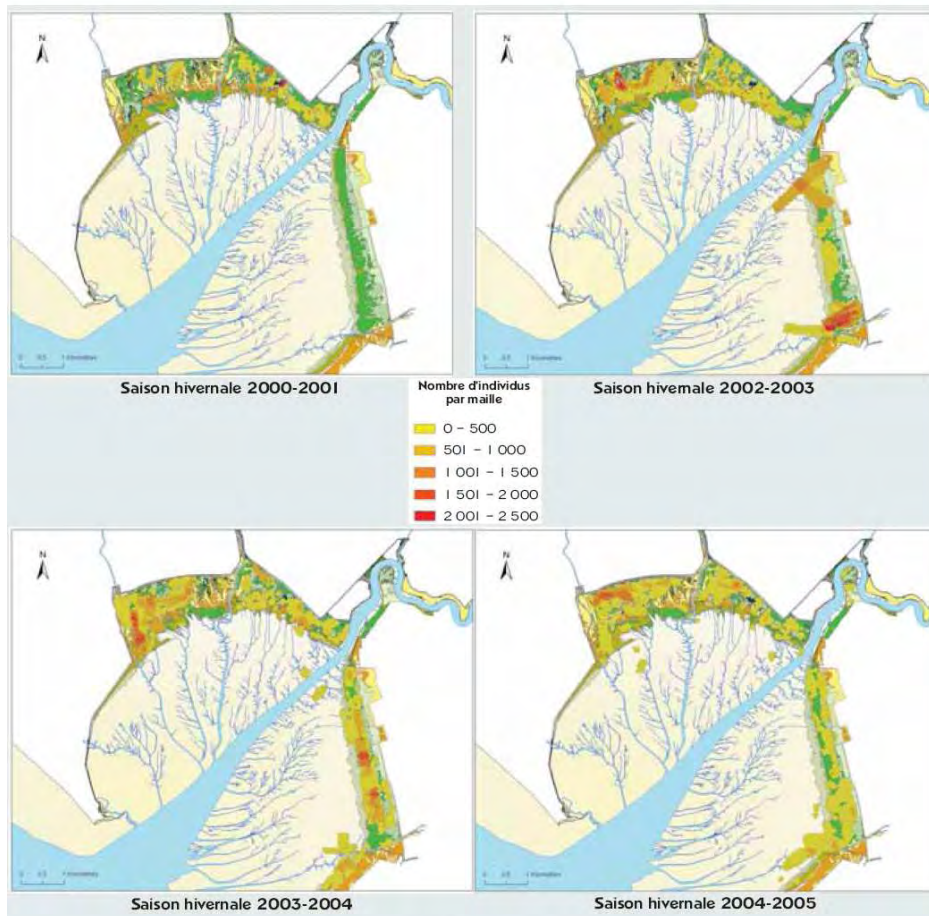


Figure 10 : répartition de la végétation et de son utilisation par l'Oie cendrée (Meunier & Joyeux , 2003)

Consommation d'Ulva armoricana et potentialités de substitution par les prés-salés: l'exemple de la Bernache cravant en Baie de Saint-Brieuc.

La réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, située sur le littoral nord de la Bretagne, est un site d'hivernage d'importance internationale pour la Bernache cravant à ventre sombre *Branta bernicla bernicla*, bien que les herbiers de zostères qui constituent sa nourriture préférée, soient totalement absents. Une étude du régime alimentaire de l'espèce a permis de mettre en évidence que les ulves *Ulva armoricana*, représentent 90 % de la nourriture ingérée localement par les Bernaches, soit près de 400 tonnes par hiver. Ces ulves sont par ailleurs responsables des spectaculaires marées vertes qui impactent très fortement la baie chaque été. La politique actuelle de résorption des excédents azotés arrivant en baie afin de lutter contre la prolifération estivale des ulves pourrait, à terme, réduire cette ressource alimentaire et amener les Bernaches à devoir trouver une nourriture de substitution. Dans la baie, celle-ci pourrait être une graminée poussant sur les prés-salés (*Puccinellia maritima*) ou les céréales d'hiver semées dans les champs bordant la baie (Ponsero *et al.*, 2009). Le Canard siffleur *Anas penelope*, se nourrissant également d'ulves en baie de Saint-Brieuc, est une autre espèce potentiellement affectée par une diminution du stock hivernal d'ulves.

La cartographie des prés-salés du fond de baie pourrait préciser les superficies potentielles pour l'alimentation des anatidés herbivores en baie de Saint-Brieuc, en répertoriant l'ensemble des habitats où la Puccinellie maritime est dominante. D'autres notions telle que le dérangement à proximité des sentiers susceptibles d'entraîner la non utilisation de zones *a priori* favorables, ou la présence de cultures de blé d'hiver seraient également à intégrer à la réflexion. Dans un second temps, il serait intéressant de modéliser la biomasse et la productivité en Puccinellie dans les prés-salés d'Yffiniac et de confronter les résultats aux besoins énergétiques des anatidés herbivores fréquentant le fond de baie de Saint-Brieuc.

Si la gestion des prés-salés permet d'optimiser l'accueil d'une espèce ou d'un groupe d'espèces particulier, il est cependant important de prendre en considération l'ensemble des enjeux et des groupes faunistique et floristique pour la gestion d'un marais maritime : habitats ou espèces floristiques à forte valeur patrimoniale, nourricerie des poissons, reproduction et alimentation des oiseaux, habitat pour l'entomofaune, rôle de protection des côtes, intérêt paysager...

Cartographie des espèces et des habitats

Application à la baie de Somme

Antoine MEIRLAND et Olivier CHABRERIE

Une première cartographie des espèces et des habitats végétaux de l'ensemble de la baie de Somme a été réalisée en 2006 dans le cadre du programme Picardie connaissance et exploitation du littoral (PICCEL) cofinancé par l'Union européenne (FEDER), la région Picardie et le département de la Somme. Le besoin d'une cartographie des espèces végétales a nécessité un ajustement du protocole de cartographie des habitats utilisé (Clair *et al.*, 2005). Une typologie des habitats est réalisée au préalable afin de disposer d'un inventaire des habitats phytosociologiques présents sur la zone d'étude. Des recherches bibliographiques ont également permis d'avoir une première typologie sur le site d'étude (Géhu, 1975 ; 1979). Les grands ensembles ont ensuite été tracés sur photographie aérienne dans un logiciel de SIG afin de faciliter le travail sur le terrain. Pendant la saison de développement optimal de la végétation, l'ensemble de la zone végétalisée a été parcouru et les zones de végétation homogènes ont été tracées sur photographie aérienne à une échelle du 1 : 5 000^e. Pour chaque zone tracée, un relevé de végétation a été réalisé. Le recouvrement est estimé sous forme de pourcentage. Dans le cas d'une végétation trop fragmentée, des relevés sont réalisés sous forme de mosaïques. Pour chaque relevé est précisé le recouvrement (en %) de chaque espèce, la proportion de sol nu, la hauteur de la végétation, la surface du relevé ainsi que l'habitat selon la typologie réalisée. Différentes informations concernant l'usage de la zone (pâturage, cheminement, chasse...) ou le descriptif de la zone (plateau, « gouille » [mares], « filandre » [fossés sinueux], zone en colonisation...) ont également été ajoutés.

Les résultats obtenus permettent :

- d'affiner la typologie des habitats grâce à un nombre très important de relevés,
- de disposer d'une carte des habitats végétaux,
- de disposer d'une carte des espèces végétales.

À titre d'exemple, considérons la thématique du pâturage en baie de Somme. Les lots de pâturage de l'État définis dans le cadre de l'autorisation d'occupation temporaire (AOT) du domaine public maritime (DPM) ont été définis sur les bases suivantes :

- les lots doivent être facilement repérables sur le terrain,
- ils ne doivent pas se prolonger sur des zones en colonisation (habitats à Spartine, à salicornes de bas niveaux et à Aster-Soude),
- ils ne doivent pas s'étendre sur des zones de plus de 60% d'Obione (*Halimione portulacoides*),
- les zones de Chiendent (*Elymus athericus*) sont incluses dans les surfaces des lots de pâturage (et donc dans l'estimation du troupeau pouvant y paître) dans la mesure où ils sont l'objet d'une stratégie de reconquête de la part de l'éleveur.

Pour chaque lot de pâturage dont les limites ont été repérées à l'aide d'amers, la cartographie de la végétation a permis de calculer la surface entière du lot ainsi que la surface pâturable du lot (c'est-à-dire la surface du lot complet sans les surfaces de filandres, de mares de chasse, de zones de colonisation et de zones d'Obione à plus de 60 %). Au sein de ces zones pâturables, les zones de plus de 75 % et de plus de 50 % de Chiendent ont été signalées aux différents éleveurs concernés afin qu'ils puissent adapter leur stratégie de pâturage de la zone à une reconquête de ces espaces (à l'aide de parcs de contention, de fauches, ou de passages répétés).

Ce type d'analyse a été réalisé sur différentes thématiques liées aux végétaux en baie de Somme : travaux sur la Spartine, travaux pour l'entretien de la concession d'exploitation de salicornes, évaluation des biomasses exploitables de végétaux marins, suivi de dynamique de certaines zones particulières...

Mesurer la pression de pâturage sur les prés-salés

Patrick TRIPLET

Pour quelle utilisation ?

Les herbus assurent les fonctions suivantes :

- reposoir de marée haute pour les limicoles,
- gagnage nocturne pour le Canard siffleur, la Sarcelle d'hiver, voire pour le Canard colvert,
- gagnage diurne pour la Bernache cravant, le Canard siffleur, en particulier lors des vagues de froid,
- gagnage et reposoir pour le Tadorne de Belon,
- site de reproduction, dans les parties les plus hautes, pour de nombreuses espèces, parfois de manière occasionnelle (Sarcelle d'été), parfois plus régulièrement (Caille des blés, Pitpit farlouse).

Le pâturage doit permettre de maintenir ces fonctions essentielles de préservation de la biodiversité animale, tout en sauvegardant la biodiversité végétale et le fonctionnement des peuplements végétaux. La connaissance de son impact constitue un élément fondamental préalable à toute mesure de gestion dans un espace protégé.

Ce protocole vise donc à :

- déterminer la composition et l'évolution des peuplements phytocœnotiques en fonction de l'absence ou de la présence de pâturage et dans ce dernier cas, déterminer le rôle de la pression de pâturage sur ces mêmes peuplements,
- déterminer la production végétale par grands types de milieux et selon les différentes pressions de pâturage,
- ajuster la répartition géographique de la pression de pâturage en fonction des résultats précédents, de telle sorte que le pâturage constitue un élément de gestion patrimoniale et non un facteur d'appauvrissement,
- déterminer les quantités de végétaux à laisser pour le pâturage des canards et oies,
- suivre les zones préalablement fauchées avant la mise en pâturage (restauration).

En baie du Mont-Saint-Michel, la hauteur de la végétation, la densité du tapis végétal, la présence d'inflorescences et de fructification ainsi que le recouvrement de la surface de l'herbu par le Glaux maritime (Mainguin, 2002) ont semblé constituer les paramètres les plus pertinents quant à l'évaluation de l'intensité du pâturage sur de grandes surfaces, non délimitées par des clôtures. Cette méthode vient donc en complément de celle, plus classique, de détermination du nombre d'UGB/ha.

Comment procéder ?

Choix des parcelles

Différents types de milieux sont sélectionnés en raison de leur rôle dans le pâturage ou à l'inverse de l'importance du pâturage dans leur maintien ou leur régression. Par exemple :

- prairie halophile de schorre moyen et inférieur à *Puccinellia maritima*,
- pré-salé de moyen schorre à Obione faux-pourpier,
- prairie à Plantain maritime et Lilas de mer,
- prairie à Fétuque littorale,
- végétation à Élyme piquant.

Il peut être mis en place trois stations de suivi, de préférence avec une pression de pâturage différente, sur chacun de ces habitats. Sur le terrain, chaque station doit être repérée au GPS et matérialisée au sol par un pieu enfoncé profondément.

Composition floristique

La composition floristique est établie sur des surfaces rondes de 10 m de rayon dont le centre est le piquet. Sont déterminés :

- la liste des espèces présentes dans le quadrat,
- le pourcentage de recouvrement de chaque espèce.

Hauteur

Deux mesures sont possibles :

- la hauteur est mesurée le long d'un diamètre du quadrat suivant, par exemple, un axe nord-sud, sur un point tous les mètres, en prenant soin de noter l'espèce végétale au point de mesure,
- un quadrat de 40 x 40 cm est posé sur la végétation. La hauteur est mesurée au centre du quadrat.

Quatre relevés sont pris par station (une station est déterminée par un piquet). Les quadrats se situent à 5 mètres des piquets en suivant les points cardinaux. Le premier relevé de hauteur de végétation est accompagné d'un recensement des espèces présentes sur des superficies de 40 cm² et d'une évaluation du pourcentage de recouvrement de chaque espèce.

La végétation est dite rase quand elle est inférieure à 5 centimètres (note 0), puis de plus en plus haute, 5 à 30 centimètres (1), supérieure à 30 centimètres (2).

Le pâturage est intensif lorsqu'il provoque une diminution de la densité de végétation au sol. Lorsque le piétinement est important, le passage des animaux sur le pré-salé peut provoquer l'apparition de plages dénudées de sol :

- tapis végétal peu dense : 0,
- tapis végétal moyennement dense : 1,
- tapis végétal dense : 2.

L'absence d'inflorescences et de fructifications implique que la végétation se renouvelle végétativement :

- moins de 2 inflorescences / m² : 0,
- entre 3 et 10 /m² : 1,
- plus de 10 /m² : 2.

Production

Elle repose sur une coupe de l'herbe à 2 centimètres du sol sur quatre placettes de 0,25 m² (0,5 x 0,5) au mois de mars puis sur ces mêmes placettes et sur une placette contiguë non étudiée au préalable de mai à octobre le long d'un diamètre suivant un axe est-ouest. Les végétaux prélevés doivent être mis en sacs plastiques et acheminés en laboratoire afin d'être séchés (généralement 48 heures à 60°C, jusqu'à stabilisation de la masse) et pesés. Les résultats sont fournis en masse de matière sèche produite par m². Après le premier mois de coupe, les prélèvements sont réalisés sur les placettes coupées le mois précédent et sur des placettes contiguës afin de déterminer si la production est plus élevée sur des zones exploitées (fauche induite par l'expérimentation ou pâturage) ou non exploitées.

Pression de pâturage

Elle est déterminée sur les surfaces d'échantillonnage par le pourcentage de la surface broutée par rapport à la surface observée auquel on

affecte un coefficient en fonction de la hauteur de la végétation réellement broutée :

- 0 pas brouté,
- 1 peu brouté,
- 2 intensément.

Pour l'étude de la pression de pâturage, l'utilisation des maxima instantanés semble être la méthode la plus adaptée.

Selon Mainguin (2002), une pression instantanée de 1,3 UGB/h est obtenue suivant l'équation reposant sur cinq brebis suitées :

$$5 \text{ brebis à } 0,15 \text{ UGB} + 1,2 \text{ (nombre moyen d'agneaux par brebis)} \times 5 \times 0,07 \text{ (équivalent agneau en UGB)} = 1,254 \text{ UGB/ha}$$

Guillon (1980) constate que les zones très pâturées ne contiennent pas d'Obione, tandis que les zones avec un pâturage de faible importance abritent des taches de cette espèce. La régression est marquée à partir de 2 brebis par ha. À trois brebis/ha, l'Obione disparaît. Le chargement acceptable est de 5 à 10 brebis / ha sur les prairies à Puccinellie.

Matériel

- ciseaux,
- sacs plastiques,
- piquets,
- GPS,
- étuve,
- four à calcination,
- balance électronique.

Période et fréquence

Analyse mensuelle au cours de la période de croissance de la végétation.

Types de données recueillies

Tableau de synthèse des notes chiffrées

| station | 1 | 2 | 3 |
|-----------------------------------|---|---|---|
| hauteur de la végétation | | | |
| densité du tapis végétal | | | |
| inflorescences et fructifications | | | |
| recouvrement d'une espèce | | | |
| total | | | |

Si note inférieure à 3 : pression de pâturage forte

Si note comprise entre 4 et 7 ; pression de pâturage moyenne

Si note supérieure à 7 : pression de pâturage faible

Interprétation des résultats

Les comparaisons entre les échantillons (sites, habitats, quadrats, mois) sont réalisées au moyen de tests non paramétriques.

| | composition floristique (liste espèces et % de recouvrement) | hauteur (tous les m) | Production | pression de pâturage |
|---|--|-------------------------|--|-------------------------|
| prairie halophile de schorre moyen et inférieur à <i>Puccinellia mar- tima</i> | St 1 St 2 St 3 | | 4 prélèvements analysés par saison et par station 60 placettes / 150 prélèvements | |
| pré-salé de moyen schorre à Obione faux-pourpier | St 1 St 2 St 3 | | | |
| prairie à Plantain maritime et Lilas de mer | St 1 St 2 St 3 | | | |
| prairie à Fétuque littorale | St 1 St 2 St 3 | | | |
| végétation à Élyme piquant | St 1 St 2 St 3 | | | |

Références bibliographiques

- ADAM P. (1990) *Saltmarsh Ecology*. Cambridge University Pres., Cambridge (Royaume-Uni), 461 p.
- ADNIT C., BREW D., COTTLE R., HARDWICK M., JOHN S., LEGGET D., McNULTY S., MEAKINS N. & STANILAND R. (2005) *Saltmarsh Management Manual*. DEFRA, Royal Haskoning, Environment Agency, Bristol (Royaume Uni), 123 p.
- AERTS B. A., ESSELINK P. & HELDER G. J. F. (1996) Habitat selection and diet composition of greylag geese and barnacle geese during fall and spring statging in relation to management in the tidal marshes of Dollard. *Okologie U. Naturshutz*, 5: 65-75.
- ALLEN J. R. L. & DUFFY M. J. (1998) Medium-term sedimentation on high intertidal mudflats and salt marshes in the Severn Estuary, SW Britain: the role of wind and tide. *Marine Geology*, 150:1-27.
- ALLEN J. R. L. (2000) Morphodynamics of Holocene saltmarsh: a review of sketch from the Atlantic and Southern North Sea coast of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 19: 1155-1231.
- ANDERSEN T.J., SVINTH S. & PEJRUP M. (2011) Temporal variation of accumulation rates on a natural salt marsh in the 20th century – The impact of sea level rise and increased inundation frequency. *Marine Geology*, 279: 178-180.
- ANDRESEN H., BAKKER J. P., BRONGERS M., HEYDEMANN B. & IRMLER U. (1990) Long-term changes of salt marsh communities by cattle grazing. *Vegetatio*, 89: 137-148.
- ANRAS L. & MIOSEC G. (2006) *Les prés-salés du littoral Atlantique - Manche*. Forum des marais atlantiques, Rochefort (France), 19 p.
- AUBY I. (1991) *Contribution à l'étude des herbiers de Zostera noltii dans le bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée*. Volume I. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I, Bordeaux (France), 357 p.
- BAKKER J. P. & DE VRIES Y. (1992) Germination and establishment of lower salt marsh species in grazed and mown saltmarsh. *Journal of Vegetation Science*, 3: 247-252.
- BAKKER J. P. (ed.) (1989) *Nature management by grazing and cutting*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Pays-Bas), 416 p.
- BAKKER J. P. (1985) The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio*, 62: 391-398.
- BAKKER J. P., ESSELINK P., VAN DER WAL R., DIJKEMA K. S. (1997) Options for restoration and management of coastal salt marshes in Europe. in URBANSKA K. M., WEBB N. R., EDWARDS P. J. (eds.) *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge (Royaume-Uni),: 286-322.
- BARDAT J., BIORET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GEHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G. & TOUFFET J. (2011) http://habitats-naturels.fr/prodrome/prod_index.htm. Consultation du 7 novembre 2011.

- BEEFTINK W. G. (1977) The coastal salt marshes of Western and Northern Europe: an ecological and phytosociological approach. *in* CHAPMAN V. J. (ed.) *Wet coastal ecosystems*. Elsevier, Amsterdam (Pays-Bas),: 109-155.
- BENSETTITI F., BIORET F., ROLAND J. & LACOSTE J.-P. (éds.) (2004) « *Cahiers d'habitats* » *Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire*. t. II, *Habitats côtiers*. MEDD/MAAPAR/MNHN, La Documentation française, Paris (France), 399 p. + cédérom.
- BERTNESS M. D. & ELLISON A. M. (1987) Determinants of pattern in a New-England and salt marsh plant community. *Ecological Monographs*, 57: 129-147.
- BIORET F. & GLEMAREC E. (2010) *Évaluation des changements phytocoenotiques des vases salées du Finistère*. Colloque international, centenaire de la Phytosociologie, Brest, 3 au 5 novembre 2010.
<http://www.cbnbrest.fr/site/html/colloque/colloque.html>
- BIORET F. & GOURMELON F. (2004) Cartographie dynamique de la végétation terrestre des îlots marins en réserve naturelle. *Braun-Blanquetia*, 37 : 31 p.
- BIORET F., FICHAUT B. & GOURMELON F. (1995) Cartographie de la végétation de la partie terrestre de l'archipel de Molène (Réserve de Biosphère de la mer d'Iroise). *In, Colloques Phytosociologiques, 24, International Association for Vegetation Science Symposium, « Large area vegetation survey »*, Bailleul, septembre 1994 : 169-187.
- BOESCH D. F. & TURNER R. E. (1984) Dependence of fishery species on saltmarshes: the role of food and refuge. *Estuaries*, 7: 460-468.
- BOS D. (2005) Utilisation of Wadden Sea salt marshes by geese in relation to livestock grazing. *Journal for Nature Conservation*, 13: 1-15.
- BOUCHARD V. (1996) *Production et devenir de la matière organique des halophytes dans un marais salé européen en système macrotidal (baie du Mont-Saint Michel)*. Thèse de doctorat, université de Rennes 1. Rennes (France), 202 p.
- BOUCHARD V. & LEFEUVRE J.-C. (2000). Primary production and macro-detritus dynamics in a European saltmarsh: carbon and nitrogen budgets. *Aquatic Botany*, 67: 23-42.
- BOUCHARD V., TESSIER M., DIGAIRE F., VIVIER J.-P., VALERY L., GLOAGUEN J.-C. & LEFEUVRE J.-C. (2003) Sheep grazing as management tool in Western European saltmarshes. *Comptes Rendus Biologies*, 326: 148-157.
- BOUVET A. (2010). *Suivi de la végétation intertidale des baies de Somme et d'Authie : étude de l'effet de pâturage*. GEMEL/Université de Picardie Jules Verne, Saint-Valery-sur-Somme (France), 55 p.
- BRAUN-BLANQUET J. (1928) *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Berlin (Allemagne), 330 p.
- BRAUN-BLANQUET J. (1932) *Plant sociology : The study of plant communities. (English language reprint 1966)*. MacGraw-Hill, New-York, USA.
- BUCKERIDGE K. M. & JEFFERIES R. L. (2007) Vegetation loss alters soil nitrogen dynamics in an Arctic salt marsh. *Journal of Ecology*, 95: 283-293.
- BURGER J., SHISLER J. & LESSER F.H. (2003) Avian utilisation on six saltmarshes in New Jersey. *Biological Conservation*, 23: 187-212.
- CABIOCH J., FLOCH J.-Y. & TOQUIN L. (1992) *Guide des algues des mers d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lausanne (Suisse), 231 p.

- CARDONI D.A., ISACCH J.P., FANJUL M.E., ESCAPA M. & IRIBARNE O.O. (2011) Relationship between anthropogenic sewage discharge, marsh structure and bird assemblages in an SW Atlantic saltmarsh. *Marine Environmental Research*, 71: 122-130.
- CATTEAU E., DUHAMEL F., BALIGA M.-F., BASSO F., BEDOUET F., CORNIER T., MULLIE B., MORA F., TOUSSAINT B. & VALENTIN B. (2009) *Guide des végétations des zones humides de la Région Nord-Pas-de-Calais*. Centre régional de phytosociologie. Conservatoire botanique national de Bailleul, Bailleul (France), 630 p.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D. (1998) Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecological Applications*, 8: S104-S109.
- CLAIR M., GAUDILLAT V. & HERARD K. (2005) *Cartographie des habitats naturels et des espèces végétales appliquée aux sites terrestres du Réseau Natura 2000. Guide méthodologique*. Muséum national d'histoire naturelle. Fédération des conservatoires botaniques nationaux, 66 p.
- COLES S. M. (1979) Benthic populations on intertidal sediments and their role as precursors to saltmarsh development. In JEFFERIES P. L. & DAVY A. J. (eds.) *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell Scientific Publications Oxford (Royaume-Uni): 25-42.
- COX R. (2003) Long-term changes in salt marsh extent affected by channel deepening in a modified estuary. *Continental Shelf Research*, 23: 1833-1846.
- CROUVEZIER V. (1996) *Les moutons de prés salés de la baie du Mont-Saint-Michel, utilisation des marais salés et techniques d'exploitation*. DEA environnement, université Paris I, 63 p.
- DAISIE (2011) *European Invasive Alien Species Gateway, 2008. Spartina anglica*. www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=50432. Consultation du 3 avril 2011.
- DALIBARD V., (2007) *Atriplex longipes* Drejer : une protégée française plus méconnue que rare. E.R.I.C.A. *Bulletin de Botanique Armoricaine*, 20 : 3-10.
- DAVY A. J., BISHOP G. F. & COSTA C. S. B. (2001) *Salicornia* L. (*Salicornia pusilla* J. Woods, *S. ramosissima* J. Woods, *S. europaea* L., *S. obscura* P.W. Ball & Tutin, *S. nitens* P.W. Ball & Tutin, *S. fragilis* P.W. Ball & Tutin and *S. dolichostachya* Moss). *Journal of Ecology*, 89: 681-707.
- DELASSUS L. (2009) *Caractérisation des végétations de prés-salés de Basse-Normandie*. Caen (France), Conservatoire botanique national de Brest, 69 p.
- DEN HARTOG C. & HILY C. (1997) Les herbiers de zostères. In DAUVIN J.-C. (éd.) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes atlantiques, Manche et mer du Nord. Synthèse, menaces et perspectives*. MNHN, Paris (France): 140-144.
- DUPONT J.-P. (1981) *Relations entre bios et phénomènes sédimentaires intertidaux : le modèle de la baie de Somme*. Thèse de doctorat de l'université de Rouen-Haute Normandie, Rouen (France), 310 p.
- DURANT D. (2003) *Conséquences du pâturage ovin et du broyage sur la végétation de la réserve de chasse maritime de la Baie du Mont-Saint-Michel*. ONCFS, CEBS, 21 p

- DUVAL J. & LINDER R. (1972) La productivité primaire des grandes formations halophiles en baie de Canche. *Bulletin de la Société botanique du Nord de la France*, 25 : 55-62.
- DYER R. K. (1997) *Estuaries. A physical introduction*. 2^e édition, Wiley, Londres (Royaume-Uni), 195 p.
- ELKAÏM B. & RYBARCZYCK H. (2000) Structure du peuplement des invertébrés des zones halophiles de la Baie de Somme. *Cahiers de Biologie Marine*, 41 : 295-311.
- ESSELINK P. (1999) The impact of grubbing by Greylag Geese (*Anser anser*) on the vegetation dynamics of a tidal marsh. *Aquatic Botany*, 55: 261-279.
- FOUILLET P. (1986) *Évolution des peuplements d'arthropodes des schorres de la baie du Mont-Saint-Michel : influence du pâturage ovin et conséquences de son abandon*. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes 1, Rennes (France), 330 p.
- GÉHU J.-M. (1975) Données sur la végétation des prés-salés de la baie de Somme. *Colloques Phytosociologiques*, 4 : 197-225.
- GÉHU J.-M. (1978) Les phytocénoses endémiques des côtes françaises occidentales. *Bulletin de la Société botanique de France*, 125 : 199-208.
- GÉHU J.-M. (1979) *Étude phytocoenotique, analytique et globale de l'ensemble des vases et prés salés et saumâtres de la façade atlantique française*. Rapport de synthèse. Ministère de l'Environnement et du Cadre de vie, Bailleul, 514 p.
- GÉHU J.-M. (1986) Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Inf. Bot. Ital.*, 18 : 53-83.
- GÉHU J.-M. (1989) Les salicornes annuelles d'Europe : système taxonomique et essai de clé de détermination. *Colloques phytosociologiques*, 18 : 227-240.
- GÉHU J. M. & MESLIN R. (1968) Sur la répartition et l'écologie d'*Halimione pedunculata* (L.) Aell. (Dicotyledoneae, Chenopodiaceae) en France. *Bulletin du Laboratoire Maritime de Dinard*, 1 : 116-136.
- GÉHU J.-M. & GÉHU-FRANCK J. (1979) *Étude phytocoenotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés-salés et saumâtres de la façade atlantique française*. Ministère de l'Environnement et du Cadre de vie, convention de recherche n°77-29, Bailleul (France), 514 p.
- GÉHU J.-M. & RIVAS-MARTINEZ S. (1981) Notions fondamentales de phytosociologie. In DIERSCHKE H. (ed.) *Syntaxonomie. Berichte der Internationalen Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde* (Rinteln, 1980). Ed. J. Crame, Vaduz: 5-33
- GRAY A. J. (1992a) Saltmarshes plant ecology: zonation and succession revisited. In ALLEN J. R. L., PYE K. (eds.) *Saltmarshes: Morphodynamics, conservation and engineering significance*. Cambridge University Press, Cambridge (Royaume-Uni): 63-79.
- GRAY A. J. (ed.) (1992b) *The ecological impact of estuarine barrages*. Field Studies Council, Shrewsbury (Royaume-Uni), 43 p.
- GRAY A. J., WARMAN E. A., CLARKE R. T., JOHNSON P. J. (1995) The niche of *Spartina anglica* on a changing coastline. *Coastal Zone Topics: Process Ecology and Management*, 1: 29-34.

- GREGORY SHRIVER W. (2004) Landscape context influences salt marsh bird diversity and area requirements in New England. *Biological Conservation*, 119: 545-553.
- GROENENDIJK A. M. (1984) Primary production of four dominant saltmarsh angiosperm in the SW Netherlands. *Vegetatio*, 57: 143-152
- GROENENDIJK A. M. (1986) Establishment of a *Spartina anglica* population on a tidal mudflat: a field experiment. *Journal of Environmental Management*, 22: 1-12.
- GULLON L.-M. (1980) *Les moutons de prés salés en baie du Mont-Saint-Michel*. Université de Rennes, Rennes, 121 p.
- HANDA I. T. & JEFFERIES R. L. (2000) Assisted revegetation trials in degraded saltmarshes. *Journal of Applied Ecology*, 37: 944-958.
- HOFMANN T. A. et MASON C. F. (2006) Importance of management on the distribution and abundance of Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) on coastal grazing marshes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114: 397-406.
- HUBBARD J. C. E. (1969) Light in relation to tidal immersion and the growth of *Spartina townsendii* (s.l.). *Journal of Ecology*, 57: 795-804.
- JENSEN A. (1985) The effect of cattle and sheep grazing on saltmarsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio*, 60 : 37-48.
- JOYEUX E. (2001) Les prés-salés de la baie de l'Aiguillon - intérêt et enjeux. In DREVES L. & CHAUSSEPIED M. (éd.) *La restauration des écosystèmes côtiers*, IFREMER, Brest (France) : 143-152.
- KADEREIT G., BALL P., BEER S., MUCINA L., SOKOLOFF D., TEEGE P., YAPRAK A.E., FREITAG H. (2007) A taxonomic nightmare comes true: Phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*). *Taxon*, 56: 1143-2007.
- KAHLERT J., FOX A.D. & ETTRUP H., (1996) Nocturnal feeding in moulting Graylag geese *Anser anser*. An antipredator response. *Ardea*, 84: 15-22.
- KIEHL K., EISCHEID I., GETTNER S. & WALTER J. (1996) Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. *Journal of Vegetation Science*, 7: 99-106.
- LAFAILLE P. (2000) Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biological Conservation*, 96: 271-277.
- LAFAILLE P., FEUNTEUN E. & LEFEUVRE J.-C. (2000a) Composition of fish communities in a european macrotidal salt marsh (the Mont-Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 429-438.
- LAFAILLE P., LEFEUVRE J.-C. & FEUNTEUN E. (2000b) Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal saltmarshes. *Biological Conservation*, 96: 271-277.
- LAFAILLE P., PÉTILLON J., PARLIER E., VALÉRY L., YSNEL F., RADUREAU A., FEUNTEUN E. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65: 739-746.
- LAHONDERE C. (1997). Initiation à la phytosociologie sigmatiste. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, nouvelle série, numéro spécial*, 16 : 1-47.

- LAHONDERE C. (2004) Les salicornes s.l. (*Salicornia* L., *Sarcocornia* A. J. Scott et *Arthrocnemum* Moq.) sur les côtes françaises. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, nouvelle série, 24 : 1-122.
- LAMBINON J. & VANDERPOORTEN A. (2007) Les salicornes (*Salicornia* s.l.) groupe taxonomique emblème de la flore des sols salés et de sa complexité. *Bulletin de la Société linnéenne Nord-Picardie*, 25 : 11-17.
- LANGLOIS E., BONIS A. & BOUZILLE J. B. (2003) Sediment and plant dynamics in saltmarshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 239-249.
- LEFEUVRE J.-C. (1993) *Comparative studies on saltmarsh processes*, Commission of the European Community, ECC contract n°EV4V-0172.
- LEFEUVRE J.-C. (ed.) (1996) *Effect of environmental change on European saltmarshes*. EEC contract No EV5V-CT92-0098. Rapport final volume 1-5. Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, Université de Rennes 1, Rennes (France).
- LEFEUVRE J.-C. (2005) La baie du Mont-Saint-Michel, un cas d'école. Fonctionnalité écologique des milieux naturels. *Espaces naturels*, 11 : 30-31.
- LEFEUVRE J.-C., BOUCHARD V., FEUNTEUN E., GRARE S., LAFFAILLE P. & RADUREAU A. (2000) European saltmarshes diversity and functioning: the case study of the Mont-Saint-Michel bay, France. *Wetland Ecology and Management*, 8: 147-161.
- LEONARD L. A. (1997) Controls on sediment transport and deposition in an incised mainland marsh basin, southeastern North Carolina. *Wetlands*, 17: 263-274.
- LEONARD L. A., WREN P. A. & BEAVERS R. L. (2002) Flow dynamics and sedimentation in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* marshes of the Chesapeake bay. *Wetlands*, 22: 415-424.
- LITTLE C. (2009) *The biology of soft shore and estuaries*. Oxford (Royaume-Uni), Oxford University Press, 252 p.
- LONG S. P. & MASON C. F. (1983) *Saltmarsh Ecology*. Blackie, Glasgow (Royaume Uni), 161p.
- MAINGUIN G. (2002) *Vers une gestion intégrée des prés salés de la baie du Mont-Saint-Michel*. ULP, DIREN Basse-Normandie, 67 p. + annexes.
- MARION C. (2007) *Processus de sédimentation fine en domaine estuarien macrotidal : approche trans-disciplinaire et multi-échelles ; application à l'estuaire de l'Authie, nord de la France*. Thèse de doctorat de l'université du Littoral Côte d'Opale, Dunkerque (France), 316 p.
- MEIRLAND A., LANGIN S. & WATTERLOT A. (sous presse). Nouvelles données sur la présence de l'Arroche stipitée (*Atriplex longipes* Drejer) sur le littoral Nord-Pas-de-Calais et Picardie. *Bulletin de la Société linnéenne Nord Picardie*, 28.
- MEUNIER F. & JOYEUX E. (2003) *Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon 2004-2008*. ONCFS / LPO, 164 p.
- MILSON T. P., HART J. D., PARKIN W. K. & PEEL S. (2002) Management of coastal grazing marshes for breeding waders: the importance of surface topography and wetness. *Biological Conservation*, 103: 199-207.

- MNHN (2011). Muséum national d'Histoire naturelle. 2003-2011. *Inventaire national du Patrimoine naturel*, site Web : <http://inpn.mnhn.fr>, Consultation du 14 novembre 2011.
- MORGAN T. S. (1997) *The formation and dynamics of Pygospio elegans tubebeds in the Somme Bay, France*. Thèse de doctorat de l'université de Southampton. Southampton (Royaume-Uni), 246 p.
- MUDD S. M., FAGHERAZZI S., MORRIS J. T. & FURBISH D. J. (2004). Flow sedimentation, and biomass production on a vegetated saltmarsh in South Carolina: toward a predictive model of marsh morphologic and ecologic evolution. In FAGHERAZZI S., MARANI M., & BLUM L. K. (eds.) *The ecogeomorphology of tidal marshes*. 268 p.
- ODUM E. P. (1968) A research challenge; evaluating the productivity of coastal and estuarine water. *Proceedings of the second sea grant conference*. University of Rhodes Island, Kingston (Etats-Unis): 63-64.
- ONCFS (2007) La gestion des prés salés pour l'Oie cendré en baie de l'Aiguillon. Ou comment le suivi d'une espèce peut orienter la gestion d'un espace. *Faune sauvage*, 278 : 35-39.
- PARLIER E. (2006) *Approche quantitative de la fonction de nourricerie des systèmes estuariers-vasières. Cas du Bar européen (Dicentrarchus labrax, L. 1758 ; a.k.a. Morone labrax) dans cinq nourriceries du Ponant : estuaire de la Seine, estuaire de la Loire, baie du Mont-Saint-Michel, baie de Saint-Brieuc et baie de l'Aiguillon*. Thèse de doctorat de l'université de La Rochelle, La Rochelle (France), 282p.
- PETHICK J. S. (1992) Saltmarsh geomorphology. In ALLEN J. R. L., PYE K. (eds.) *Saltmarshes: Morphodynamics, conservation and engineering significance*. Cambridge University press, Cambridge (Royaume-Uni): 41-62.
- PÉTILLON J., YSNEL F., CANARD A. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations. *Biological Conservation*, 126: 103-117.
- PÉTILLON J., YSNEL F., CANARD A. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations. *Biological Conservation*, 126: 103-117.
- PONSERO A., LE MAO P., YÉSOU P., ALLAIN J. & VIDAL J. (2009) Qualité des écosystèmes et conservation du patrimoine naturel : le cas de l'eutrophisation littorale et l'hivernage de la Bernache cravant *Branta b. bernicla* en baie de Saint-Brieuc (France). *Revue d'écologie. (Terre Vie)*, 64 : 157-170.
- PREVOTEAUX B. & FOLGOAS G. (2010) *Évolution géomorphologique du littoral picard*. GEMEL /Institut polytechnique LaSalle Beauvais, Saint-Valery-sur-Somme (France), 124 p.
- PROVOST M. (1975) La végétation du Havre de Barneville (Manche - France). *Colloques Phytosociologiques*, 4 : 331-365.
- RANDERSON P. F. (1979) A simulation model of saltmarsh development and plant ecology. In KNIGHTS B. & PHILLIPS A. J. (eds.) *Estuarine and coastal land rec-*

- lamation and water storage. House Edition, Saxon Farnborough (Royaume-Uni): 48-67.
- RANWELL D. S. (1961) *Spartina* saltmarshes in Southern England. *Journal of Ecology*, 49: 325-340.
- RAUSS I. (2001) *Préservation du caractère maritime de la baie de Somme et son patrimoine environnemental. Étude d'impact sur l'environnement. État et dynamique des mollières. (France)*. STUCKY/Conseil général de la Somme/DDE de la Somme, direction des subdivisions Ouest, Nîmes (France), 45 p.
- RAUSS I. (2003) *Spartina anglica C.E. Hubbard (Poaceae), une espèce structurelle et fonctionnelle de l'écosystème marais salé (baie des Veys, baie de Seine occidentale, Manche orientale)*. Thèse de doctorat de l'université de Rennes 1, Rennes (France), 182p.
- RAVEN P. H., EVERT R. F. & EICHHORN S. E. (2003) *Biologie Végétale*. 6^e éd., De Boeck, Paris (France), 968 p.
- REIMOLD R. J. (1975) Effects of grazing on a salt marsh. *Biological Conservation*, Volume 8,
- RICHARDS F. J. (1934) The saltmarshes of the Dovey Estuary. IV. The rates of vertical accretion, horizontal extension and scarp erosion. *Annals of Botany*, 48: 225-259.
- RICKLEFS E. & MILLER G. L. (2005) *Écologie*. Traduction de la 4^e édition américaine. New York (États-Unis), De Boeck, 858 p.
- ROOTH J., STEVENSON J. C. & CORNWALL J. C. (2003) Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: the role of litter. *Estuaries*, 26: 475-483.
- ROWCLIFFE J. M. (1998) Aggregative response of brent geese on salt marsh and their impact on plant community dynamics. *Oecologia*, 114: 417-426.
- SICOT M.-C. (2008) *Cartographie de la végétation de la Réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon*. RN baie de l'Aiguillon/ONCFS-LPO/Université de La Rochelle. (France), Sainte-Ragedonde-des-Noyers, 52 p.
- SIMAS T., NUNES J.P. & FERREIRA J.G. (2001) Effects of global climate change on coastal salt marshes. *Ecological Modelling*, 139: 1-15.
- STUMPF R. P. (1983) The process of sedimentation on the surface of a saltmarsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17: 495-508.
- SVENSSON C. J., HYNDES G. A. & LAVERY P. S. (2007). Food web analysis in two permanently open temperate estuaries: Consequences of saltmarsh loss? *Marine Environmental Research*, 64: 286-304.
- TEAL J. M. (1962). Energy flow in the saltmarsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, 43: 614-624.
- Tela Botanica (2011). http://www.tela-botanica.org/page:Menu_Phytosocio, consultation du 15 novembre 2011.
- TESSIER M., VIVIER J. P., OUIN A., GLOAGUEN J.-C. & AND LEFEUVRE J.-C. (2003) Vegetation dynamics and plant species interactions under grazed and ungrazed conditions in a western European salt marsh. *Acta Oecologica*, 24: 103-111.

- TEXIER J. (2009) *Suivi de l'impact des activités agricoles sur l'habitat des prés-salés de la baie de l'Aiguillon*. RN baie de l'Aiguillon/ONCFS-LPO/Université de La Rochelle (France), Sainte-Ragedonde-des-Noyers (France), 18 p.
- TOUSSAINT B. (1997) L'étude phytocoenotique appliquée au diagnostic, à l'évaluation et au suivi phytocoenotique d'un site littoral protégé : la Reserve naturelle de la baie de Somme (département de la Somme, France). *Colloques Phytosociologiques*, 27 : 1043-1069.
- TRIPLET P. & MEIRLAND A. (2008) Une expérience de contrôle de Spartine anglaise *Spartina anglica* en baie de Somme. *Æstuarina*, 13 : 125-133.
- TRIPLET P., FAGOT C., VAN IMBECK S., SOURNIA A. & SUEUR F. (2002) Rôle de la végétation dans l'utilisation de l'estran par les limicoles. *Alauda*, 70 : 445-449.
- TRIPLET P., DUCROTOY J.-P., BASTIDE J., MEIRLAND A. (2008) La Spartine anglaise dans le monde : une synthèse des connaissances. *Æstuarina*, 13 : 135-163.
- VALÉRY L. (2006) *Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive : le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation*. Thèse de doctorat de l'université de Rennes 1. Rennes (France), 276 p.
- VAN den BERGHEN C. (1964) La végétation terrestre du littoral de l'Europe occidentale. *Les Naturalistes Belges*, 45 : 198-219, 251-277, 299-337, 393-411.
- VERGER F. (2005) *Marais maritimes et estuaires du littoral français*. Belin, Paris (France), 335 p.
- VICKERY J. A. (1994) The management of grass pastures for brent geese. *J. Appl. Ecol.* 31: 282-290.
- VICKERY J. A. (1997) Managing coastal grazing marshes for breeding waders and over wintering geese: Is there a conflict? *Biological Conservation*, 79: 23-34.
- VIVIER J.-P. (1997) *Influence du pâturage sur la disponibilité de l'azote pour l'exportation dans un marais salé (baie du Mont-Saint-Michel)*. thèse de doctorat de l'université de Rennes 1. Rennes (France), 205 p.
- WIGGERSHAUS A. (1994). *Zur populationsbiologie von Aster tripolium*. thèse de doctorat de l'université de Kiel. Kiel (Allemagne), 123 p.