

Rythmes à court et à moyen termes associés au broutage de la microflore marine épilithique par *Littorina saxatilis*

Broutage
Rythmes
Microalgues épilithiques
Gastéropodes

Grazing
Rhythms
Epilithic microalgae
Gastropods

Amoïn KONAN ^a, André CARDINAL ^b*, Isabelle LAMONTAGNE ^b

^a Centre de Recherches Océanographiques, 29, rue des Pêcheurs, BP V 18, Abidjan, Côte d'Ivoire.

^b GIROQ, Département de biologie, Pavillon Vachon, Université Laval, Québec, Québec, G1K 7P4, Canada.

* à qui toute correspondance doit être adressée.

Reçu le 9/07/91, révisé le 24/04/92, accepté le 28/04/92.

RÉSUMÉ

Les variations temporelles du taux de broutage d'un gastéropode marin, *Littorina saxatilis*, ont été mesurées en laboratoire au cours d'une série temporelle de huit jours. La ressource disponible pour les herbivores provenait de substrats artificiels préalablement colonisés dans la zone intertidale au même niveau où l'on retrouve *L. saxatilis*. Cet assemblage algal était principalement constitué de diatomées pennales dont, parmi les plus communes, *Achnanthes groenlandica* et *Fragilaria striatula*. Les mesures de biomasse ingérée par les herbivores ont été réalisées à une fréquence de deux heures. Le taux de broutage a été mesuré à partir de l'estimation de la chlorophylle *a* ingérée, l'indice de biomasse retenu. Les variations temporelles du taux de broutage de ce gastéropode étaient dominées par deux rythmes importants, circadien et semi-diurne. La coïncidence temporelle du broutage avec les maxima de production photosynthétique dans le milieu ne semble pas, *a priori*, supporter l'hypothèse d'un équilibre optimal entre le consommateur et sa ressource.

Oceanologica Acta, 1992. 15, 4, 397-403.

ABSTRACT

Short- and medium-term rhythms associated with epilithic microflora grazing by *Littorina saxatilis*

The temporal variations of the grazing rate of a marine herbivorous gastropod, *Littorina saxatilis*, were measured in laboratory conditions. In a first series of measurements, the natural circadian and tidal cycles were preserved. Samplings were performed at intervals of 2 h over a period of 8 d. In a second series of experiments, during two three-day periods, the natural circadian or tidal cycles were reversed. The available resource for the herbivores was obtained from artificial substrata previously colonized by intertidal microflora at the same tidal level as that where *L. saxatilis* was found. This algal assemblage was principally composed of pennate diatoms, *Achnanthes groenlandica* and *Fragilaria striatula* being the most common. The grazing rate was measured using an estimate of ingested chlorophyll *a*; the selected biomass index. Grazing activity was significantly lower during spring tide than during neap tide conditions. The short-term fluctuations of the grazing rate were dominated by a circadian rhythm, the maximum

occurring during the light phase. A secondary semi-diurnal periodicity was also found in the series, and maximum grazing was observed at high tide. Inversion in the natural circadian or tidal cycle significantly modifies the grazing rate. Gastropods submitted to an artificial night decreased their grazing rate whereas, under tidal inversion, organisms demonstrated a response similar to that exhibited for the natural cycle. The temporal coincidence of grazing and photosynthetic production under field conditions does not seem, *a priori*, to support the hypothesis of optimal equilibrium between consumers and their resource.

Oceanologica Acta, 1992. 15, 4, 397-403.

INTRODUCTION

Dans les estuaires, l'importance de la mise en circulation des diatomées benthiques pour la communauté des organismes benthiques filtreurs et pour la production pélagique a été démontrée, entre autres, par Baillie et Welsh (1980), Admiraal (1984) et Shaffer et Sullivan (1988). Dans certains estuaires, cette microflore pourrait même représenter la plus importante contribution à la production primaire (Lukatelich et McComb, 1986). Ces chercheurs n'ont toutefois pris en considération que les apports de la microflore des substrats meubles. Dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, cette région est caractérisée par une très forte proportion de substrats rocheux. Dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, Lamontagne *et al.* (1989) ont observé que la production par unité de surface des diatomées épilithiques était comparable à celle obtenue dans d'autres estuaires, pour des diatomées épipsammiques et épipéliques. Les taux moyens de production mesurés pour les substrats durs étant de $0,75 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ (Lamontagne *et al.*, 1989) alors que pour les substrats meubles, Revsbech *et al.* (1983) et Colijn et de Jonge (1984) rapportent des taux variant entre 0,08 à $1,56 \text{ (gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1})$.

La microflore algale colonisant les substrats rocheux intertidaux supporte une forte biomasse d'organismes herbivores dont l'alimentation, pour la plupart, repose essentiellement sur cette ressource (Newell *et al.*, 1971 ; Nicotri, 1977 ; Vadas, 1985 ; Plante-Cuny et Plante, 1986). Plusieurs études ont démontré que ces organismes avaient un effet direct sur le développement des communautés épilithiques, non seulement sur la densité, mais également sur la qualité de cette ressource (Dayton, 1975 ; Menge, 1977 ; Underwood et Jernakoff, 1981 ; Petraitis, 1983). Les travaux de Nicotri (1977) ont démontré que l'impact du broutage de certaines espèces de gastéropodes, pour des raisons morphologiques, n'agissait que sur la strate arborescente des communautés périphytiques. Tout comme la remise en suspension dans la colonne d'eau, un tel broutage sélectif peut favoriser à moyen terme la production photosynthétique (Lamontagne *et al.*, 1986).

La recherche des relations fonctionnelles existant entre le consommateur et sa ressource est à l'origine de la théorie de la quête optimale de nourriture. Une prémisse importante à cette théorie veut que les comportements alimentaires qui maximisent le gain net d'énergie confèrent un avantage sélectif pour l'organisme (voir Hughes, 1980, pour une revue). Dans le milieu marin, principalement dans la zone intertidale, les contraintes importantes causées par l'alternance des marées peuvent potentiellement modifier les prédictions découlant de

cette théorie. Les organismes herbivores sensibles à ces perturbations auraient avantage à minimiser le temps passé à la quête de nourriture, plutôt que de maximiser le gain d'énergie (Emlen, 1966 ; Schoener, 1971 ; Vadas, 1985).

C'est dans ce contexte théorique que nous avons établi un protocole expérimental visant à quantifier les variations temporelles du taux de broutage d'un gastéropode au cours d'une série continue de huit jours. Pour cette étude, nous avons retenu *Littorina saxatilis* comme organisme brouteur, d'une part à cause de sa forte densité sur les substrats rocheux de l'estuaire maritime du Saint-Laurent et, d'autre part, parce que son alimentation repose en grande partie sur cette ressource épilithique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail expérimental a été réalisé à Pointe Mitis, sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec, Canada). La marée y est de type semi-diurne, avec une amplitude maximale de 4 m ; la salinité varie entre 22 et 28. Des collecteurs verticaux pivotants (Bourget et Lacroix, 1971) modifiés pour les besoins de l'expérimentation (Lamontagne *et al.*, 1986), ont été installés dans l'étage médiolittoral pour des fins de colonisation par la microflore benthique. Chacun de ces dispositifs était notamment constitué d'un panneau de bois dont chaque face était recouverte de 350 tuiles de céramique non émaillée ($2,3 \times 2,3 \text{ cm}$). Après cinq semaines de colonisation, les différentes tuiles représentaient autant de surfaces-échantillons comparables à l'intérieur d'un même panneau. La microflore ainsi développée a constitué la ressource alimentaire des gastéropodes. Les organismes brouteurs, *Littorina saxatilis*, récoltés sur les rochers intertidaux, ont été pour leur part, isolés dans un bassin où l'eau de mer était continuellement renouvelée. Les conditions de température, de salinité ainsi que les états de marée respectaient les conditions naturelles du milieu. De plus, pour éviter un jeûne artificiel au cours de la période d'isolement, des cailloux recouverts de microflore ont été ajoutés dans le bassin.

EXPÉRIMENTATION

Les expériences de broutage ont été réalisées dans des enclos de Plexiglas ($28,5 \text{ cm}$ de côté \times $7,5 \text{ cm}$ de hauteur) divisés en vingt-cinq cases de 5 cm de côté. Un couvercle

recouvrait le tout de façon à rendre le dispositif étanche. Au moment des expérimentations, quarante-quatre tuiles étaient prélevées aléatoirement sur un même collecteur et introduites dans vingt-deux cases différentes, à raison de deux tuiles par case. Dans dix de ces cases, sept littorines de taille moyenne (4-7 mm) étaient ajoutées alors que les dix autres cases furent utilisées comme témoins (sans broutage). Le nombre de sept littorines a été préalablement établi pour éviter une limitation par la nourriture. Deux cases, enfin, l'une expérimentale et l'autre témoin, ont servi pour fins d'observation au microscope électronique à balayage. Dans chacune de ces vingt-deux cases, on ajoutait ou non, selon l'état de marée, 120 ml d'eau de mer filtrée. Comme le protocole visait à évaluer le broutage en fonction du rythme de la marée, la présence ou l'absence d'eau dans les dispositifs fut synchronisée avec l'état de marée dans le milieu naturel. Les dispositifs étaient alors placés dans un bassin à l'extérieur, où de l'eau de mer en provenance du site d'échantillonnage était continuellement renouvelée, afin de maintenir une température voisine de celle du milieu naturel.

Après deux heures d'expérimentation, toutes les tuiles ont été retirées du dispositif et soigneusement brossées. La microflore ainsi récoltée a été remise en suspension dans 200 ml d'eau de mer filtrée. Une aliquote de 50 ml a été alors prélevée et filtrée (papier Whatman GF/C 0,47 μm), puis congelée à l'abri de la lumière. La chlorophylle *a* a été ultérieurement extraite et utilisée comme indice de biomasse broyée. Les tuiles réservées pour l'examen microscopique ont été pour leur part fixées dans le glutéraldéhyde 4 % et déshydratées dans trois bassins successifs d'éthanol de 30, 50 et 80 %.

Ce protocole a été répété en continu durant huit jours à des intervalles de 2 heures. La série de huit jours chevauchait une période de vive-eau (de 8:00 le 30 juin à 2:00 le 5 juillet, HAE) et une période de morte-eau (de 4:00 le 5 juillet à 8:00 le 8 juillet, HAE). L'amplitude des marées, la température et la salinité ont été enregistrées durant toute la durée de l'expérimentation, à l'aide d'un marégraphe et d'un thermosalinographe Aanderaa. L'intensité lumineuse ambiante a été mesurée au moyen d'une sonde photométrique (modèle QSP par Biospherical). L'intervalle de mesure pour les données physiques était de 10 minutes.

Une deuxième série d'expériences du même type a été réalisée durant une période de vive-eau, mais pour une plus courte durée, soit du 12 au 15 juillet. Tout en respectant le même protocole, nous avons inversé cette fois dans nos dispositifs, le rythme naturel des marées, en termes de présence ou d'absence d'eau. Dans une troisième série d'expériences (du 16 au 19 juillet), nous avons inversé le rythme circadien en utilisant au cours de la phase lumineuse naturelle des cages opaques.

ANALYSE DU MATÉRIEL

L'extraction de la chlorophylle *a* a été faite selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963) ; 1920 valeurs ont ainsi été obtenues pour la série de huit jours. Les expériences ayant

toutes été faites en dix réplicats, des moyennes ont été calculées réduisant ainsi ce nombre initial à 192. Les équations révisées de Strickland et Parsons (1972) ont été utilisées pour le calcul de la quantité de chlorophylle *a*. On a ainsi obtenu 96 données de chlorophylle *a* présente sur les tuiles témoins (CHLT) et 96 sur les tuiles broyées (CHLB). La détermination de la biomasse réellement broyée (BRO) s'est faite par la soustraction de la chlorophylle *a* témoin (CHLT) de la concentration de la chlorophylle *a* après le broutage (CHLB). Pour rendre la quantité de biomasse broyée indépendante de la concentration initiale de chlorophylle *a* présente sur les tuiles, chaque concentration de chlorophylle correspondant à la quantité broyée a été normalisée par la chlorophylle *a* témoin (TBRO). Les variables biologiques CHLT, CHLB, BRO et TBRO sont exprimées en $\text{mg chl } a \cdot \text{m}^{-2}$. La variable PBRO est exprimée en pourcentage.

ANALYSE DES DONNÉES

Pour respecter la condition de normalité qu'exigent les tests statistiques paramétriques, la variable PBRO a subi, lorsque nécessaire, une transformation arcsinus du type :

$$p' = \arcsin(p)^{1/2} \text{ (Zar, 1984)}$$

où p correspond à la variable PBRO.

L'analyse de corrélation croisée, de même que l'analyse spectrale, exigent que la tendance soit préalablement retirée des séries temporelles avant l'analyse. Lorsque ce fut nécessaire, les tendances dans les séries furent isolées en ajustant les fonctions linéaires du temps aux données brutes. Les séries stationnalisées furent obtenues en soustrayant les tendances des données brutes. Pour l'analyse spectrale, une moyenne mobile pondérée de 3×3 fut utilisée pour filtrer la variabilité à haute fréquence (bruit) dans la série et par le fait même, accentuer les fluctuations à fréquence intermédiaire. La forme mathématique du filtre appliqué aux séries était :

$$F_t = (0,5 V_{t-1} + V_t + 0,5 V_{t+1}) / 2 \quad \text{pour } t = 2,4,\dots,190$$

$$F_0 = (V_0 + 0,5 V_2) / 1,5 \quad \text{pour } t = 0$$

$$F_{192} = (0,5 V_{190} + V_{192}) / 1,5 \quad \text{pour } t = 192$$

où F_t et V_t sont respectivement les valeurs filtrées et les valeurs originales de la variable PBRO au temps t . L'utilisation d'une moyenne mobile impaire est justifiée par le fait que le point médian de la période couverte, correspond dans le temps, à une valeur observée. Cette méthode nous permet donc de conserver la symétrie de la série (Kendall *et al.*, 1983). La pondération de la moyenne mobile a pour but de donner plus de poids à la valeur médiane et d'obtenir ainsi un lissage léger n'atténuant que le bruit à haute fréquence. Un spectre de variance a donc été calculé sur la série filtrée et stationnalisée de PBRO.

L'analyse des expériences d'inversion des cycles naturels, circadiens et tidaux, s'est réalisée à l'aide d'une analyse de variance à un facteur, de type I, suivie de tests de comparaisons multiples de type Newman et Keuls (Zar, 1984).

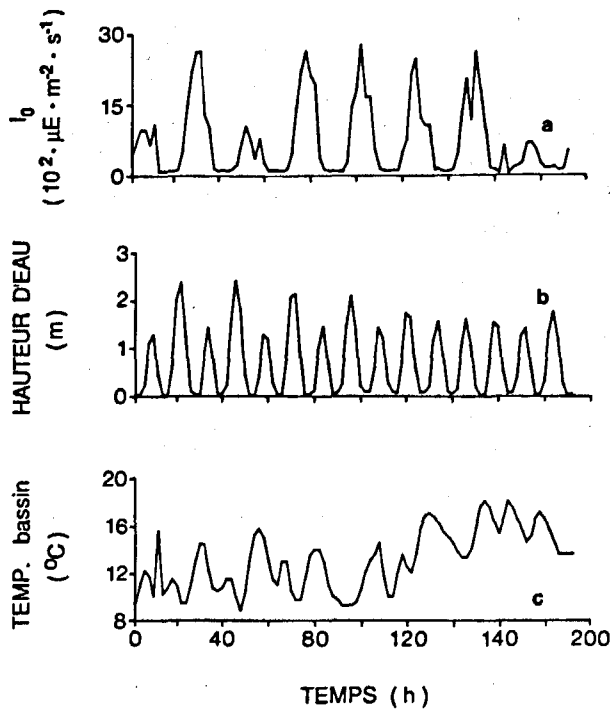


Figure 1

Séries temporelles des variables physiques enregistrées à Pointe-Mitis dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, du 30 juin au 8 juillet 1984. I_0 : lumière ambiante (a); hauteur d'eau dans la zone intertidale (b); température dans le bassin expérimental (c).

Time series of the physical variables recorded near Pointe-Mitis in the lower part of the St. Lawrence estuary from 30 June to 8 July 1984. I_0 : ambient light intensity (a); water height in the intertidal zone (b); temperature in the experimental tank (c).

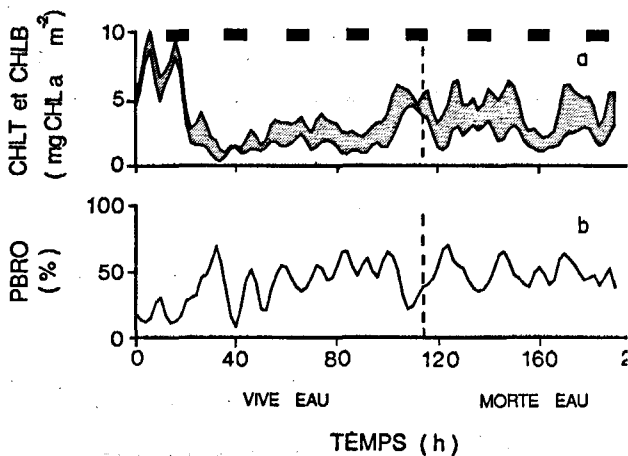


Figure 2

Séries temporelles des variables biologiques. La courbe supérieure en (a) représente les variations de l'indice de biomasse avant le broutage (CHLT), et la courbe inférieure, les variations de l'indice de biomasse après la période de broutage (CHLB). La zone ombragée représente la quantité de biomasse broutée. Les rectangles noirs indiquent les périodes d'obscurité. La courbe en (b) représente les variations du pourcentage de la biomasse broutée. Le trait vertical pointillé indique la fin de la vive-eau et le début de la période de morte-eau.

Time series of the biological variables. The upper series in (a) represent the variations of biomass index for control (CHLT); the lower series, the variations of biomass index after two hours of grazing (CHLB). The shaded region represents the quantity of biomass ingested. Heavy horizontal bars indicate darkness. The series in (b) show the percentage of biomass grazed. The vertical dashed line represents the end of spring tide and the beginning of neap tide period.

RÉSULTATS

Variables environnementales

L'intensité lumineuse ambiante a varié au cours de la période d'échantillonnage entre $2800 \mu E m^{-2} s^{-1}$ pour une journée ensoleillée et $800 \mu E m^{-2} s^{-1}$ pour une journée nuageuse (fig. 1 a). L'expérimentation a débuté au cours d'une période de vive-eau alors que l'amplitude des marées était la plus forte, du temps t_0 au temps t_{114} (fig. 1 b). La suite de la série, soit du temps t_{116} au temps t_{192} , se déroule en période de morte-eau. Les valeurs nulles régulièrement observées dans la série correspondent au moment où le marégraphe émergeait à basse mer, ayant été installé au même niveau que les collecteurs. La figure 1 c représente la température enregistrée dans le bassin expérimental.

Ressource

Après un mois de colonisation, la microflore développée sur les tuiles était essentiellement constituée de diatomées pennales (80 % de la biomasse totale) dont, parmi les plus communes, *Achnanthes groenlandica*, *Fragilaria striatula*, *Cocconeis costata*, *Gomphonema kamtchaticum*, *Navicula* spp. et *Synedra fasciculata* var. *truncata*. Il faut noter également la présence de chlorophycee appartenant aux genres *Urospora* et *Ulothrix*, lesquelles constituaient environ 20 % de la biomasse totale.

Variabilité à moyen terme du broutage

La figure 2 représente l'activité de broutage de *Littorina saxatilis* durant la première série d'expérimentations. Les variations de la quantité de chlorophylle a sur les tuiles témoins (CHLT) apparaissent à la courbe supérieure de la figure 2 a. La courbe inférieure représente la quantité de chlorophylle a résiduelle après le broutage (CHLB), la partie ombragée est donc la quantité de chlorophylle a ingérée pendant deux heures par les littorines. La série tracée à la figure 2 b montre l'indice de broutage normalisé par la concentration de chlorophylle a témoin, ici représenté sous forme de pourcentage. L'activité de broutage identifiée par la variable PBRO (transformée arcsinus), malgré des moyennes qui ne sont pas significativement différentes ($\bar{x}_1 = 38,7$; $\bar{x}_2 = 45,0$; $t = -0,388$; $p > 0,05$; t de Behrens-Fisher) présente une variabilité nettement plus élevée en vive-eau qu'en morte-eau ($s_1^2 = 177,6$; $s_2^2 = 84,1$; $p < 0,01$).

Variabilité circadienne et tidale du broutage

En plus de ces tendances semi-mensuelles, l'activité de broutage présente des rythmes de plus courtes périodes. L'analyse spectrale a été utilisée pour isoler les périodes dominantes et quantifier la variance associée à ces périodes. Le spectre de variance lissé a été calculé pour l'ensemble de la série. La majeure partie de la variabilité était concentrée autour d'une fréquence de 0,042 cycle par heure (cph), ce qui correspond à une période de 24 h (fig. 3). Un rythme secondaire dans la variance de PBRO a également été

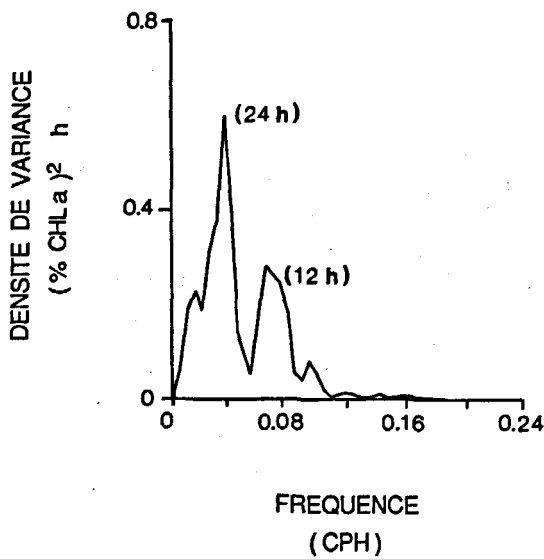


Figure 3
Spectre de variance du pourcentage de biomasse broutée (PBRO).
Variance spectra of PBRO for the complete series.

détecté à une fréquence de 0,083 cph, soit une période de 12 h, fréquence la plus rapprochée de celle de la marée (0,080 cph) détectée par notre analyse. Les fluctuations à court terme du taux de broutage de *L. saxatilis* semblent donc dominées par un rythme circadien (jour/nuit) auquel se superpose un rythme secondaire circatidal (immersion/émersion).

Contrôle environnemental du taux de broutage

La fonction de corrélation croisée calculée entre PBRO et l'intensité lumineuse ambiante (I_0) révèle une covariabilité positive entre ces deux dernières variables (fig. 4 a). Quoique moins bien définie que dans le cas précédent, la fonction de corrélation croisée entre PBRO et la hauteur d'eau suggère, cette fois, une covariabilité semi-diurne entre les deux séries accusant un retard de 2 h (fig. 4 b). En résumé, le taux de broutage apparaît maximal 2 h après la marée haute et minimal à basse mer durant l'exondation.

Selon les résultats observés, le taux de broutage des littorines semble synchronisé avec la période d'éclairement. En effet le test de comparaisons multiples révèle un taux de broutage plus élevé le jour que la nuit. L'inversion du cycle naturel circadien modifie le taux de broutage des littorines. Si l'on compare le taux de broutage mesuré le jour en conditions naturelles avec celui mesuré en conditions de nuit simulée, on observe une nette diminution du taux de broutage en absence de lumière. Toutefois, cette différence n'est pas significative (tab. 1). Aucune différence significative n'a été mesurée entre le taux de broutage en conditions de nuit simulée et le taux de broutage mesuré la nuit en conditions naturelles (tab. 1).

L'inversion du cycle naturel des marées provoque un changement immédiat dans le taux de broutage. Lorsque, en conditions de marée basse naturelle, on simule une période

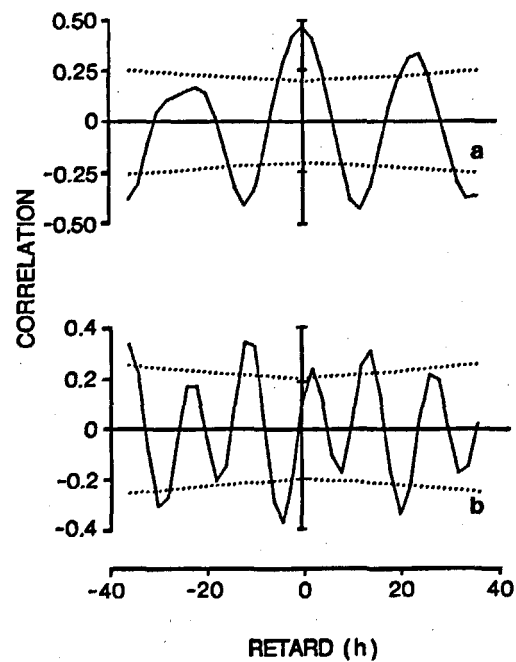


Figure 4
Fonctions de corrélation croisée entre PBRO et l'intensité lumineuse incidente, I_0 (a), et PBRO et la hauteur d'eau (b), calculées sur les séries complètes. Les lignes pointillées marquent les seuils de significativité à $\alpha = 0,05$.

Cross-correlation functions between PBRO and light intensity (a), and PBRO and water height (b), both calculated on the complete series. Dashed lines mark the 5% significance thresholds.

de marée haute, les littorines augmentent significativement leur taux de broutage (tab. 2). On ne trouve pas de différence significative entre le taux de broutage mesuré en conditions de marée basse simulée et celui mesuré en conditions d'exondation naturelle (tab. 2).

Tableau 1

Littorina saxatilis. Analyse de variance des effets de la lumière sur le taux de broutage en condition de marée de morte-eau. Les moyennes qui ne diffèrent pas significativement sont regroupées sous un même trait (test SNK ; $\alpha = 0,05$).

Littorina saxatilis. Variance analysis of the effect of light on grazing rate during neap tide. Means not significantly different were grouped under the same vertical bar (SNK test; $\alpha = 0,05$).

Anova			
Sources de variation	SC	dl	F
Éclairement	0,16	2	3,41*
Erreur	1,39	60	
* $p < 0,05$			
Comparaisons multiples			
Échantillons	\bar{x}	s_x	n
Jour	0,54	0,14	22
Nuit ^a	0,45	0,17	24
Nuit	0,43	0,13	17
a = simulation			

Tableau 2

Littorina saxatilis. Analyse de variance des effets de la marée sur le taux de broutage en conditions de marée de vive-eau. Les moyennes qui ne diffèrent pas significativement sont regroupées sous un même trait (test SNK ; $\alpha = 0,05$).

Littorina saxatilis. Variance analysis of the effect of water level on grazing rate during spring tide. Means not significantly different were grouped under the same vertical bar (SNK test; $\alpha = 0.05$).

Anova			
Sources de variation	SC	dl	F
État de marée	0,83	3	7,57***
Erreur	2,83	77	
*** p < 0,001			
Comparaisons multiples			
Échantillons	\bar{x}	s_x	n
Immersion ^s	0,63	0,14	12
Immersion	0,46	0,19	29
Émersion	0,34	0,22	28
Émersion ^s	0,33	0,17	12
s = simulation			

DISCUSSION

Les stratégies de broutage observées en laboratoire au cours de cette série temporelle de huit jours suggèrent que le temps accordé par *Littorina saxatilis* à l'ingestion de nourriture ne s'étale pas de façon continue au cours d'un cycle de 24 heures. Les résultats présentent deux périodes dominantes. La première, de 24 heures, est en phase positive avec l'éclairement. A cette première période, se superpose une période secondaire de 12 heures qui est en phase positive avec la hauteur d'eau. Les organismes herbivores, adaptés à des environnements périodiquement modifiés par l'alternance des marées, semblent concentrer leurs activités nutritionnelles autour des fréquences caractéristiques du milieu (Newell *et al.*, 1971 ; Hartnoll et Wright, 1977 ; Hamilton, 1977 ; Hirano, 1979 ; Branch, 1981). Il est intéressant de s'interroger sur les raisons qui ont favorisé ces comportements rythmiques d'alimentation.

La théorie de la quête optimale de nourriture a pour but de prédire principalement comment un prédateur sélectionnera sa ressource dans des circonstances données (voir Hughes, 1980, pour une revue). Les différentes stratégies visant à optimiser cette quête de nourriture doivent être considérées comme étant une balance entre le gain net d'énergie par unité de temps, lequel dépend à la fois de la disponibilité des proies et de leur valeur énergétique, et la pression de prédation subie par l'animal au moment de son alimentation. Dans la zone littorale, la biomasse photosynthétique disponible sur les substrats est principalement régie par des processus stochastiques. En effet, la strate algale productive est sujette à l'abrasion intensive par les vagues au cours des tempêtes, principalement en vive-eau, ce qui entraîne une diminution extrêmement rapide de la biomasse algale (Baillie et Welsh, 1980 ; Riaux, 1983 ; Admiraal,

1984 ; Lamontagne *et al.*, 1986). On peut donc présumer qu'il serait avantageux pour un organisme dont la diète se compose principalement de cette ressource, compte tenu de la pauvreté ponctuelle du substrat, de favoriser, d'une part, une prise alimentaire peu sélective en terme d'espèces (Vadas, 1985 ; Hughes, 1980) et, d'autre part, un taux de broutage maximal de la biomasse disponible.

Selon les observations faites au microscope électronique à balayage sur des surfaces-échantillons broutées, les gastéropodes étudiés ne semblent pas présenter de préférence, si l'on exclut les chlorophycées filamenteuses, catégorie d'algues généralement peu broutées (Nicotri, 1977). Par contre, l'idée d'un broutage optimal de la biomasse devrait impliquer un renouvellement libre de la ressource au cours de la phase lumineuse (McAllister, 1969), la pression de broutage devant être idéalement en phase avec la division cellulaire se produisant la nuit. Or, les résultats obtenus ici, quant aux variations temporelles du taux broutage, ne semblent pas supporter cette hypothèse. En effet, l'activité de broutage de *L. saxatilis* est concentrée principalement le jour, alors qu'au cours des périodes d'obscurité, l'alimentation est considérablement réduite. De plus, selon une étude de production primaire réalisée sur ce type de communauté algale (Lamontagne *et al.*, 1989), la coïncidence temporelle entre le taux de production photosynthétique et le taux de broutage s'établit non seulement à l'échelle circadienne, mais également à l'échelle circatidale, ces derniers étant en phase avec la marée haute. En résumé, les stratégies de broutage développées par *L. saxatilis* ne sembleraient pas, *a priori*, supporter l'hypothèse d'un équilibre entre la consommation et le renouvellement de la ressource comme le proposait Kerfoot (1970) pour expliquer les migrations du zooplancton.

Ces dernières observations nous permettent d'abord de supposer que la disponibilité de la ressource dans ces milieux intertidaux, malgré la remise en suspension sporadique d'une partie importante de la microflore, dépasserait vraisemblablement la capacité de consommation des herbivores. L'impact du broutage sur la biomasse épilithique ne serait donc pas suffisant pour forcer une stratégie de broutage nocturne telle que celle observée chez les communautés zooplanctoniques. Par ailleurs, les contraintes physiques que subissent les communautés intertidales herbivores, dues aux périodes d'exondation, pourraient forcer significativement les réponses comportementales. En effet, pour échapper à la dessiccation périodique, ce qui dans ce contexte théorique de la quête optimale de nourriture, peut être considéré au même titre que la prédation, les organismes herbivores vulnérables à ce stress ont avantage à concentrer leurs activités de broutage aux cours des périodes d'inondation. De plus, selon les expériences d'inversion de marée réalisées au cours de cette étude, il semble que ce signal serait immédiatement reconnu, les littorines diminuant considérablement leur taux de broutage en absence d'eau.

Les comportements d'alimentation observés dans des milieux particuliers, telles les zones intertidales, peu-

vent diverger de ceux prédits comme optimaux. Les pressions environnementales imposées aux organismes pourraient expliquer, en partie du moins, cette divergence. Il n'est donc pas étonnant de constater que les stratégies développées pour la quête de nourriture soient, pour les organismes intertidaux, significativement modulées par la marée. Dans un tel contexte, il serait intéressant d'étudier en milieu naturel la valeur adaptative d'un rythme circadien de broutage comme celui observé au cours de cette étude.

RÉFÉRENCES

- Admiraal W.** (1984). The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms, in: *Progress in phycological research*, 3, F.E. Round et D.J. Chapman, éditeurs. Biopress, Bristol, 269-322.
- Baillie P.W. et B.L. Welsh** (1980). The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 10, 165-180.
- Bourget E. et G. Lacroix** (1971). Two durable epifaunal collectors. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28, 1205-1207.
- Branch G.M.** (1981). The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, 19, 235-380.
- Colijn F. et V.N. de Jonge** (1984). Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 14, 185-196.
- Dayton P.K.** (1975). Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.*, 45, 137-159.
- Emlen J.M.** (1966). The role of time and energy in food preference. *Am. Naturalist*, 100, 611-617.
- Hamilton P.V.** (1977). Daily movements and visual location of plant stems by *Littorina irrorata* (Mollusca, Gastropoda). *Mar. Behav. Physiol.*, 4, 293-304.
- Hartnoll R.G. et J.R. Wright** (1977). Foraging movements and homing in the limpet *Patella vulgata*. *Anim. Behav.*, 25, 806-810.
- Hirano Y.** (1979). Studies on activity pattern of the patellid *Cellanotoreuma* (Reeve). *J. expl mar. Biol. Ecol.*, 40, 137-148.
- Hughes R.N.** (1980). Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, 18, 423-481.
- Kendall M., A. Stuart et J.K. Ord** (1983). *The advanced theory of statistics*. Vol. 3, Hafner, New York, 780 pp.
- Kerfoot W.B.** (1970). Bioenergetics of vertical migration. *Am. Naturalist*, 104, 526-546.
- Lamontagne I., A. Cardinal et L. Fortier** (1986). Intertidal microalgal production and the auxiliary energy of the tides. *Mar. Biol.*, 91, 409-419.
- Lamontagne I., A. Cardinal et L. Fortier** (1989). Environmental forcing versus endogenous control of photosynthesis in intertidal epilithic microalgae. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 51, 177-187.
- Lukatelich R.J. et A.J. McComb** (1986). Distribution and abundance of benthic microalgae in a shallow southwestern Australian estuarine system. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 27, 287-297.
- McAllister C.D.** (1969). Aspect of estimating zooplankton production from phytoplankton production. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 26, 199-220.
- Menge B.A.** (1977). Ecological implications of patterns of rocky intertidal community structure and behavior along an environmental gradient, in: *Joint US-URSS Symposium on ecology of fouling communities*, J.P. Costlow, éditeur. Duke University Marine Laboratory, 155-180.
- Newell N.C., V.I. Pye et M. Ahsanullah** (1971). Factors affecting the feeding rate of the winkle *Littorina littorea*. *Mar. Biol.*, 9, 138-144.
- Nicotri M.E.** (1977). Grazing effects of four marine intertidal herbivores on the microflora. *Ecology*, 58, 1020-1032.
- Petratits P.S.** (1983). Grazing patterns of the periwinkle and their effects on sessile intertidal organisms. *Ecology*, 58, 1020-1032.
- Plante-Cuny R. et R. Plante** (1986). Benthic marine diatoms as food for benthic marine animals, in: *Proceedings of the 8th International Diatom Symposium*, M. Ricard et O. Koeltz, éditeurs. Koenigstein, 525-536.
- Revsbech N.P., B.B. Jorgensen, T.H. Blackburn et Y. Cohen** (1983). Microelectrode studies of the photosynthesis and O₂, H₂S and pH profiles of a microbial mat. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 1062-1074.
- Riaux C.** (1983). Microphytes de l'interface eau-sédiment dans une ria de Bretagne Nord: peuplements, biomasse, production, cycle annuel, variabilité à court terme. *Thèse de Doctorat ès sciences, Université Pierre et Marie Curie, Paris*, 299 pp.
- Schoener T.W.** (1971). Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 369-404.
- Shaffer G.P. et M.J. Sullivan** (1988). Water column productivity attributable to displaced benthic diatoms in well-mixed shallow estuaries. *J. Phycol.*, 24, 132-140.
- Strickland J.D. et T.R. Parsons** (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167, 1-310.
- Underwood A.J. et P. Jernakoff** (1981). Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community. *Oecologia*, 48, 221-233.
- Vadas R.L.** (1985). Herbivory, in: *Handbook of phycological methods. Ecological field methods: macroalgae*, M.M. Littler et D.S. Littler, éditeurs. Cambridge University Press, 531-572.
- Yentsch C.S. et D.W. Menzel** (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10, 221-231.
- Zar J.H.** (1984). *Biostatistical analysis*. 2nd edition, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.

Remerciements

Nous tenons à adresser nos remerciements aux organismes suivants, dont les contributions financières ont permis la réalisation de ce travail: le Conseil des Recherches en Sciences naturelles et en Génie du Canada, le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche du Québec, le Ministère de la Recherche Scientifique de la République de Côte d'Ivoire, le Centre International d'Exploitation des Océans et le Ministère des Pêches et Océans du Canada.