

Université de La Rochelle

Thèse présentée pour l'obtention du grade de

DOCTEUR en
OCEANOGRAPHIE BIOLOGIQUE et ENVIRONNEMENT MARIN

par

Delphine DEGREGRE

Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon :

Dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants

Soutenue à La Rochelle le 28 septembre 2006

Membres du Jury :

Mr Guy BACHELET, Directeur de Recherches CNRS	Rapporteur
Mr Pierre CHARDY, Professeur	Rapporteur
Mr Gérard BLANCHARD, Professeur	Examineur
Mr Jean-Marie BOUTIN, Responsable CNERA Avifaune Migratrice, ONCFS	Examineur
Mme Nathalie NIQUIL, Maître de Conférences, HDR	Examinatrice
Mr Pierre-Guy SAURIAU, Chargé de Recherches CNRS	Directeur de thèse
Mr Emmanuel JOYEUX, Conservateur de la Réserve Naturelle, ONCFS	Invité

Remerciements

Remerciements

A messieurs et madame les membres du jury

Mes plus sincères remerciements vont à tous les membres du Jury, tout d'abord aux rapporteurs qui ont accepté d'évaluer mon travail : Mr Guy BACHELET, Directeur de Recherches au CNRS à Arcachon, et Mr Pierre CHARDY, Professeur à l'Université de Bordeaux 1, et ensuite aux examinateurs qui m'ont soutenu dans cette fin de parcours difficile : Mr Gérard BLANCHARD, Professeur à l'Université de La Rochelle, et Mme Nathalie NIQUIL, Maître de conférences HDR à l'Université de La Rochelle. Pour son implication en tant que troisième examinateur et responsable de l'ONCFS CNERA Avifaune Migratrice et pour son grand soutien à distance tout au long la thèse, je tiens à remercier Mr Jean-Marie BOUTIN. Je me dois également de remercier mon Directeur de thèse, Mr Pierre-Guy SAURIAU, Chargé de Recherches au CNRS, pour la confiance qu'il m'a accordée et pour ses enseignements scientifiques. Merci également à Mr Emmanuel JOYEUX, membre invité de ce jury, pour m'avoir si souvent chaleureusement accueillie dans la Réserve Naturelle de la baie de l'Aiguillon et pour tout son soutien logistique.

Financement et encadrement de la thèse

Initié par Jean-Luc TESSON, Directeur de la Réserve Naturelle, puis suivi par Dominique ARIBERT, déléguée régionale de l'ONCFS, le projet de thèse a reçu le soutien financier de **l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage** par le biais d'une indemnité de stage renouvelée pendant trois ans à la demande de Jean-Marie Boutin (CNERA Avifaune Migratrice). Elle a été réalisée au **CREMA l'Houmeau** (Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins Anthropisés, ancienne Unité Mixte de Recherche CNRS-IFREMER dirigée par Patrick Gentien et nouvelle Unité Mixte de Recherche CNRS-IFREMER-Université de La Rochelle dirigée par G. Blanchard : CRELA, Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Littoraux Anthropisés) et a reçu le soutien logistique de cet établissement. Le travail scientifique a été encadré par Pierre-Guy Sauriau, mais aussi par Emmanuel Joyeux et Francis Meunier, pour l'étude des limicoles et par Nathalie Niquil, pour la modélisation du réseau trophique.

Un travail d'équipe !

Collaborations à l'analyse des paramètres bio-sédimentaires

Les **campagnes en mer** ont pu se réaliser grâce au financement du Syndicat Mixte du Parc Interrégional du Marais Poitevin (convention d'étude SMIP-CNRS n° 780938 & avenant n° 024279). Elles ont été effectuées à bord de la barge mytilicole de Mr Teddy Pineau, avec l'aide de son équipage et de James Grizon. Les manipulations de la benne ont été effectuées par Pierre-Guy Sauriau et Denis Fichet, celles du carottier par Philippe Pineau et Françoise Mornet. Ont également participé ponctuellement aux campagnes « Aiguillon 2002 » : Eric Armynot-du-Chatelet, Thierry Guyot, Delphine Leguerrier, Nathalie Malet, Francis Meunier, Francis Orvain, Jacques Pigeot et Carole Pinet. *Merci à tous pour votre précieuse aide à bord (et votre soutien aux malades ... dont j'ai parfois malheureusement fait partie !).*

Ces campagnes « Aiguillon 2002 » m'ont également permis d'initier des **collaborations** sur de nouvelles problématiques scientifiques : notamment, 1- avec Denis Fichet (MC Université de La Rochelle), sur la distribution de la méiofaune et des métaux lourds des sédiments de l'anse de l'Aiguillon, 2- avec Eric Armynot-du-Chatelet (Dr Université d'Angers), sur la distribution des foraminifères et la teneur en carbonates des sédiments, et 3- avec Annick Derrien (DEL La Rochelle), sur la contamination par des bactéries fécales des sédiments (prélèvements effectués mensuellement lors de mon suivi en trois stations de l'anse de l'Aiguillon). La collaboration avec Eric Armynot-du-Chatelet a donné lieu à une publication parue dans *Comptes Rendus de Palévol* et d'une publication en cours d'écriture.

Si j'ai pu effectuer la plupart des **analyses bio-sédimentaires**, j'ai été en partie aidée par Martine Breret (technicienne CRELA) pour les mesures par fluorimétrie. En outre, les analyses de la granulométrie ont été effectuées par Pierre-Guy Sauriau, après préparation par Jean-Baptiste Tribondeau, et sur les conseils de A. Sylvestre à l'université d'Angers, pour la granulométrie laser et par Vincent Bouchet pour la granulométrie sur tamis (Chapitre 3).

Collaborations à l'étude de la macrofaune benthique

De nombreux stagiaires se sont succédés à mes côtés pour le **pré-tri des cartographies de la macrofaune benthique** (Chapitre 4) : Stéphanie Auriche, Bertrand Barriteau, Vincent Bouchet, David Chantereau, Richard Douhet, David Portejoie, Lénia Quintard et Guillaume Travers. *Merci à tous pour ces longues semaines passées ensemble (aihi aiho, on s'remet au boulot !). Que de belles rencontres !* Il me faut également remercier très chaleureusement Brice Dubois, Lénia Quintard et Pierre-Guy Sauriau pour leur travail de détermination des polychètes et des crustacés (dont la liste des espèces se trouve en Annexe).

L'échantillonnage mensuel de la macrofaune benthique des stations de Luçon et l'Aiguillon n'aurait pu se faire sans l'aide du pilote IFREMER James Grizon. Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont donné une ou plusieurs journées de leur temps pour m'accompagner sur le terrain, vous avez été nombreux et je crois avoir épuisé de nombreuses bonnes volontés ! *Désolée !!! Mention spéciale à Didier Leguay qui a bravé la tornade et la grêle (on a eu très chaud ! au sens figuré) ... et à Céline Silva qui a suffoqué pendant la canicule (on a eu très chaud ! au sens propre)...* Le travail de **tamisage**, long et fastidieux, passait pour une partie de plaisir avec mes courageuses techniciennes presque toujours fidèles au poste : Martine Breret, Lucette Joassard et Françoise Mornet. *Mille mercis Mesdames, vous êtes adorables !!! Le marais me manque et vous aussi...*

Pour l'analyse de la **dynamique des populations** de bivalves et de leur répartition verticale (Chapitre 5), j'ai encadré trois stagiaires : Vincent Bouchet, Thomas Lacoue-Labarthe et Carole Pinet. *Merci à vous, je suis heureuse de vous avoir fait partager la passion du Lavagnon !!! Et bonne chance dans vos carrières scientifiques les garçons !*

Collaborations à l'étude de la répartition des limicoles

Les **comptages mensuels** des limicoles et l'étude de leur répartition à marée basse (initiée au début de ma thèse) ont été entièrement dirigés par les gestionnaires de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon : Emmanuel Joyeux (ONCFS) et Francis Meunier (LPO). Ils ont été aidés dans leur tâche par de nombreux stagiaires et des techniciens de l'ONCFS (*Merci à ces passionnés des limicoles et de leur site d'accueil !*). Les résultats des chapitres 5 et 6 sont issus de ces comptages. Je tiens également à remercier ici les étudiants LUP-SIG (L. Paradis et M. Mirlyaz) pour le développement de la base SIG, et plus encore Guillaume Ogereau pour nos brain-stormings sur le traitement des cartographies (*un passionné parmi les passionnés, à qui je souhaite bon vent !*).

Collaborations à l'analyse isotopique du réseau trophique

Dans le Chapitre 7, je me suis initiée aux plaisirs des « boulettes », non pas aux « bourdes » mais au pliage des capsules d'étain ! Je tiens à remercier chaleureusement Gaël Guillou pour ses conseils et pour **l'analyse des échantillons**.

Avant de pouvoir analyser les rapports isotopiques du carbone et de l'azote sur des échantillons de limicoles, un véritable parcours du combattant a dû être réalisé et je tiens tout particulièrement à remercier Emmanuel Joyeux et Francis Meunier pour leur soutien sans faille. *Vous avez remué ciel et vase pour que les **captures de limicoles** puissent se réaliser, merci.* Une autorisation de capture et de prélèvement de plumes et de sang sur cinq espèces de limicoles à des fins scientifiques a été délivrée à E. Joyeux le 04/06/03 par arrêté préfectoral 03/DDAF/232. Nous n'avons pu capturer que 24 individus en hivernage (*en 14 nuits de captures !!!!!*) mais c'était déjà beaucoup ! Et surtout beaucoup d'effort et de courage pour tous ceux qui ont passé quelques nuits à attendre la remontée des limicoles vers les reposoirs. Un IMMENSE merci à Frédéric Levé, Sylvain Haie et Guillaume Ogereau, qui ont investi

beaucoup de temps, d'énergie et d'intuition dans ces captures (*merci les garçons ! Vous avez eu l'œil bien averti sur le meilleur emplacement pour les filets verticaux et n'avez jamais perdu votre humour pendant les nuits sans lune !!!!*). Je tiens également à remercier Jean-Marie Boutin et Hervé Lormée et toute l'équipe de l'ONCFS de Chizé, qui m'ont appris les managements des filets et des aiguilles (*pov'zoziaux !*), ainsi que l'équipe de Chanteloup et Bertrand Trolliet pour le prêt du matériel. Mes chaleureux remerciements vont aux techniciens de l'ONCFS André François et Thierry Dodin (*et à leur vin chaud, si bienvenu pendant ces longues nuits froides !!*), à Jacques Marquis et Jacques Nisser, ainsi qu'à Martine Breret et surtout Nathalie Malet et Françoise Mornet pour toutes ces nuits passées dans des camions non chauffés (*vos courage remontait le mien, merci les filles !*)

Collaborations à la modélisation du réseau trophique

Le Chapitre 8 résulte d'une collaboration très étroite avec Delphine Leguerrier co-encadrée par Pierre-Guy Sauriau et Nathalie Niquil. Il est né des premiers modèles de **flux de carbone sur un mètre carré moyen de vasière intertidale couplant benthos et pélagos** développés à Brouage par Delphine (Leguerrier *et al.* 2003b, Leguerrier *et al.* 2004) et d'une discussion, toutes les deux, sur la prise en compte des fortes variations saisonnières des biomasses et des flux dans une vasière intertidale. Au cours de sa thèse, Delphine Leguerrier (2005) a adapté la méthode d'**analyse inverse afin de coupler deux modèles saisonniers à l'état stationnaire dans un système annuellement à l'équilibre**. C'est cette nouvelle méthode qui a été ici utilisée pour réaliser le premier modèle de réseau trophique dans l'anse de l'Aiguillon. Le modèle rassemble toutes les données acquises sur l'anse de l'Aiguillon durant les deux saisons (thèse de Delphine Degré), ainsi que les données issues de la littérature utilisées dans le modèle de Brouage (thèse de Delphine Leguerrier). Les résultats de ce modèle ont été comparés à ceux du modèle de réseau trophique saisonnier de Brouage dans une publication parue dans *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (Degré *et al.* 2006, ECSS 69 (1-2) : 107-124). **L'utilisation d'indices d'analyse des réseaux pour la comparaison du fonctionnement de différents réseaux trophiques**, très largement développée dans la thèse de Delphine, nous a permis de définir les propriétés émergentes de différents réseaux trophiques. Cette étude fait l'objet d'une publication en cours d'écriture. *Un ENORME merci à Delphine pour son amitié et à Nathalie pour sa patience envers une non initiée à la modélisation !*

“ Being stuck in the mud once again and trying to dig out my shoe, it occurs to me that this might not be so wrong. Yet looking up and seeing a waders fly over the Aiguillon cove and feeling the tranquil mood in an ecosystem time forgot, I wouldn't want to swap with any other place on earth”

*Modifié d'après Sabine Dittman,
“Stuck in the mud” (2002)*

À tous mes collègues, mes amis et toute ma famille

Je profite également de cette thèse pour remercier mes collègues chercheurs et enseignants-chercheurs, au **CREMA** (Pierre Richard (*très sincères remerciements pour vos corrections*), Evelyne Richard, Françoise et Jean-Paul Lagardère, Alain Bodoy et Jean-Marc Guarini entre autres), à **l'Université de La Rochelle** (Nathalie Niquil, Denis Fichet, Gilles Radenac, Florence Caurant, Pascale Garcia-Meunier, Véronique Maupin, Hélène Montanié et Anne Aubert pour les divers échanges conviviaux et surtout Gérard Blanchard et Georges Richard pour leur confiance dans mes enseignements) et à **l'Université de Rennes 1** (à Messieurs Marmonier et Lagadeuc pour leur confiance, à toute la formidable équipe d'Ecologie du Paysage dirigée par Françoise Burel (*merci à TOUS très sincèrement pour votre soutien et pour notre collaboration scientifique !*) merci aussi à Cendrine Mony, Andreas Prinzing, Vincent Pelissier et Nicolas Rossignol *pour les bons moments de stages à Paimpont !* et merci à Aude, Nadia, Agnès et Jocelyne *pour votre réconfort !!!*).

De mes **amis**, la toute première que je remercie c'est bien-entendu TOI Nathalie (*juste pour avoir toujours été là ! quelles aventures nous avons vécu ensemble !!! et combien il sera chouette de se retrouver !!!*). Merci aussi à la « bande de oufs » : Stello, Céline, Stéphane, Béa, Mélanie (*qu'elles sont loin nos soirées Guitare ...*) et quelques unes déjà citées et qui se reconnaîtront dans les « folles randonneuses » (*à quand notre prochaine expédition avec pioupiou ?*). Aux anciens thésards (Francis, Anne-Gaëlle, Pascal ...) pour l'**EXEMPLE !!!** Aux premiers EDELIENS, heureuse carrière à tous (*ce fût une très belle promo et de très belles amitiés !*) !! Et aux nouveaux thésards biensûr (François (*ton humour est roi !*), Aurélien, Eric, Fariba, Vincent, Christine...) pour nos journées et nos soirées ! Merci aussi à tous les copains de Caen (*bonne chance à tous !*). Je ne peux pas oublier de m'excuser auprès de tous mes vieux copains que j'ai délaissés pendant la thèse (Emeric, Cédric, Sèbe, Elsa, Mélanie, Floflo, Cécé, et Karine, *j'espère pouvoir faire le tour de France pour vous revoir !*).

Enfin, toute ma tendresse va à **ma famille** (à tous mes canards Boisteux partis trop tôt, à mes chers grands-parents, à mes adorables cousines Sylvie, Louise, Virginie et Coralie et à mon ti'cousin Guillaume, à Jacques et Véga, et surtout à papa, maman et Audrey). *Je vous aime et vous souhaite tout le bonheur du monde ! Parce que vous le valez bien !!!* et à Brice... *tout mon amour.*

*Je dédie ce travail à ma petite sœur, Audrey...
Je ne serai jamais le Docteur qui te soigne,
mais toujours ta grande sœur qui t'aime*

*Résumé et
Sommaire*

Résumé

L'**anse de l'Aiguillon**, mise en Réserves Naturelles en 1996 et 1999 pour son importance internationale pour l'accueil des oiseaux d'eau, est une baie macrotidale dont les peuplements benthiques étaient jusqu'à présent peu étudiés. Afin de comprendre la structure spatiale et la dynamique des principaux compartiments de son réseau trophique, deux cartographies au moment du départ (mars) et de l'arrivée (octobre) des limicoles, ainsi qu'un suivi mensuel en trois stations de la haute slikke ont été réalisés. L'homogénéité spatiale et temporelle de la granulométrie des **sédiments** et la forte saisonnalité de la salinité de l'eau interstitielle ont été mises en évidence.

La diversité des **mollusques** est faible en moyenne, mais plus élevée sur la basse slikke et le chenal de Marans. La régularité est très faible sur la haute slikke où dominent *Hydrobia ulvae* en abondance et *Scrobicularia plana* en biomasse. Différents faciès du peuplement à *Macoma balthica* se distinguent selon l'hypsométrie, le diamètre moyen des sédiments et la salinité. Le stock total de mollusques dépasse 11 000 tonnes de masse fraîche avec coquille pour les 37,45 km² de l'anse. La biomasse sèche sans cendres disponible atteint 367 tonnes en mars et 331 tonnes en octobre, dont 62 à 83 % de *S. plana*. La biomasse sèche sans cendres ingestible et profitable aux limicoles à bec court atteint 48 tonnes en mars et 105 tonnes en octobre. 27 % des biomasses en bivalves sont accessibles aux limicoles à bec court et 97 % à ceux à bec long. Les bivalves longévifs, *S. plana* et *M. balthica* ont un temps de renouvellement de 1 à 5 ans, tandis qu'*Abra tenuis* renouvelle ses populations en 5 mois. Les recrutements, étalés sur l'année pour *S. plana* et sur le printemps pour *M. balthica* et *A. tenuis*, sont marqués par de fortes éliminations en partie liées à la prédation par les **limicoles**.

Ceux-ci atteignent 41 000 individus en hivernage sur l'anse de l'Aiguillon, dont 57 % de Bécasseaux variables, qui, avec les Barges à queue noire, les Bécasseaux maubèches et les Avocettes élégantes, ont des effectifs très supérieurs au seuil d'importance internationale. La phénologie de leurs migrations est complexe avec des passages successifs ou simultanés de différentes sous-espèces. La répartition spatiale à marée basse de ces 4 espèces est significativement corrélée au diamètre moyen des sédiments et à la salinité de l'eau interstitielle du fait de l'activité alimentaire préférentielle le long des chenaux. Elle montre une variabilité saisonnière et interannuelle élevée, ainsi qu'un recouvrement de niches entre les Avocettes et les Barges et entre les Bécasseaux variables et toutes les autres espèces. La consommation totale des oiseaux benthivores est estimée entre 150 et 799 tonnes par an, dont 30 % par les Tadornes de Belon, 43 % par les limicoles à bec court et 27 % par les limicoles à bec moyen à long. Pour soutenir cette consommation, les mollusques doivent produire 2 à 13 g.m⁻².an⁻¹, ce qui est inférieur à la production estimée cumulée des bivalves (4 à 27 g.m⁻².an⁻¹). En outre, le régime alimentaire des limicoles est très diversifié. La **capacité d'accueil** du site n'est donc pas atteinte en terme de ressource en mollusques.

Par une **analyse isotopique** des plumes (tectrices et rectrices) et du sang des limicoles, leur régime principalement benthivore a été confirmé à la fois pendant l'hivernage et pendant la mue. La forte variabilité inter-individuelle du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ des différentes espèces de limicoles traduit des stratégies alimentaires plus individuelles que spécifiques avec une préférence plus ou moins marquée pour les adultes polychètes ou bivalves, dont les chairs sont plus enrichies en ¹⁵N que celles des juvéniles.

L'estimation, par **analyse inverse**, des flux saisonniers de carbone sur 1 m² moyen de vase intertidale a révélé une activité détritique dominante au sein du réseau trophique benthopélagique. Les flux sont sensibles à la remise en suspension du microphytobenthos ou des détritiques et à la productivité des bivalves. L'activité des limicoles est faible, contrairement à celle des poissons, et ne semble pas limitée par les biomasses en macrofaune. Enfin, les indices d'analyse de réseau ont montré un système peu complexe, peu mûre, très productif et exportateur net de qualité.

Mots clés

Anse de l'Aiguillon, mollusques, bivalves, limicoles, isotope, réseau trophique, structure spatiale, dynamique des populations, analyse inverse, capacité d'accueil

Abstract

The **Aiguillon Cove** has been preserved as Natural Reserves since 1996 and 1999 for its international importance as wintering areas for waterbirds. The benthic communities of this a macrotidal bay were still little studied. In order to understand the spatial pattern and the dynamics of the main compartments of its trophic network, two cartographies were carried out at the time of the departure (March) and the arrival (October) of the waders. A monthly study was carried out too in three stations of the upper mudflat. The spatio-temporal homogeneity of the granulometry of the sediments and the strong seasonal variation of the salinity of pore water were highlighted.

The **molluscs'** diversity is low, especially on the upper mudflat where abundance of *Hydrobia ulvae* and biomass of *Scrobicularia plana* dominate. Various facies of the "Macoma balthica – community" are present according to hypsometry, the average diameter of the sediments and salinity. The total mollusc stock exceeds 11.000 tons of fresh mass with shell for the 37,45 km² of the cove. Approximately 3% of this stock constitutes the available ash free dry mass, represented by 62 to 83% of *S. plana*. The ingestible and profitable ash free dry mass ash for short bill waders reached 48 tons in March and 105 tons in October. 27% of the bivalves' biomasses are accessible to short bill waders and 97% to long bill waders. The long-lived bivalves, *S. plana* and *M. balthica* have a turnover time from 1 to 5 years, while *Abra tenuis* renews its populations in 5 months. The recruitments spread out over the year for *S. plana* and over spring for *M. balthica* and *A. tenuis*. But bivalves' population undergo strong eliminations partly related to the waders predation.

The **waders** wintering on the Aiguillon Cove reach 41.000 individuals, including 57% of Dunlins, which, with Black-tailed Godwits, Knots and Avocets, are more numerous than the international importance threshold. The phenology of their migrations is complex with successive or simultaneous movements of various subspecies. The spatial distribution of these 4 species during low tide is significantly correlated with the average diameter of the sediments and the salinity of pore water because of preferential food activity along the channels. It shows a high seasonal and interannual variability and a covering of niches between Avocets and Godwits and between Dunlins and all the other species. The total consumption of benthivorous waterbirds is estimated to 150-799 T.y⁻¹, including 30 % by the Common Shelduck, 43 % by short bill waders and 27 % by long bill waders. To sustain this consumption, the molluscs must product 2-13 g.m⁻².an⁻¹ that is lower than the secondary production of all bivalves. Moreover, the waders' feeding is much diversified. The **carrying capacity** of the study site is not reached in term of food ressources.

By **stable isotope analysis** of the contour feathers, rectrices and blood of waders, we confirmed their mainly benthivorous feeding both during the wintering and during the moult. The strong inter-individual variance of the $\delta^{13}\text{C}$ and the $\delta^{15}\text{N}$ of the various waders' species point out that food strategies are more individual than specific with a preference more or less marked for polychaetes or bivalves adults, whose flesh are enriched in ¹⁵N than those of the youthful ones.

By **inverse analysis**, we estimate the seasonal carbon flows on an average 1 m² of intertidal mudflat. The benthopelagic food-web is dominated by detrital activity. Flows are sensitive to the microphytobenthos or detritus resuspension and to the bivalves' productivity. The activity of waders is weak, contrary to that of fish, and seems to be not limited by the macrofauna biomass. Lastly, the indices of network analysis showed that the system is not very complex, little mast, very productive and net exporter of quality.

Key words

Aiguillon Cove, molluscs, bivalves, waders, isotope, food-web, spatio-temporal patterns, inverse analysis, carrying capacity

Sommaire

Introduction générale

- <i>Introduction générale</i>	1
-1. Problématique générale	1
-1.1. Etude spatio-temporelle des écosystèmes côtiers et estuariens	1
-1.2. Approches hiérarchiques	2
-2. Description des systèmes humides	3
-2.1. Les zones humides	3
-2.2. Fonctionnement des vasières intertidales sous influence estuarienne	5
-2.3. Les principaux compartiments du réseau trophique intertidal	8
-2.4. Fonctionnement du réseau trophique et structure spatiale et temporelle de chaque compartiment sous des contrôles « top-down » et « bottom-up »	13
-2.5. Capacité d'accueil et gestion des espaces pour les limicoles hivernants	16
-3. Objectifs de la thèse	19
-3.1. Objectif global, site et modèle d'étude choisis	19
-3.2. Plan de la thèse	19

Partie 1 : L'anse de l'Aiguillon

1. <i>Caractéristiques géographiques, hydrologiques, géologiques et morphologiques</i>	22
1.1. Introduction	22
1.2. L'anse de l'Aiguillon : entité géographique	23
1.2.1. Localisation du site d'étude	23
1.2.2. Trois entités géographiques connectées	24
1.3. Hydrologie du site	26
1.3.1. Les cours d'eau	26
1.3.2. L'hydrodynamisme	27
1.4. Les phénomènes géologiques à l'origine de l'anse	30
1.4.1. Géologie générale de la région	30
1.4.2. Morphogenèse et sédimentation de l'anse de l'Aiguillon	31
1.4.3. Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon	34
1.5. Cinq entités morphologiques de l'anse de l'Aiguillon	36
1.5.1. La rivière de Marans	37
1.5.2. La basse slikke	37
1.5.3. La moyenne slikke	39
1.5.4. La haute slikke	40
1.5.5. Le schorre	41
1.6. Conclusion	46
2. <i>Les enjeux socio-économiques et écologiques</i>	47
2.1. Introduction	47
2.2. Les enjeux socio-économiques	47
2.2.1. La conchyliculture	47
2.2.2. Les activités de pêche	51
2.2.3. Les activités récréatives	51
2.2.4. Les activités agricoles	52
2.2.5. La démoustication	53
2.3. Les enjeux écologiques	53
2.3.1. Fonctionnement et productivité des vasières intertidales	53
2.3.2. Biodiversité de la faune marine	54
2.3.3. Intérêt faunistique du milieu	54
2.3.4. Intérêt floristique du milieu	57
2.4. Vers une gestion intégrée du milieu	57
2.4.1. Divers aménagements proposés	57
2.4.2. Historique des réserves naturelles	58
2.4.3. Statut juridique des réserves naturelles	59
2.5. Conclusion	60

3. Structure spatio-temporelle des paramètres biosédimentaires de l'anse de l'Aiguillon	61
3.1. Introduction	61
3.2. Matériel et méthodes	
3.2.1. Stratégie d'échantillonnage et matériel utilisé	62
3.2.2. Analyse des paramètres biosédimentaires	65
3.2.3. Analyse multivariée des données	68
3.3. Résultats cartographiques	69
3.3.1. Granulométrie et diamètre moyen des sédiments	69
3.3.2. Teneur en carbonates des sédiments	71
3.3.3. Teneur en eau et salinité de l'eau interstitielle des sédiments	71
3.3.4. Teneur en matière organique des sédiments	72
3.3.5. Teneur en pigments des sédiments	73
3.4. Typologie des sédiments de l'anse de l'Aiguillon	75
3.4.1. Analyses des corrélations et ACP par saison	75
3.4.2. Analyses hiérarchiques et multivariées des caractéristiques biosédimentaires toutes saisons confondues	82
3.5. Résultats dynamiques sur la haute slikke	86
3.6. Discussion	92
3.6.1. Granulométrie fine, homogène dans l'espace et le temps	92
3.6.2. Teneur en eau des sédiments	93
3.6.3. Teneur en carbonates des sédiments	93
3.6.4. Température et salinité	94
3.6.5. Teneur en matière organique et en pigments des sédiments	95
3.7. Conclusion	96

Partie 2 : La malacofaune benthique

4. Diversité et structure spatiale de la malacofaune sur l'anse de l'Aiguillon	98
4.1. Introduction	98
4.2. Matériel et méthodes	99
4.2.1. Cartographies de la malacofaune benthique	99
4.2.2. Indices de fréquence, de richesse spécifique et de diversité	100
4.2.3. Définition des stocks disponibles, ingestibles et profitables	102
4.2.4. Analyses des données	104
4.3. Résultats	107
4.3.1. Diversité en mollusques sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon	107
4.3.2. Structure spatiale des stocks de mollusques	113
4.4. Discussion	145
4.4.1. Richesse et diversité spécifique des mollusques	145
4.4.2. Les peuplements malacologiques	146
4.4.3. Les principaux groupes trophiques	149
4.4.4. Quelques facteurs influençant la distribution des mollusques	150
4.4.5. Répartition spatio-temporelle des stocks de mollusques	152
4.5. Conclusion	155
5. Dynamique des stocks de bivalves, proies pour les limicoles sur l'anse de l'Aiguillon	157
5.1. Introduction	157
5.2. Matériel et Méthodes	159
5.2.1. Méthodes d'échantillonnage	159
5.2.2. Méthode de suivi de la dynamique des populations de bivalves	160
5.2.3. Analyses statistiques des données	162
5.3. Résultats	162
5.3.1. Evolution des abondances des bivalves de la haute slikke	162
5.3.2. Répartition verticale des bivalves de la haute slikke	165
5.3.3. Dynamique des populations des trois principales espèces de bivalves	176
5.4. Discussion	187
5.4.1. Disponibilité des bivalves	187
5.4.2. Accessibilité des bivalves	190
5.4.3. Déteabilité des bivalves par leurs prédateurs	191
5.4.4. Ingestibilité et digestibilité des bivalves par leurs prédateurs	192
5.4.5. Profitabilité des bivalves	193
5.4.6. Recrutement et productivité des bivalves	195
5.5. Conclusion	199

Partie 3 : Le peuplement de limicoles

6. Diversité et dynamique des limicoles	201
6.1. Introduction	201
6.2. Matériel et méthodes	201
6.2.1. Principales voies de migration des limicoles	201
6.2.2. Comptages	202
6.2.3. Sources des données	202
6.2.4. Principales espèces étudiées	204
6.3. Diversité et importance des limicoles hivernant sur l'anse de l'Aiguillon	204
6.3.1. Diversité des limicoles	204
6.3.2. Importance internationale de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon pour l'hivernage des limicoles	207
6.3.3. Importance relative des 8 principales espèces	209
6.4. Dynamique des effectifs de limicoles	211
6.4.1. Dynamique à long terme des effectifs de limicoles hivernant en Europe	211
6.4.2. Dynamique à long terme des effectifs de limicoles sur le littoral français	213
6.4.3. Comparaison entre les dynamiques à long terme des effectifs de limicoles sur le littoral français, sur le Centre-Ouest et sur la baie de l'Aiguillon.	213
6.4.4. Dynamique saisonnière à moyen terme des effectifs de limicoles sur la réserve de la baie de l'Aiguillon	219
6.4.5. Phénologie des migrations des limicoles sur l'anse de l'Aiguillon.	222
6.5. Discussion et conclusion	227
7. Dynamique spatiale de la répartition des limicoles sur la réserve naturelle	230
7.1. Introduction	230
7.2. Matériel et méthodes de cartographie des répartitions	231
7.2.1. Protocole de comptage des limicoles à marée basse	231
7.2.2. Mise en place de bases de données géo-référencées et de cartographies	232
7.2.3. Préparation des tableaux de données pour les analyses multivariées	233
7.2.4. Analyses statistiques et multivariées	237
7.3. Résultats : répartitions des limicoles à marée basse	236
7.3.1. Cartographies des répartitions des limicoles à marée basse durant 3 hivers	236
7.3.2. Comparaison inter-hivers des répartitions à marée basse	242
7.3.3. Influence des facteurs trophiques et environnementaux sur les répartitions à marée basse des limicoles à leur arrivée sur l'aire d'hivernage	246
7.4. Discussion : facteurs influençant la répartition des limicoles	256
7.4.1. Choix d'un site d'accueil	256
7.4.2. Précautions pour l'interprétation des données	256
7.4.3. Rythme d'activité	257
7.4.4. Répartition des limicoles selon la disponibilité de leurs proies	258
7.4.5. Répartition des limicoles selon l'accessibilité de leurs proies	260
7.4.6. Répartition des limicoles selon la productivité et la profitabilité des proies	263
7.4.7. Répartition des limicoles selon la nature des sédiments et des apports en eau	264
7.4.8. Répartition des limicoles selon la nature du site d'accueil	266
7.4.9. Répartition des limicoles selon leur comportement	268
7.5. Conclusion	271
8. Ecologie alimentaire et estimation des consommations par les limicoles	272
8.1. Introduction	272
8.2. Matériel et méthodes	273
8.2.1. Capture et mensuration des limicoles	273
8.2.2. Méthodes d'estimation de la consommation des limicoles	273
8.2.3. Méthodes d'estimations des stocks de mollusques proies des limicoles	275
8.3. Résultats	276
8.3.1. Mensuration des limicoles capturés	276
8.3.2. Estimation des consommations	277
8.3.3. Estimation des stocks consommables	280
8.3.4. Estimation des stocks consommés et renouvelés	281
8.4. Discussion : Ecologie alimentaire des limicoles	282
8.4.1. Différentes stratégies alimentaires	283
8.4.2. Consommation par les limicoles	288
8.5. Conclusion	295

Partie 4 : Le réseau trophique

<i>9. Analyse des rapports isotopiques naturels du carbone et de l'azote au sein du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon</i>	296
9.1. Introduction	296
9.2. Matériel et Méthodes	397
9.2.2. Stratégie d'échantillonnage et traitement des échantillons.....	303
9.2.3. Analyses des données.....	309
9.3. Résultats	309
9.3.1. Variabilité des signatures isotopiques des ressources primaires.....	309
9.3.2. Variabilité des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la macrofaune .	311
9.3.3. Variabilité du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez les limicoles de l'anse de l'Aiguillon .	315
9.3.4. Organisation du réseau trophique dans un diagramme dual $\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$	323
9.4. Discussion	325
9.4.1. Diversité des producteurs primaires et saisonnalité de leurs signatures isotopiques	325
9.4.2. Variabilités trophique, ontogénique et physiologique des signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires	329
9.4.3. Ressources alimentaires des limicoles pendant leur mue ou pendant leur hivernage	332
9.4.4. Critiques et limites de l'étude des réseaux trophiques au moyen des isotopes stables	338
9.5. Conclusion	341
<i>10. Modélisation des flux de carbone dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : approche saisonnière par analyse inverse</i>	344
10.1. Introduction	344
10.2. Matériel et Méthodes	347
10.2.1. Analyse inverse	347
10.2.2. Le modèle conceptuel et les données	349
10.2.3. Indices synthétiques	356
10.2.4. Les indices d'analyse des réseaux, outils pour comparer différents systèmes	359
10.2.5. Analyses de sensibilité	360
10.3. Résultats	361
10.3.1. Les flux de carbone estimés par le modèle	361
10.3.2. Les activités et débits du système	367
10.3.3. L'analyse des réseaux .	370
10.3.4. Analyses de sensibilité	376
10.4. Discussion	382
10.4.1. Des processus à préciser	382
10.4.2. Un système peu contrôlé par les prédateurs supérieurs.	383
10.4.3. Comparaison du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon avec d'autres par l'analyse des réseaux	389
10.5. Conclusion	394

Conclusion générale

<i>- Conclusion générale</i>	396
-1. Objectifs de la thèse	396
-2. Synthèse des principaux résultats	396
-2.1. L'anse de l'Aiguillon.....	396
-2.2. La malacofaune benthique.....	397
-2.3. Les peuplements de limicoles	398
-2.4. Fonctionnement du réseau trophique	399
-3. Fluctuations de la capacité d'accueil	399
-4. Perspectives de recherche	403
-4.1. La signature isotopique d'espèces bio-indicatrices.	403
-4.2. Amélioration du modèle de réseau trophique par analyse inverse	404
-5. Gestion de la réserve et propositions de suivi	404
-5.1. Objectifs de gestion de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon	404
-5.2. Propositions de suivi	405

-.	<i>Annexes</i>	407
-.	1. Les zones humides	407
-.	1.1. Définition et typologie des zones humides	407
-.	1.2. Diverses fonctions remarquables des zones humides	407
-.	1.3. Une productivité et une biodiversité élevées	408
-.	1.4. Une anthropisation massive d'un patrimoine en danger ...	408
-.	2. Législation sur les zones humides	409
-.	2.1. Les textes français du Droit de l'Environnement et le Plan National d'Action	409
-.	2.2. Les textes du Conseil des Communautés Européennes	411
-.	2.3. Les conventions internationales.....	413
-.	3. Liste des espèces de macrofaune rencontrées (hors mollusques)	415
-.	4. Tests d'homogénéité des variances (Bartlett) sur les données de populations des bivalves	420
-.	5. Estimation du niveau trophique à partir des rapports isotopiques de l'azote	424
-.	<i>Bibliographie</i>	426

Introduction

générale

- Introduction générale

-1. Problématique générale

-1.1. Etude spatio-temporelle des écosystèmes côtiers et estuariens

Les **écosystèmes côtiers et estuariens** représentent de vastes biomes¹ qui lient les continents et les îles océaniques avec les mers qui les entourent. Toutefois, si les estuaires peuvent être considérés comme des **zones de transition écologique** ou « écotones » entre les habitats marins et dulçaquicoles, leurs caractéristiques physiques et biologiques intrinsèques leur donnent une réelle spécificité fonctionnelle (Ysebaert *et al.* 2000). 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.

En outre, il est essentiel d'étudier chaque estuaire comme un **écosystème unique** dont le **fonctionnement et la biodiversité structurale** dépendent de nombreux facteurs, anthropiques ou non, afin d'acquérir des **perspectives de gestion et de développement durable**, tant sur le plan économique que sur le plan écologique, de ces milieux. En effet, l'**écosystème** est représenté par le biotope², la biocénose³ et l'ensemble des interactions directes ou indirectes entre eux (Frontier & Pichod-Viale 1991). C'est un ensemble organisé, caractérisé par des **propriétés émergentes** à son niveau d'organisation. Ces propriétés émergentes sont donc nouvelles, et par définition non réductibles à la somme des propriétés élémentaires du système aux niveaux inférieurs d'organisation (Frontier & Pichod-Viale 1991). En outre, chaque écosystème est fondamentalement **structuré dans l'espace-temps**, et devrait être étudié à différentes échelles d'observation, afin d'appréhender son hétérogénéité fonctionnelle (Frontier & Pichod-Viale 1991).

Nous avons donc choisi une **approche à la fois dynamique et spatiale** pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème intertidal sous influence estuarienne (l'anse de l'Aiguillon) et répondre à deux questions fondamentales : 1- En quoi l'étude de la **dynamique à long, moyen et court termes des peuplements de mollusques et de limicoles** sur l'anse de l'Aiguillon peut être indicatrice de la **qualité du site d'accueil** ? 2- Comment est structurée la **répartition spatiale** de ces peuplements sur les vasières de l'anse de l'Aiguillon, des points de vue spécifique et fonctionnel ?

¹ Un biome ou aire biotique est un ensemble d'écosystèmes caractéristiques d'une grande zone biogéographique.

² Le biotope est un ensemble d'éléments caractérisant un milieu physico-chimique déterminé et uniforme qui héberge une flore et une faune spécifique (biocénose).

³ La biocénose est constituée de la zoocénose, de la phytocénose et de la mycocénose.

-1.2. Approches hiérarchiques

Il existe deux approches hiérarchiques en biologie. La première dite « **approche populationnelle** » s'intéresse aux processus biologiques agissant sur des groupes taxonomiques de l'organisme à la population puis la communauté (O'Neill *et al.* 1986). La seconde dite « **approche écosystémique** » s'intéresse aux rôles fonctionnels des organismes et aux processus écologiques engendrés par les différents groupes fonctionnels sur l'écosystème ou la biosphère (O'Neill *et al.* 1986). Si l'approche écosystémique combine des éléments biotiques à des éléments abiotiques, dont il n'existe pas de correspondance directe dans l'approche populationnelle, les deux approches ne sont pas indépendantes l'une de l'autre (Dame 1996). En effet, des changements dans la diversité spécifique peuvent induire des changements dans le fonctionnement de l'écosystème. En outre, lorsqu'une espèce ou un groupe d'espèces domine, il est possible de lui donner une correspondance fonctionnelle (par exemple l'appartenance à un groupe trophique) (Figure 0-1).

Ainsi, dans notre étude, nous pouvons utiliser les **deux approches pour étudier la place des mollusques et des limicoles dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon**. Par exemple (Figure 0-1), nous avons considéré les peuplements de mollusques et de limicoles du point de vue de leurs communautés (Chapitre 4) et de leurs populations (Chapitre 5 pour les mollusques et Chapitres 6 et 7 pour les limicoles) mais aussi comme des compartiments trophiques à part entière (Chapitres 8 à 10).

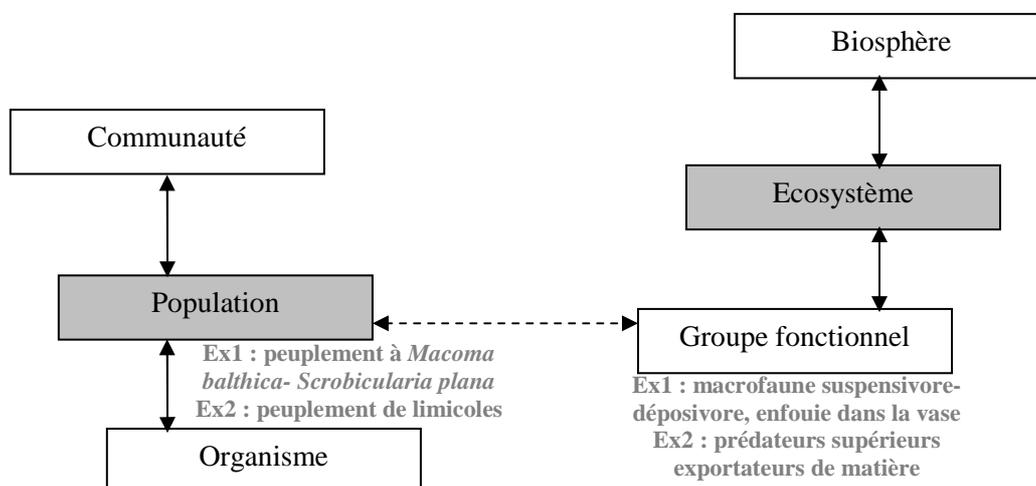


Figure 0-1 Schéma simplifié des deux approches hiérarchiques des écosystèmes (↕ adapté de O'Neill *et al.* 1986), et correspondance possible entre les deux approches (↔ adapté de Dame 1996)

Enfin, par une approche de modélisation, nous avons pu synthétiser l'ensemble des données populationnelles et fonctionnelles, pour dégager les **propriétés émergentes du réseau trophique**.

-2. Description des systèmes humides

-2.1. Les zones humides

Le terme « zone humide », dérivant de l'anglais *wetland*, désigne une **région où le principal facteur d'influence du biotope et de sa biocénose est l'eau** (voir Définition et typologie en Annexe 1.1.). Espace de transition entre la terre et l'eau, une zone humide représente un **écotone** remplissant diverses fonctions lui conférant des valeurs **biologiques, hydrologiques, économiques et sociologiques** remarquables (voir Fonctions remarquables en Annexe 1.2.). Les zones humides regroupent les **écosystèmes les plus productifs et les plus riches** de la planète (voir Productivité et diversité en Annexe 1.3.).

-2.1.1. Les zones humides françaises

La France est riche de nombreuses zones humides de grand intérêt (Camargue, baie du Mont Saint Michel, la forêt alluviale rhénane, Val de Loire ...). Ce **patrimoine naturel incomparable** couvre plus de **3 millions d'hectares**, dont 1 500 000 ha de zones littorales et d'estuaires et 1 695 000 ha (2 % du territoire agricole national) de zones continentales (marais, rivières et fleuves, lacs et étangs, roselières, gravières et sablières), subissant des évolutions différentes, principalement liées à différentes politiques d'aménagement (IFEN 2006).

Les zones humides françaises bénéficient **d'une forte reconnaissance politique et juridique**, basée sur **différents textes nationaux, européens et internationaux du Droit de l'Environnement** (Annexe 2). Ces textes préconisent des mesures de protection, de précaution et de restauration, aux niveaux des habitats, des espèces et/ou des ressources.

Ainsi, en France, parmi les zones humides considérées comme **d'importance majeure** et suivies par l'Observatoire National des Zones Humides, environ 58 % de leur superficie en France et 69,4 % sur le littoral atlantique sont protégées par des mesures particulières (IFEN 2005). Parmi les **mesures réglementaires**, les plus performantes pour prévenir leurs destructions ont été définies **internationalement** dans le cadre du réseau Natura 2000 (Zones de Protection Spéciale (1999) et Sites d'Intérêt Communautaire (2001)) et protègent 40,6 % des surfaces de zones humides françaises et 66,3 % des surfaces de zones humides du littoral atlantique. Outre les mesures réglementaires **nationales** (Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres (1997), réserves naturelles (2001), réserves naturelles volontaires (1999), réserves nationales de chasse et de faune sauvage (1998), arrêté de biotope (1999) ou zones centrales de parcs nationaux (2001)), **d'autres mesures de protection** sont mises en place au niveau national (Parcs Naturels Régionaux (2001) et Zones périphériques de Parcs Nationaux (2001)) ou international (Sites Ramsar (2001)) (IFEN 2005). Malgré le plan national pour

l'environnement « Natura 2000 » (Natura2000 2006), visant à protéger 700 000 ha de prairies humides par une politique contractuelle de maintien et d'entretien des zones par les utilisateurs, l'objectif n'a pas été atteint en 2000 et reste à l'heure actuelle peu suivi.

-2.1.2. Le Marais Poitevin et l'anse de l'Aiguillon

Seconde zone humide nationale par sa superficie après la Camargue, le **Marais Poitevin** est constitué de 100 000 hectares de marais, dont 29 000 ha de marais mouillés et 65 000 ha de marais desséchés ou intermédiaires (soit 34 000 ha de prairies et 31 000 ha de cultures drainées) (Roussel 2001). Plusieurs mesures de **protection** sont déjà en place, telles que le site classé de la Venise Verte, les réserves naturelles de la Baie de l'Aiguillon et de St Denis du Payré, les arrêtés de protection de biotopes de la Venise verte, des marais doux charentais, de Chaillé les Marais et de la pointe de l'Aiguillon, et les réserves naturelles volontaires du Poiré sur Velluire, du marais Cougnaux et de la ferme de Choisy (Roussel 2001). Un **parc naturel régional** (PNR du marais poitevin, du val de Sèvre et de Vendée), couvrant le marais et des zones naturelles avoisinantes, a existé de 1979 à 1996. La labellisation en PNR n'a pas été renouvelée en 1997, le syndicat mixte qui le gère préférant se concentrer sur le marais proprement dit. En 2001, les démarches visant à une nouvelle obtention du label ont été entamées. Aujourd'hui, le marais est protégé par le statut de **parc naturel interrégional** ou PNIR, géré par le Syndicat Mixte du Parc Interrégional du Marais Poitevin (<http://www.parc-marais-poitevin.fr>). Enfin, le Marais Poitevin et l'anse de l'Aiguillon ont été proposés comme site d'importance communautaire (FR5400446) et zone de protection spéciale (FR5410100) dans le cadre du réseau Natura 2000 (Natura2000 2006). Cet ensemble de marais côtiers, de canaux, d'estuaire, de larges étendues de schorres et de vasières intertidales, constitue une **zone humide complexe** d'importance internationale.

-2.1.3. Des systèmes complexes

La complexité de ce type de système réside dans la **diversité des contrôles** (socio-économiques, administratifs, institutionnels et culturels) et des **perturbations anthropiques** (pollutions, dérangement et sur-exploitation) auxquels il est soumis, mais aussi de par la **complexité de l'écosystème** lui-même (interactions complexes entre géomorphologie, hydrologie, sédiment et communautés biologiques). Par exemple, nous avons représenté schématiquement le fonctionnement de l'écotone formé par les zones humides locales : le Marais Poitevin, l'estuaire, le cours et les rives de la Sèvre Niortaise et les vasières intertidales de l'anse de l'Aiguillon (Figure 0-2). A l'influence juridique de l'Homme sur la gestion de ces milieux aux différentes échelles nationale, européenne et internationale, s'ajoute son impact sur les eaux marines ou douces par des pollutions récurrentes ou accidentelles, sur les vasières par la conchyliculture, sur les marais par la poldérisation et l'agriculture et sur l'ensemble du littoral par l'activité touristique (Figure 0-2).

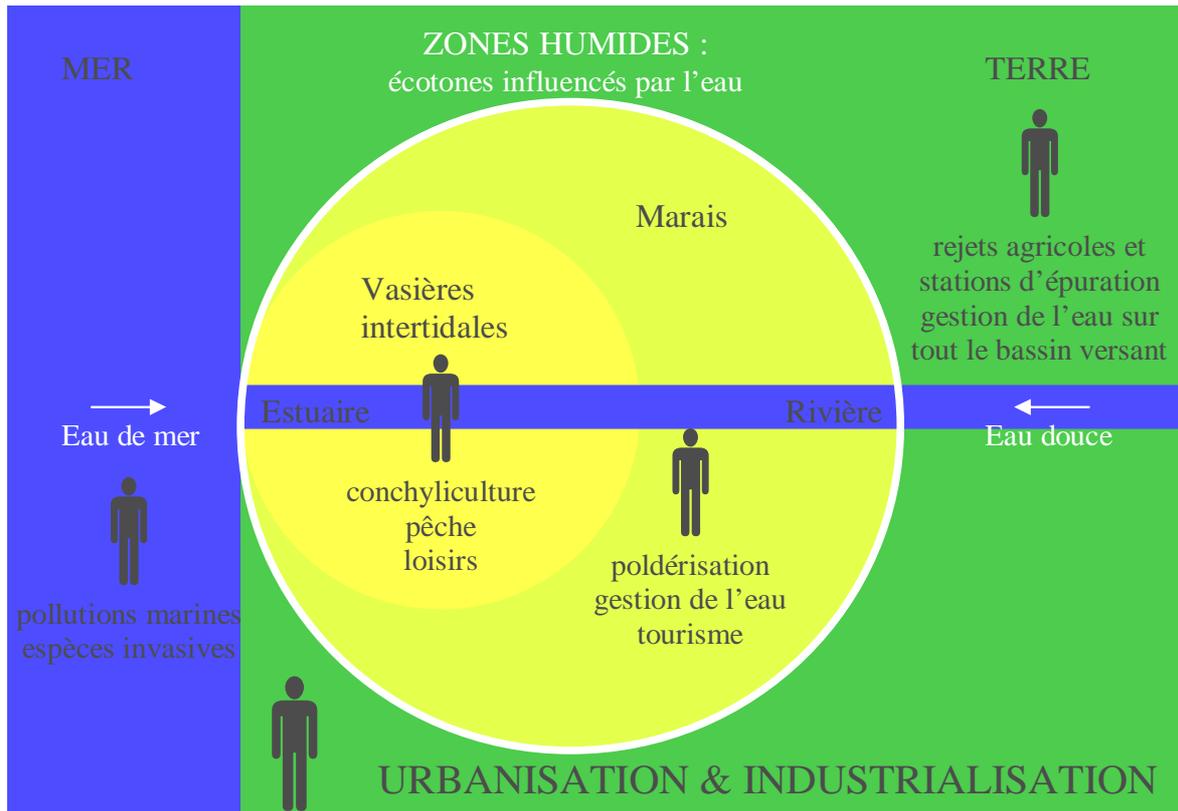


Figure 0-2 Exemple schématique de quelques impacts anthropiques pouvant influencer sur le fonctionnement de différentes zones humides littorales (marais, rivière, estuaire et vasières intertidales)

Pour comprendre cette complexité et avant toute proposition de nouvelles modalités de gestion intégrée, il est donc nécessaire d'une part de recenser **tous les usages** des ressources du milieu, et d'autre part d'améliorer les **connaissances scientifiques** sur le fonctionnement de ces écosystèmes.

C'est donc par une **approche scientifique pluridisciplinaire** que pourra être mise en place une **gestion intégrée, rationnelle et durable** des zones humides, afin de maintenir les équilibres naturels de ces habitats riches mais sensibles.

-2.2. Fonctionnement des vasières intertidales sous influence estuarienne

-2.2.1. Définitions

Le terme **vase** vient du hollandais *wase* et signifie « limon qui se dépose au fond des eaux ». Une **vasière** est donc une zone caractérisée par le dépôt de sédiments fins. L'adjectif hybride **intertidal** provient du latin *inter* et de l'anglais *tide*, il désigne l'espace situé entre le niveau des plus hautes mers et celui des plus basses mers. Ainsi, nous pouvons définir une vasière intertidale comme une zone humide, côtière et vaseuse, localisée dans la zone de balancement des marées.

Le terme **estuaire** vient du latin *aestus* qui signifie « marée ». Day *et al.* (1989) décrivent les estuaires comme « un **continuum de différents types de systèmes** depuis ceux qui sont entièrement sous influence marine, tels que les lagons fermés derrière des barres sableuses générées par les vagues, jusqu'aux deltas, créés par des processus fluviaux ». Selon ces auteurs, les peuplements estuariens, composés d'espèces généralement peu sensibles et euryhalines, sont caractérisés par une forte hétérogénéité spatiale et une instabilité saisonnière (Day *et al.* 1989).

L'estuaire est également caractérisé par son **hydrodynamisme** (Dyer 1973), lié non seulement au débit du fleuve, mais aussi à la marée, et par ses aspects hydrosédimentaires propres notamment par la présence d'un bouchon vaseux (Romana 1994). Cependant, les définitions les plus usitées dans la littérature scientifique sont celles, plus anciennes, de Pritchard (1967) et de Fairbridge (1980). Du point de vue physique, Pritchard (1967) définit l'estuaire comme « une zone aquatique semi-fermée en libre connexion avec la mer dans laquelle **l'eau de mer est diluée** de manière mesurable **par l'eau douce** provenant du bassin versant ». Du point de vue géodynamique, Fairbridge (1980) définit l'estuaire comme « un **bras de mer pénétrant une vallée fluviale** jusqu'à la limite amont de propagation de la marée », habituellement divisible en **3 secteurs** : 1- Le bas estuaire, encore appelé estuaire externe, aval ou marin, 2- l'estuaire moyen ou central, sujet à d'importants mélanges entre eaux douces et eaux salées, et 3- le haut estuaire, estuaire interne, amont ou fluvial, caractérisé par de l'eau douce mais sujet aux actions quotidiennes de la marée. Les limites entre ces 3 secteurs sont variables et sujettes aux constantes variations du débit fluvial. Toutefois, son rôle d'interface entre le milieu continental et le milieu marin rend l'estuaire très sensible à toute modification d'ordres naturel, économique, démographique ou autre, en son sein ou au sein de son bassin versant. C'est pourquoi les études écologiques en milieu estuarien requièrent l'intervention de scientifiques de diverses disciplines et nécessitent d'appréhender l'écosystème dans sa globalité, au delà de son découpage en plusieurs secteurs proposé par Fairbridge (1980). Ainsi, nous nous sommes intéressés dans cette thèse à la fois aux caractéristiques sédimentaires et aux peuplements du macrobenthos et de limicoles dans **l'estuaire externe de la Sèvre Niortaise et les vasières intertidales de l'anse de l'Aiguillon** qui sont influencées par les apports en eau douce (et éléments associés) de ce fleuve.

-2.2.2. Valeur écologique

Les vasières intertidales sous influence estuarienne représentent des milieux particuliers caractérisés par de fortes abondances, mais une **faible richesse spécifique** (Bachelet 1979, Bachelet *et al.* 1981). En outre, la diversité des contraintes (hydrodynamiques et physicochimiques) et des interactions biotiques induit une **grande diversité de fonctionnement** ainsi que de **multiples faciès** d'assemblages d'espèces benthiques (Elkaïm 1976, Hily 1976).

En tant qu'écotones, ces zones humides sont également des **zones de passage** entre terre et mer ou entre eaux marines et aux douces (Figure 0-3). Ainsi, les estuaires sont des connexions importantes entre rivières et mer pour les **espèces anadromes ou catadromes** et des sites riches en nourriture servant de **nourricerie** pour de nombreuses espèces (commerciales ou non) de poissons et de crustacés (Dorel & Désaunay 1991, Laffargue *et al.* 2003, Le Pape *et al.* 2003a). De même, les prés-salés et les vasières sont des zones importantes pour le **nourrissage** et la **reproduction** de nombreuses espèces (Costa *et al.* 2001).

D'autre part, les vasières intertidales, profitant des apports estuariens réguliers en nutriments, jouissent de **niveaux élevés de production et de biomasse microalgale benthique** (Colijn & De Jonge 1984, De Jonge & Colijn 1994) alimentant à la fois les chaînes trophiques benthiques et planctoniques (Baillie & Welsh 1980, De Jonge 1999). En outre, les vasières du golfe de Gascogne bénéficient du synchronisme entre les basses mers de vives eaux et le midi solaire, l'énergie lumineuse reçue à marée basse est donc maximale (Guarini *et al.* 1997). Ainsi, sur la vasière de Brouage, située à 0°20' au sud de l'Aiguillon, les blooms micro-algaux sont printaniers, mais suivis d'une chute estivale imputée indirectement à la thermoinhibition ne pouvant plus compenser le broutage par les invertébrés (Guarini *et al.* 1997). Sur l'anse de l'Aiguillon, la phytocénose est représentée par les halophytes, le phytoplancton et le microphytobenthos (Figure 0-3).

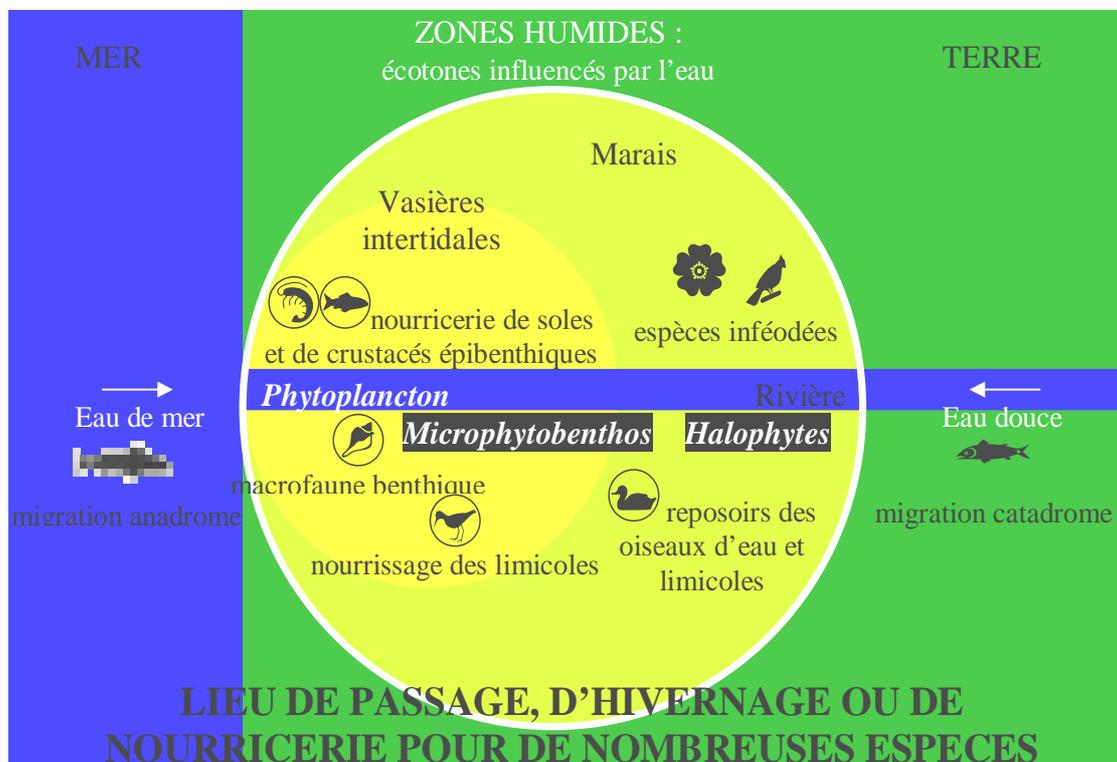


Figure 0-3 Schéma conceptuel du rôle des zones humides pour la zoocénose (macrofaune, crustacés épibenthiques, poissons et oiseaux) et de la phytocénose (phytoplancton, microphytobenthos et halophytes)

-2.3. Les principaux compartiments du réseau trophique intertidal

-2.3.1. Le microphytobenthos

Le microphytobenthos est la principale ressource des écosystèmes littoraux et notamment des vasières intertidales nues du système européen (Colijn & De Jonge 1984, Blanchard & Cariou-Le Gall 1994, De Jonge & Colijn 1994, Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Guarini *et al.* 2000a). Les microalgues benthiques qui constituent le biofilm microphytobenthique sur le premier centimètre de vase sont des **diatomées pennées épipéliques**, 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 (par ex Guarini *et al.* 2000a) et de son devenir dans le réseau trophique (Kang *et al.* 2003, Leguerrier *et al.* 2003a, Leguerrier *et al.* 2004).

A chaque cycle de marée, une fraction de la biomasse microphytobenthique est exportée par remise en suspension et par broutage par la faune benthique. Ces exportations, en diminuant les densités micro-algales, peuvent s'avérer être stimulantes pour la production primaire benthique. La production journalière est en effet plus forte pour des densités micro-algales moyennes (Admiraal *et al.* 1982). En outre, le broutage par les dépositivores participe au recyclage des nutriments (Cuker 1983) et influe sur la stabilité du sédiment par bioturbation (Hughes & Gerdol 1997, Blanchard *et al.* 1999, Orvain *et al.* 2004, Orvain 2005) et sur la composition des communautés microphytobenthiques (Fenchel & Kofoed 1976).

La **quantification** du broutage du microphytobenthos à l'échelle écosystémique est un problème difficile, par le nombre élevé de consommateurs potentiels (Mc Lusk 1989) mais aussi par la variété de leurs stratégies alimentaires (Plante-Cuny 1984). Certains groupes consomment les microalgues enfouies, d'autres le film superficiel, d'autres encore le microphytobenthos remis en suspension. Les taux de consommation de certaines espèces dominantes sur les vasières intertidales ont été évalués en laboratoire (Thompson & Nichols 1988, Kamermans 1994 pour *Macoma balthica* ; Lopez & Kofoed 1980, Lopez-Figueroa & Niell 1987, Morrissey 1988a, Blanchard *et al.* 2000 pour *Hydrobia ulvae* ; Nielsen & Kofoed 1982, Gerdol & Hughes 1993a, c pour *Corophium volutator*). La **caractérisation qualitative** des ressources trophiques des consommateurs primaires a été réalisée dans l'anse de l'Aiguillon et la baie de Marennes-Oléron (Riera 1998, Kang 1999, Riera *et al.* 1999). Des extrapolations peuvent être réalisées pour quantifier la consommation de microphytobenthos, à partir de données de traçage isotopique et de dynamique des populations de consommateurs par exemple (Sauriau & Kang 2000). Cependant aucune étude de consommation *in situ* à l'échelle d'une vasière n'a été réalisée et il paraît essentielle de connaître la distribution spatiale du microphytobenthos et de ces consommateurs primaires, sa dynamique de production et la dynamique de population et le comportement alimentaire des invertébrés benthiques pour espérer une estimation correcte de la consommation du microphytobenthos (Fizzala 2001).

-2.3.2. *Le macrobenthos*

-2.3.2.1. *Définition*

Le **macrobenthos** se distingue du micro- et du méio-benthos par sa taille, définie par la maille de tamis dans laquelle les organismes sont retenus, soit communément 1000 μm , 500 μm ou 300 μm (Bachelet 1987, Ysebaert 2000). Ces organismes sont dits benthiques, car ils vivent enfouis dans le sédiment ou à sa surface.

-2.3.2.2. *Le rôle du macrobenthos dans le réseau trophique intertidal*

Le macrobenthos est un élément clef du fonctionnement des écosystèmes estuariens ou intertidaux de par son **rôle essentiel dans les réseaux trophiques benthiques et pélagiques** (Leguerrier *et al.* 2003a). En effet, Grimm (1995) définit des **espèces-clefs** comme des espèces dont la disparition, dans le système dont ils sont la clef, induit des changements dans la structure des communautés ou dans le fonctionnement de l'écosystème. Leur contribution ou leur rôle trophique, biogéochimique ou structurel est unique et essentiel pour le fonctionnement de l'écosystème (Dame 1996).

La plupart des espèces macrobenthiques représentent une **ressource nutritive** importante pour les crustacés épibenthiques, les poissons et les oiseaux (Moreira 1997). Certaines constituent également une **ressource économique** importante pour l'homme (Gouletquer & Le Moine 2002). Les mollusques et les crustacés font notamment l'objet de pêche commerciale ou de loisir (Gouletquer & Héral 1997). D'autres sont des **espèces ingénieurs** modulant directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces en changeant l'état physique du matériel biotique ou abiotique (Jones *et al.* 1994). Elle créent, modifient ou maintiennent des habitats (par exemple les moulières) (Dame 1996).

Le macrobenthos joue un rôle important dans les processus de **recyclage des nutriments** et de **reminéralisation** benthique (Herman *et al.* 1999). En consommant la matière organique particulaire ou dissoute et en excréant les nutriments inorganiques, les espèces benthiques, et plus particulièrement les mollusques, permettent le **couplage entre benthos et pelagos** et changent la biogéochimie des substrats adjacents (Dame 1996). Ils participent ainsi à la bioturbation des sédiments et facilitent le transport sédimentaire, en influençant la stabilité et l'érodabilité des sédiments naturellement cohésifs (Mouritsen *et al.* 1998, Paterson & Black 1999, Orvain *et al.* 2003). Ce processus de **bioturbation** est également lié au broutage du microphytobenthos par de nombreux organismes dépositivores ou mixtes (Morrisey 1988a, b, Orvain *et al.* 2004).

Par conséquent, le mode de vie des espèces benthiques influe sur la structure de l'ensemble des **communautés trophiques** (Rhoads & Young 1970). En effet, la structure de leur corps et de leur terrier ainsi que leurs activités fonctionnelles influent sur la diversité de leur propre communauté mais aussi sur celle de leurs prédateurs (Dame 1996). Ainsi, les flux de matière ou d'énergie entre les mollusques, leurs ressources nutritives et leurs prédateurs constituent un réseau trophique sous l'influence d'interactions positives ou négatives des mollusques (Dame 1996). L'ensemble de ces interactions joue sur la diversité, la stabilité et la structure de leur écosystème (Ulanowicz 1986, Dame 1996).

-2.3.2.3. *Les facteurs influençant les communautés macrobenthiques*

De nombreux facteurs influencent la présence et l'assemblage d'espèces (Figure 0-4).

Ainsi, les espèces estuariennes sont distribuées selon un gradient de **salinité** en fonction de leur tolérance (Wolff 1983, Holland *et al.* 1987). De même, la physiologie des espèces estuariennes est influencée par des **facteurs physiques** tels que la température, l'oxygénation ou le temps d'émersion (Reise 1985, Peterson 1991).

Les principaux facteurs influençant la distribution et l'abondance du macrobenthos sont liés aux **sédiments** dans lesquels il vit : granulométrie (Rhoads 1974, Hily 1976, Meire *et al.* 1994b), teneur en nutriments (Pearson & Rosenberg 1978), teneur en eau et ressources alimentaires (Kendall *et al.* 1995, Peeters *et al.* 2004).

Si les facteurs **hydrodynamiques** (vitesse et direction du courant, vagues et houles, mouvements de marée) influent sur la répartition du macrobenthos (Warwick *et al.* 1991, Hall 1994), ils ont un impact encore plus important sur les transports larvaires, les installations et les dérives post-installation des juvéniles (Beukema & De Vlas 1989, Arnoux *et al.* 1995, Olivier *et al.* 1996). L'hydrodynamisme joue également un rôle dans le transport et l'accessibilité à **la ressource détritique** (fèces et produits de dégradation de la matière organique) **ou primaire** (phytoplancton et microphytobenthos). Cette dernière peut être considérée comme le premier facteur limitant de la biomasse benthique (Herman *et al.* 1999).

La répartition et la structure des communautés benthiques (assemblage d'espèces et dynamique de population) sont également sous la contrainte de **facteurs biotiques** (Figure 0-4). En effet, de nombreuses **interactions inter- et intra-spécifiques**, dépendantes ou non de la biologie et du cycle de vie des espèces, permettent de réguler la structure des peuplements. Les deux principaux types d'interaction sont la prédation et la compétition (Peterson 1979, Reise 1985).

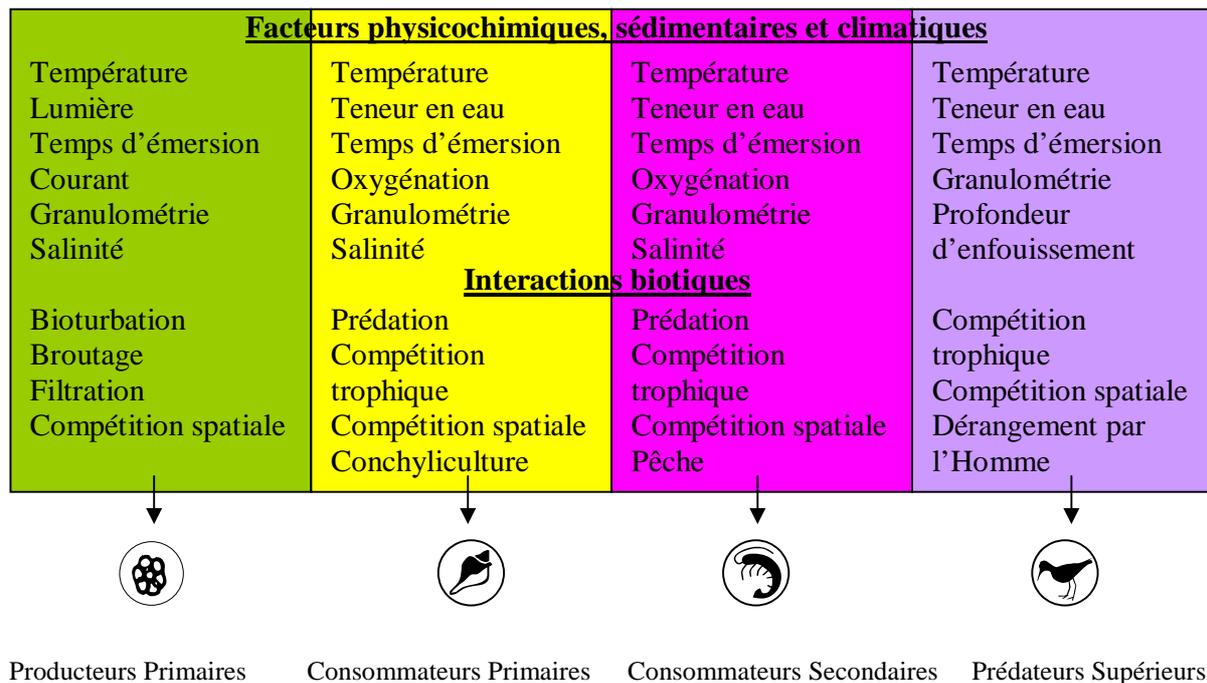


Figure 0-4 Différents facteurs biotiques ou abiotiques agissant sur les densités de population et sur la répartition spatiale et temporelle des quatre principaux compartiments trophiques

Dans notre étude, nous nous intéressons aux **structures spatio-temporelles** d'une partie de la macrofaune benthique : l'embranchement des **mollusques**, ainsi qu'aux **interactions** de toutes natures qui existent entre ces **êtres vivants et leur milieu**. Ce type d'étude à la fois descriptive (facteurs environnementaux et qualité des peuplements ou assemblages d'espèces) et quantitative (biomasse, production et productivité de ces peuplements) fait appel à la **synécologie** (Schroter 1902 *in* Hily 1976). Intégrée dans une approche de réseau trophique, la synécologie permet d'évaluer les transferts de matière et d'énergie entre ces peuplements et leurs principaux prédateurs d'une part (consommation) et de comprendre leur rôle au sein du réseau trophique d'autre part.

-2.3.2.4. L'utilisation du macrobenthos comme bio-indicateur

Les communautés benthiques sont de **bons indicateurs biologiques** de l'état d'un écosystème. De nombreuses études s'intéressent donc à l'influence de changements environnementaux (d'origine anthropique ou non) sur les relations de dominance entre différents groupes d'une communauté (Warwick 1986) ou sur la structure fonctionnelle et trophique de cette communauté (Pearson & Rosenberg 1978). De nombreuses espèces de mollusques sont utilisées comme **bioindicatrices** de pollutions au niveau des populations ou des communautés (Fry & Allen 2003, De Mora *et al.* 2004) comme au niveau des capacités de reproduction ou de développement larvaire (Ruiz *et al.* 1995a, Ruiz *et al.* 1995b) et de conditions environnementales, telles que des gradients (Moreira *et al.* 1993).

En particulier, les mollusques **bivalves** sont largement utilisés comme **bioindicateurs**, car ce sont des organismes sédentaires mais facilement transplantables, à large distribution géographique, intégrateurs et bioaccumulateurs de contamination, tolérants mais non insensibles aux variations des conditions environnementales, dont les populations sont abondantes et stables et dont les réponses comportementales et physiologiques sont faciles à mesurer (Dame 1996). En outre, ils présentent un intérêt pour l'économie et la santé publique. Ils sont donc régulièrement utilisés comme sentinelles de l'état de santé des écosystèmes littoraux (ex : les réseaux de surveillance de l'IFREMER : REMORA, REseau Mollusques des Rendements Aquacoles et REBENT, REseau BENThique).

-2.3.3. *Les limicoles*

Les estuaires et les vasières intertidales sont des **zones d'importance internationale** pour la conservation de nombreuses espèces d'**oiseaux d'eau** (Deceuninck & Mahéo 2000). En effet, ce sont des zones de productivité primaire et secondaire élevée, dont dépendent de nombreuses espèces de canards et de limicoles au cours de leur cycle de vie, notamment en tant qu'étapes au cours de leurs migrations longue-distance pré- et post-nuptiales (Piersma & Jukema 1990) et surtout en tant qu'aires d'hivernage (Piersma *et al.* 1993a). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité spécifique des oiseaux présents sur les vasières intertidales de nos estuaires tempérés dépendent de la biomasse en producteurs et consommateurs benthiques (Wolff 1969, Bryant 1979). Les ressources alimentaires doivent en effet être suffisantes pour subvenir aux **besoins énergétiques durant l'hiver, après la migration post-nuptiale ou avant la migration pré-nuptiale** (Piersma 1990, Ens *et al.* 1994, Piersma 1994).

Les oiseaux d'eau se nourrissent sur **trois types de ressources** : les végétaux (marins ou continentaux), les invertébrés (benthiques ou terrestres) et les poissons (d'eau douce ou de mer), en fonction de leur abondance, de leur accessibilité et de la sélectivité des oiseaux (Colwell & Landrum 1993, Backwell *et al.* 1998). Les limicoles hivernant sur les vasières intertidales sont typiquement **benthivores** (Ysebaert 2000). En effet, ils se nourrissent préférentiellement de macrobenthos sur les vasières européennes, mais dans d'autres sites (tels que sur les côtes Sénégalaises) les limicoles nicheurs sont partiellement insectivores (Guillou & Debenay 1988). La distribution des espèces de limicoles est fortement liée à celle de leur nourriture (Bengtson & Svensson 1968, Evans *et al.* 1979, Colwell & Landrum 1993). En général, le rythme quotidien d'activité des limicoles en hivernage ou migration est lié au rythme des marées (Ysebaert 2000). Ils s'alimentent à basse mer, à marée descendante et montante sur les vasières, puis réalisent leurs activités de confort (sommeil, toilette) à marée haute sur des zones refuges (Le Dréan-Quénechdu & Mahéo 1997).

Les oiseaux d'eaux sont aussi liés à la **société humaine**. D'une part, les limicoles, se situant à un niveau élevé du réseau trophique (Moreira 1997, Degré *et al.* 2006), sont des consommateurs qui réagissent rapidement aux changements de l'écosystème et aux impacts anthropiques (Burton *et al.* 1995, Fitzpatrick & Bouchez 1998, Triplet *et al.* 1998). D'autre part, le public est sensible au devenir des oiseaux. Les oiseaux d'eau sont donc des **bons indicateurs de l'importance écologique d'un site**, sur lesquels se basent de nombreux textes législatifs pour la protection et la conservation des habitats en général et des zones humides en particulier. Ainsi, outre les directives Oiseaux de 1979 et Habitats de 1992, différents textes s'intéressent de près ou de loin à la protection des oiseaux ; les plus connus sont les Conventions de Ramsar en 1971, de Berne en 1979 et de Rio en 1992 respectivement sur la conservation des zones humides, de la vie sauvage et de la diversité biologique (voir Annexe 2).

-2.4. Fonctionnement du réseau trophique et structure spatiale et temporelle de chaque compartiment sous des contrôles « top-down » et « bottom-up »

L'étude des flux de matière ou d'énergie et des interactions entre les organismes constituant l'écosystème conduit à la construction de **réseaux trophiques**, dans lesquels :

- 1- les organismes sont regroupés en **groupes fonctionnels** (ayant les mêmes actions, régimes alimentaires ou niveaux trophiques), dont la croissance et la production résultent du stockage de la matière ou de l'énergie circulant dans le système (Dame 1996).
- 2- coexistent des mécanismes de contrôle « **bottom-up** » (des producteurs primaires aux prédateurs suivant la chaîne alimentaire définie par Lindeman 1942) et « **top-down** » (en cascade depuis les consommateurs jusqu'aux sources comme développé par Fretwell 1987), de telle façon que le fonctionnement d'un réseau trophique soit la résultante nette de tous ces mécanismes simultanés (Hunter & Price 1992).

En effet, ces mécanismes ont un impact en chaîne sur les **abondances** et les **biomasses**. Plus précisément, la limitation de la ressource (contrôle bottom-up) et la prédation (contrôle top-down) influent sur les paramètres de **dynamique de population** (reproduction, recrutement et mortalité) et la **distribution spatiale** des différentes espèces appartenant à chacun des niveaux trophiques : prédateurs (représentés par les limicoles, en haut), consommateurs primaires (représentés par la macrofaune, au centre) et producteurs primaires (représentés par le microphytobenthos ou le phytoplancton, en bas) (Figure 0-5).

Ainsi, 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 (Lam *et al.* 2003), puis post-larvaire (Armonies 1994), à la phase adulte (notamment pendant le développement gonadique et les hivers rudes) (Dekker & Beukema 1999). Or, le taux de survie du macrobenthos est sous le contrôle simultané des concentrations en ressource trophique (Kendall *et al.* 1995), principalement détritique et primaire (microphytobenthiques et phytoplanctoniques), et de la pression de prédation par les limicoles (Matthews *et al.* 1992, Hilton *et al.* 2002) ou les poissons ou crustacés épibenthiques (Quammen 1984, Nelson & Bonsdorff 1990, Aarnio & Mattila 2000). De même, la structure en taille ou en âge des populations de macrofaune dépend non seulement de la réussite des recrutements (Bachelet 1987, Beukema *et al.* 1993, Robles 1997), mais aussi du taux de survie par cohorte ou classe de taille (Bachelet 1982), notamment en fonction de la sélectivité de leurs prédateurs (Lifjeld 1984, Matthews *et al.* 1992, Zwarts & Blomert 1992, Moreira 1994). La qualité de la ressource nutritive agit également sur la biomasse de la population et sur la profitabilité des individus (Zwarts 1991), et la biomasse individuelle des individus influe également sur leur sélectivité par les prédateurs (Zwarts & Blomert 1992, Zwarts & Wanink 1993). Enfin, la distribution spatiale de la macrofaune est très probablement sous l'influence d'une part de la micro-répartition des microalgues et d'autre part de la pression de prédation par l'épifaune vagile et les limicoles.

La répartition des **prédateurs** (en groupes d'individus et au sein des groupes) dépend elle-même de la distribution spatiale de la macrofaune (Wolff 1969, Piersma *et al.* 1995). La capacité d'accueil d'un site dépend de l'abondance des proies et de la compétition entre limicoles (Goss-Custard 1985, Goss-Custard *et al.* 2002), mais aussi du taux de prise énergétique et de ses conséquences sur la valeur reproductive des limicoles (Van Gils *et al.* 2004). En effet, la masse individuelle des limicoles (Zwarts *et al.* 1990b), l'importance de leurs réserves de graisse (Piersma 1990, Piersma & van Brederode 1990) et leur taux de survie (Goss-Custard 1978) dépend de la biomasse accessible en proies et des dépenses énergétiques sur le site d'accueil (Pienkowski *et al.* 1984, Kersten & Piersma 1987, Morrison *et al.* 1997, Van Gils *et al.* 2003b). Pour les prédateurs migrateurs, comme les limicoles, la phénologie de la migration pourra être légèrement modifiée en fonction de la dynamique des populations proies (Goss-Custard *et al.* 2002).

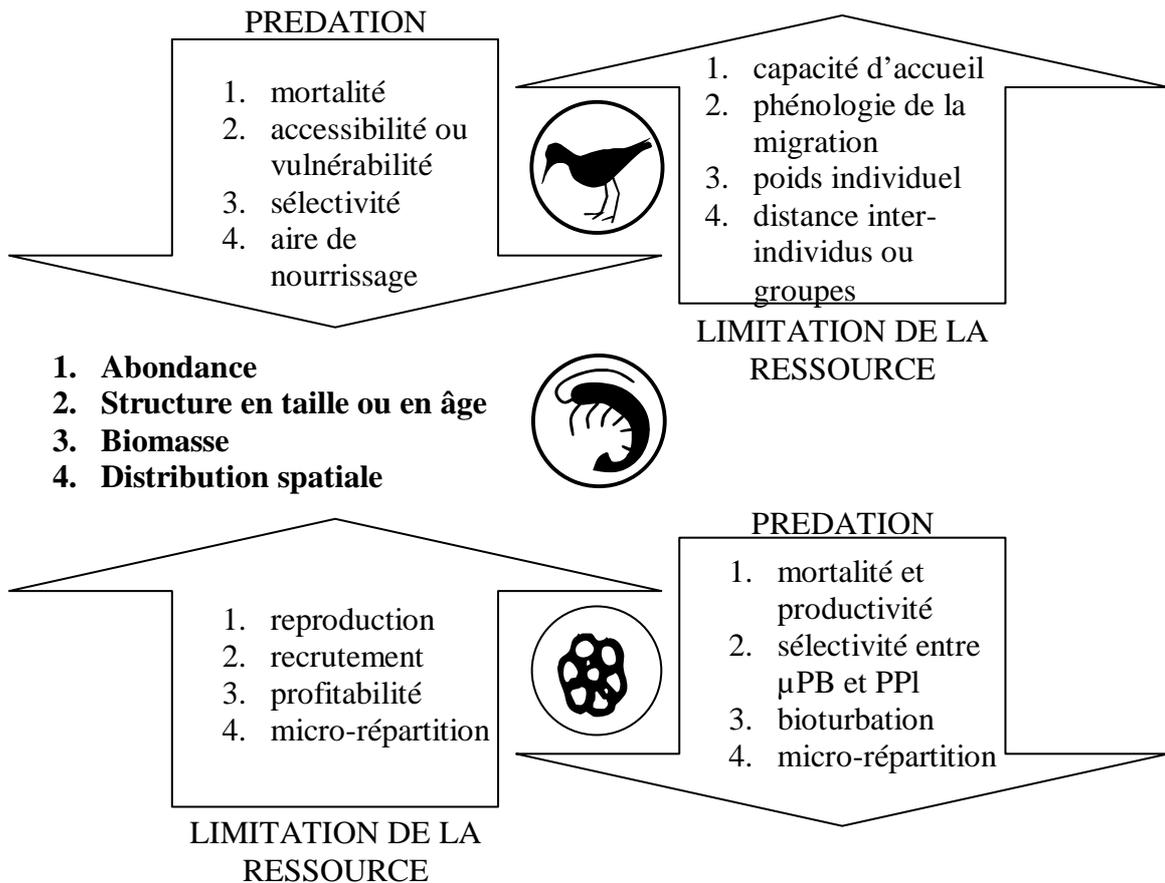


Figure 0-5 Schéma conceptuel des relations TOP-DOWN (prédation) et BOTTOM-UP (limitation de la ressource)

La micro-répartition des **producteurs primaires** peut également être modifiée par la pression de broutage (Smith *et al.* 1996) et de bioturbation (Orvain *et al.* 2004) par la macrofaune benthique. Selon la théorie du mutualisme cybernétique de Odum & Biever (1984), les herbivores stimulent la production primaire de telle manière qu'il existe un bénéfice mutuel des plantes et des herbivores résultant des mécanismes simultanés de contrôle « bottom-up » et « top-down ». Ainsi une pression modérée de la macrofaune benthique, même si elle induit des mortalités microalgales, pourra augmenter la productivité primaire en diminuant la compétition spatiale du biofilm (Admiraal *et al.* 1982). Enfin, la pression de consommation du microphytobenthos et du phytoplancton par la macrofaune dépend de la sélectivité des espèces selon leur régime alimentaire (dépositore, suspensivore ou mixte) (Plante-Cuny 1984), la taille des particules (Ward & Shumway 2004) ou la taille des organes, notamment selon la taille de la bouche chez les nématodes (Rzeznik-Orignac *et al.* 2003), la longueur des siphons ou des branchies chez les mollusques (Zwarts & Wanink 1989, Kamermans 1994).

-2.5. Capacité d'accueil et gestion des espaces pour les limicoles hivernants

-2.5.1. Définition de la capacité d'accueil d'un milieu

La **notion de capacité d'accueil** ou capacité de charge (*carrying capacity*) est une notion vague et **confuse**, dont Dhondt (1988) déconseille l'usage. Selon lui, lorsque l'interaction entre une population animale et l'environnement dans lequel elle vit conduit à une densité d'équilibre de cette population, mieux vaut éviter de parler de « capacité d'accueil de l'environnement ». Pourtant, la capacité d'accueil est souvent utilisée comme si c'était une propriété mesurable de l'environnement (Dhondt 1988), et reste largement usitée dans des modèles écologiques et économiques. Parfois considérée comme une contrainte indépendante (une boîte noire ou une asymptote, ou encore comme « la valeur d'équilibre K de l'équation logistique » (Odum 1953)), la capacité d'accueil est plutôt une **variable interactive dépendante à la fois des paramètres de dynamique des populations et des nombreux facteurs anthropiques et environnementaux** qui les contraignent (Scarnecchia 1990). Les études les plus récentes considèrent la capacité d'accueil comme un concept **heuristique**, qui encourage à une analyse détaillée du fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, la notion est de plus en plus utilisée par les écologues, par exemple pour étudier la capacité de charge de systèmes conchylicoles (Raillard & Ménesguen 1994, Dame & Prins 1998), ou agricoles (Scarnecchia 1990, Roe 1997), pour prévoir l'impact de la croissance de la population humaine (Price 1999) ou pour comprendre la dynamique des écosystèmes à différents niveaux d'organisation, de la communauté à la biosphère (del Monte-Luna *et al.* 2004). Pour Price (1999), c'est une croyance humaine validée par l'homme pour évaluer la croissance des populations humaines dans une perspective historique. Pour Scarnecchia (1990), il s'agit plutôt de l'optimisation de la gestion d'un système, c'est-à-dire du « nombre optimal d'animaux ou d'unités ou de niveau de stock permettant d'atteindre des objectifs de gestion donnés ». En l'absence d'actions anthropiques de gestion, il s'agit alors de l'optimisation naturelle des stocks jusqu'à un niveau optimal asymptotique ou cyclique en fonction des variables environnementales (Scarnecchia 1990). Une définition très large a été proposée par del Monte-Luna *et al.* (2004) : « **la capacité d'accueil est la limite de croissance ou de développement de chaque ou de tous les niveaux hiérarchiques d'intégration biologique, commençant par la population, et formé par des processus et des relations interdépendantes entre des ressources finies et les consommateurs de ces ressources** ».

-2.5.2. La capacité d'accueil pour les limicoles

De nombreuses études se sont intéressées à la capacité d'accueil d'un site pour les limicoles (parmi les plus récentes : Goss-Custard *et al.* 2002, Van Gils *et al.* 2004). Pour les populations résidentes, la capacité d'accueil représente la **taille d'équilibre de la population sur le site**, c'est-à-dire le nombre d'individus pour lequel le taux de natalité est égal au taux de mortalité (Goss-Custard

et al. 2002). En revanche, pour les populations migratrices, la capacité d'accueil d'un site dépend des paramètres de la population (natalité et mortalité densité-dépendante) dans le site de nidification et dans chacun des sites d'accueil. En effet, la taille de la population peut être fortement affectée par un taux de mortalité dans l'un ou l'autre de ces sites d'accueil. La capacité d'accueil d'un site d'hivernage peut donc être définie comme **le nombre maximal d'animaux migrants que peut supporter un site donné, pendant un temps donné, en fonction d'un mode de gestion du site et de l'état général de la population animale** (Goss-Custard *et al.* 2002). Cependant, la plupart du temps, les limicoles quittent le site ou meurent de faim avant que la capacité d'accueil ne soit atteinte (Goss-Custard *et al.* 2002). En outre, Goss-Custard *et al.* (1994) ont montré que la mortalité des limicoles est densité-dépendante et que la forme du modèle de mortalité dépend du nombre initial d'individus, de leur densité par hectare, de la perte d'habitat (ou de ressources) et des relations de dominance entre individus.

Pour comprendre quel est l'impact de la gestion du site et de ses ressources trophiques sur le **taux de survie** ou la **proportion de limicoles accumulant des réserves énergétiques** sur le site avant la migration pré-nuptiale, Goss-Custard *et al.* (2002) ont développé un modèle simple individu-centré sur la consommation des limicoles en fonction de la compétition et de la quantité d'énergie stockée. La capacité d'accueil varie non seulement en fonction de la densité de proies consommables (F_{cons}), mais aussi en fonction du nombre de limicoles (N) et de leur ration journalière moyenne (r) : $S = F_{\text{cons}} / rN$. Ils conseillent de l'exprimer en **nombre maximal de limicoles-jours** lorsque la compétition est faible (< 30 % d'interaction) et en **nombre maximal de limicoles survivants** lorsque la compétition est forte (30-50 % d'interaction). En effet, le taux de prise énergétique des limicoles est une réponse fonctionnelle exponentielle rapide (réponse A, avec un taux de prise maximal rapidement atteint) ou lente (réponse B, taux de prise maximal non atteint) à l'augmentation de la densité des proies. La capacité d'accueil d'un site est alors plus influencée par la compétition et la quantité de réserves énergétiques pour des limicoles ayant une réponse fonctionnelle lente (type B) que pour des limicoles atteignant rapidement leur taux de prise énergétique maximal (Goss-Custard *et al.* 2002). Goss-Custard *et al.* (2002) ont montré que la capacité d'accueil diminue 1- quand la réponse fonctionnelle des limicoles dépend trop de la densité de proies, 2- quand leur efficacité d'exploitation diminue, 3- lorsqu'ils sont en contact avec des compétiteurs et 4- s'ils n'ont pas assez de réserves énergétiques. Toutefois, exprimer la capacité d'accueil des limicoles en fonction de leur taux de prise conduit généralement à des sur-estimations ou des sous-estimations de celle-ci (Van Gils *et al.* 2004). L'exprimer comme un **taux de changement de la valeur reproductive** des limicoles répond mieux à la considération de la capacité d'accueil comme « **fitness** » d'une population (Van Gils *et al.* 2004). La capacité d'accueil des limicoles semble également liée à la **latitude**. Dans les estuaires tempérés de l'hémisphère Nord, les densités de limicoles et la capacité d'accueil sont généralement plus faibles que dans l'hémisphère Sud (Hockey *et al.* 1992, Turpie & Hockey 1996).

-2.5.3. Alternative aux approches populationnelles ou énergétiques de la capacité d'accueil

Sur l'anse de l'Aiguillon, les conditions d'observation et de suivi des limicoles (éloignement de la côte et difficulté d'accès aux vasières) ne permettent d'évaluer ni les taux de survie, ni les taux de prise énergétique, ni encore la compétition inter- et intra- spécifique chez les limicoles hivernants. En outre, la forme circulaire de l'anse et les larges prés-salés la bordant créent une dispersion élevée et aléatoire, en fonction des conditions climatiques, des limicoles à marée haute. Il est alors difficile de capturer quelques individus pour mesurer *in situ* leur balance énergétique. La capacité d'accueil du site pour les limicoles ne peut donc être abordée que sur la base de **comparaison entre les stocks de proies consommables** sur le site et **l'estimation des consommations** à partir de données bibliographiques. Outre ces estimations, nous avons utilisé une **approche originale**, qui permet d'aborder la notion de capacité trophique non plus d'un point de vue oiseau centré (taux de survie, compétition, balance énergétique), mais d'un point de vue **écosystémique**. Pour cela, nous nous sommes intéressés au **fonctionnement du réseau trophique** dans son ensemble, à la **place des limicoles dans ce réseau** et à la **sensibilité de ce compartiment face à des modifications des ressources disponibles** en macrofaune.

-3. Objectifs de la thèse

-3.1. Objectif global, site et modèle d'étude choisis

Cette étude a pour objectif global de contribuer à une meilleure compréhension de la **variabilité de l'écosystème** « vasière intertidale sous influence estuarienne » et du **fonctionnement des réseaux trophiques** de ce type d'écosystème. En effet, un « écosystème » est constitué de son biotope et de sa biocénose, laquelle est organisée en un réseau trophique dont la représentation la plus simplifiée est celle de la pyramide (avec à la base les producteurs primaires et au sommet les prédateurs supérieurs) (Figure 0-6). L'amélioration des connaissances *a priori* et le développement de modèles descriptifs du fonctionnement de ces réseaux trophiques sont les outils scientifiques complémentaires actuellement recommandés dans l'aide à la décision pour **la gestion et la conservation des zones humides**.

Pour atteindre cet objectif global, il est nécessaire de s'intéresser tout d'abord à un site particulier. La **réserve naturelle de l'anse de l'Aiguillon** est le site choisi. Peu étudié jusqu'alors, ce site requiert l'acquisition de toutes les connaissances manquantes (sur les communautés macrobenthiques et les facteurs physiques et biologiques qui les contraignent) pour définir au mieux cette entité géographique et fonctionnelle. Le fonctionnement de cette entité est notamment étudié des points de vue spatial, dynamique et trophique.

Cette étude est principalement focalisée sur **la malacofaune et les limicoles** de l'anse de l'Aiguillon. En effet, au sein du macrobenthos, composant clef des écosystèmes estuariens, la malacofaune représente un échelon trophique de première importance par sa biomasse (Sauriau *et al.* 1989, Sauriau 1992) et ses flux de matière (Minagawa & Wada 1984). La structure et la dynamique des **peuplements benthiques, et en particulier des mollusques**, traduit l'état de l'environnement et l'influence des activités anthropiques (Guerra-Garcia & Garcia-Gomez 2004). De même, les **limicoles** ont été largement utilisés dans de vastes programmes d'évaluation des zones humides, comme des organismes **intégrateurs** des changements environnementaux (Burton *et al.* 1995, Pienkowski & Davidson 1997, Piersma & Baker 2000, Webster *et al.* 2002, Atkinson *et al.* 2003), du fait de leur position élevée dans le réseau trophique (Moreira 1997).

-3.2. Plan de la thèse

C'est par une approche descriptive, multivariée, corrélative et intégrée que nous tenterons de **comprendre la variabilité spatiale et temporelle des populations de malacofaune benthique et de leurs principaux prédateurs, les limicoles**, hivernant sur la baie de l'Aiguillon et **leur place au sein du réseau trophique intertidal de l'anse de l'Aiguillon**.

Avant de construire un modèle de réseau trophique, il est essentiel de connaître le fonctionnement de ses principaux compartiments : non seulement leurs biomasses, mais aussi leurs dynamiques saisonnières (notamment pour évaluer leur productivité), leurs échanges avec l'extérieur du système et leurs interactions biotiques et abiotiques internes possibles. Pour cela, le manuscrit est organisé en quatre parties (Figure 0-6) :

La première partie a pour but de décrire **l'anse de l'Aiguillon**. Elle est constituée de trois chapitres. Le premier est un état de l'art sur les caractéristiques géographiques, hydrologiques, géologiques et morphologiques de l'anse de l'Aiguillon (Chapitre 1). La première partie fait ensuite état des différents enjeux - socio-économiques et écologiques - liés à la gestion de la région et plus particulièrement de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (Chapitre 2). Dans le troisième chapitre, nous avons décrit la variabilité spatiale et temporelle des paramètres bio-sédimentaires, afin de réaliser une typologie des sédiments de l'anse de l'Aiguillon (Chapitre 3).

La seconde partie a pour but de comprendre la **répartition spatiale des espèces de mollusques** sur les vasières intertidales de la baie de l'Aiguillon et le bas estuaire de la Sèvre Niortaise (Chapitre 4) et la **dynamique de population** des espèces principales de bivalves (Chapitre 5), en fonction des différents facteurs environnementaux et à différentes échelles spatiales et temporelles. Ce quatrième chapitre permet également d'évaluer la productivité du site et de prendre en compte la saisonnalité des assemblages d'espèces et des biomasses disponibles ou accessibles pour les niveaux trophiques supérieurs.

La troisième partie est centrée sur le peuplement des **limicoles** hivernant sur les vasières de l'anse de l'Aiguillon. Après avoir décrit les espèces présentes, la dynamique à long terme de leurs abondances et la phénologie de leur migration sur l'anse de l'Aiguillon (Chapitre 6), nous nous sommes intéressés à la **répartition spatio-temporelle des limicoles** en hivernage et aux principaux facteurs pouvant influencer cette répartition (Chapitre 7). Enfin, nous avons appréhendé la notion de capacité d'accueil d'un site pour les limicoles hivernants par une revue bibliographique de leur écologie alimentaire et par une estimation préliminaire de leur consommation (Chapitre 8).

Enfin, la quatrième partie nous permet d'intégrer l'ensemble des données biosédimentaires, macrobenthiques et avifaunistiques dans un modèle de **réseau trophique**. Après avoir caractérisé les flux trophiques possibles (entre limicoles, macrofaune et producteurs primaires) au moyen de la technique du **traçage isotopique naturel de l'azote et du carbone** (Chapitre 9), nous avons estimé ces flux en carbone sur un mètre carré moyen de vasière intertidale par **analyse inverse des flux de deux modèles saisonniers du réseau trophique** couplant benthos et pélagos et annuellement à l'équilibre (Chapitre 10).

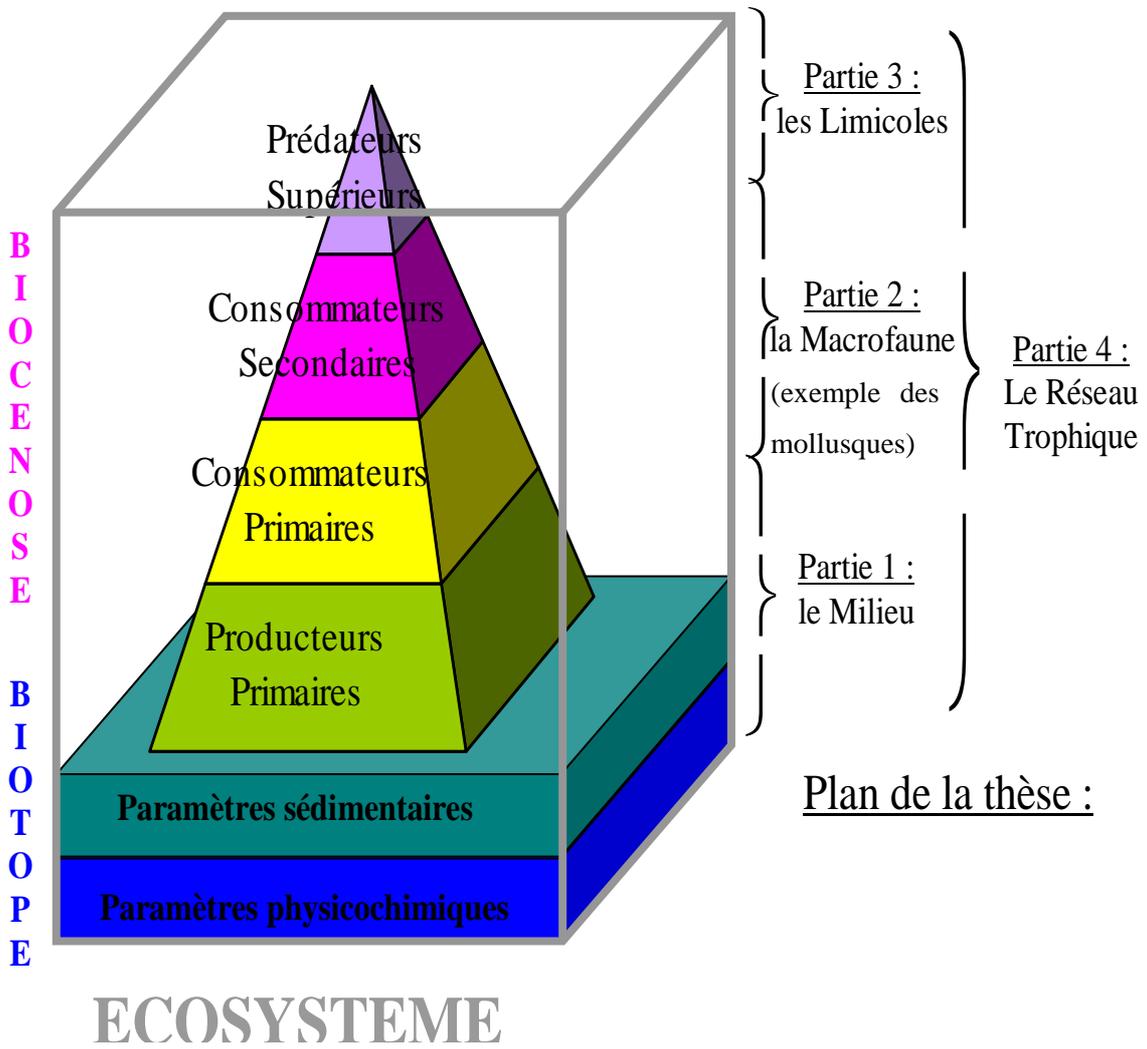


Figure 0-6 Schéma conceptuel et plan de la thèse en 4 parties : le milieu, la macrofaune, les limicoles et le réseau trophique

Partie 1 :

L'anse de

l'Aiguillon

Chapitre 1 :

*Caractéristiques géographiques,
hydrologiques, géologiques et
morphologiques*

1. Caractéristiques géographiques, hydrologiques, géologiques et morphologiques

1.1. Introduction

Ce premier chapitre constitue un état des connaissances sur les caractéristiques 1- géographiques, 2- hydrologiques, 3- géologiques et 4- morphologiques de l'anse de l'Aiguillon. Les quatre parties de ce chapitre s'appuient sur une littérature grise des différents acteurs locaux, notamment l'IFREMER et la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon, et sur quelques travaux de thèse sur l'anse elle-même (Verger 1968a, Lorin 1970) et sur le domaine proche du Pertuis Breton (Hily 1976, Barillé 1996).

L'objectif de ce chapitre est de **présenter le site d'étude**, sa **connexion**, *via* le réseau hydrographique et l'hydrodynamisme, avec les autres entités géographiques régionales et sa **structure géomorphologique actuelle** résultant de lents processus géologiques. Dans notre approche écosystémique, il est en effet essentiel de situer notre **système d'étude, ouvert et dynamique**, dans son contexte géographique et historique.

1.2. L'anse de l'Aiguillon : entité géographique

1.2.1. Localisation du site d'étude

L'anse de l'Aiguillon est localisée à une latitude moyenne sur la côte atlantique française : entre 46°13' et 46°19' de latitude Nord. Ses coordonnées longitudinales sont comprises entre 1°13' et 1°07' Ouest (Figure 1-1). Elle est localisée au nord-est de la mer des Pertuis Charentais, plus précisément à l'est du Pertuis Breton, bras de mer entre l'île de Ré et le continent. Les rives continentales de l'anse sont situées sur les côtes de Charente-Maritime et de Vendée, dans la partie la plus occidentale du Marais Poitevin. Marais Poitevin et Pertuis Breton constituent donc deux entités géographiques à l'interface desquelles l'anse de l'Aiguillon forme une troisième entité géographique, site de notre étude.

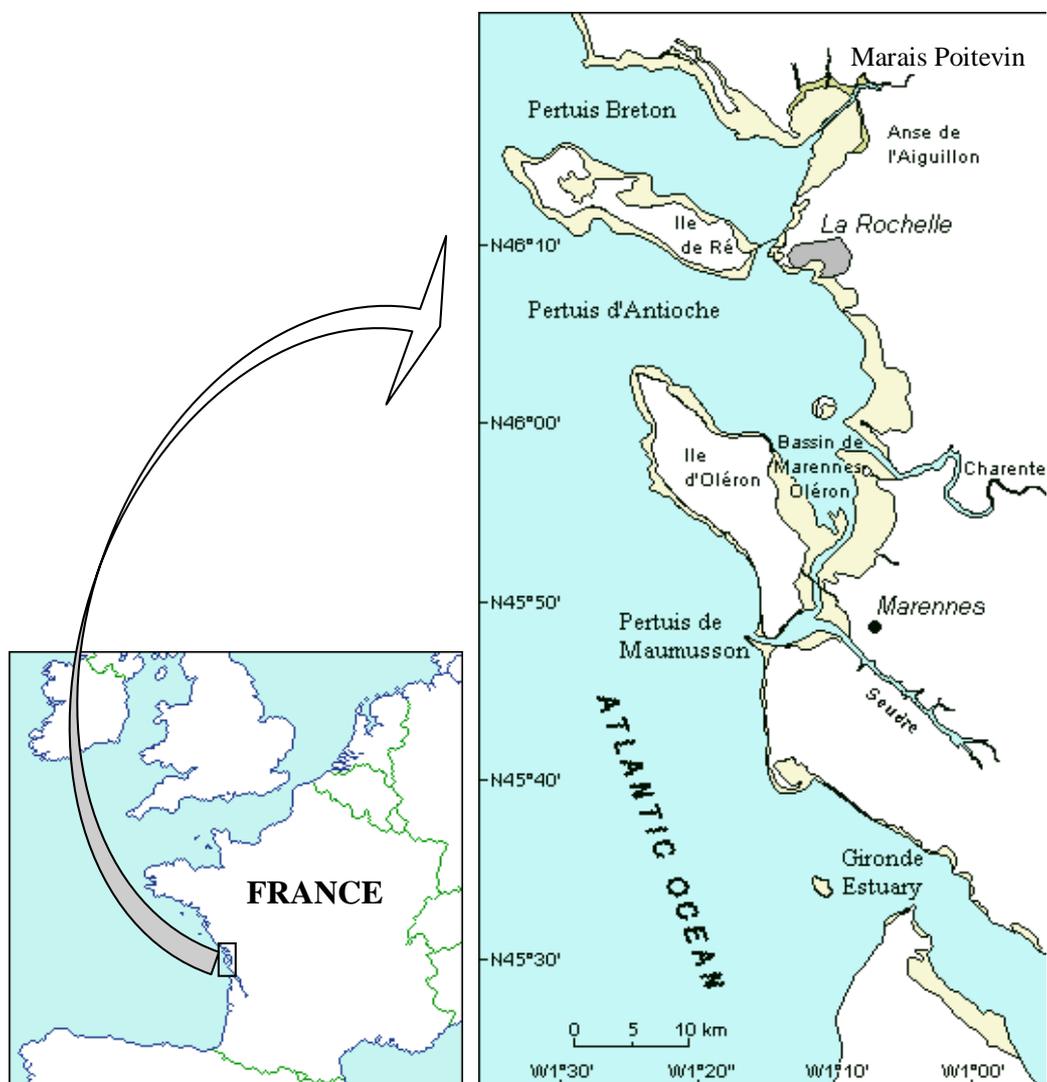


Figure 1-1 Localisation géographique de l'anse de l'Aiguillon sur le littoral français (à gauche) et dans la mer des Pertuis Charentais (à droite)

1.2.2. Trois entités géographiques connectées

1.2.2.1. Le Marais Poitevin

Région naturelle, limitée au Nord et à l'Est par la plaine calcaire du Poitou et au Sud par les bois de l'Aunis, le marais poitevin est un pays bas, plat et souvent humide (Figure 1-2), formé d'argile marneuse et coupé de fossés, de canaux et de digues (Welsch 1919 *in* Verger 1968b). Il est le résultat d'un assèchement progressif du golfe des Pictons, comblé comme les autres **anciens golfes marins** au cours du quaternaire. Cet **envasement naturel**, depuis moins de 10 000 ans, par des sédiments essentiellement marins (Joussaume 1998) a été accompagné de mesures volontaires depuis le XI^{ème} siècle afin de gagner sur la mer des terres agricoles. Il a conduit à la formation de massifs dunaires (dépôts de sable, sur la pointe d'Arcay), de vallées de rivières (Sèvre Niortaise) et de vastes marais, doux ou salés. Ces marais, constitués de « bri » (argile marneuse à *Scrobicularia plana*, vase marine ou alluvions du quaternaire), sont de deux types : le **marais desséché**, constituant de nouvelles « prises », terres conquises sur la mer protégées par de hautes digues, forme des plaines plates sans arbres avec de nombreux fossés et quelques îles rocheuses, et le **marais mouillé**, vers les terres hautes, formé de prairies naturelles entrecoupées de canaux bordés d'aulnes, de saules et de frênes (Welsch 1919 *in* Verger 1968b).

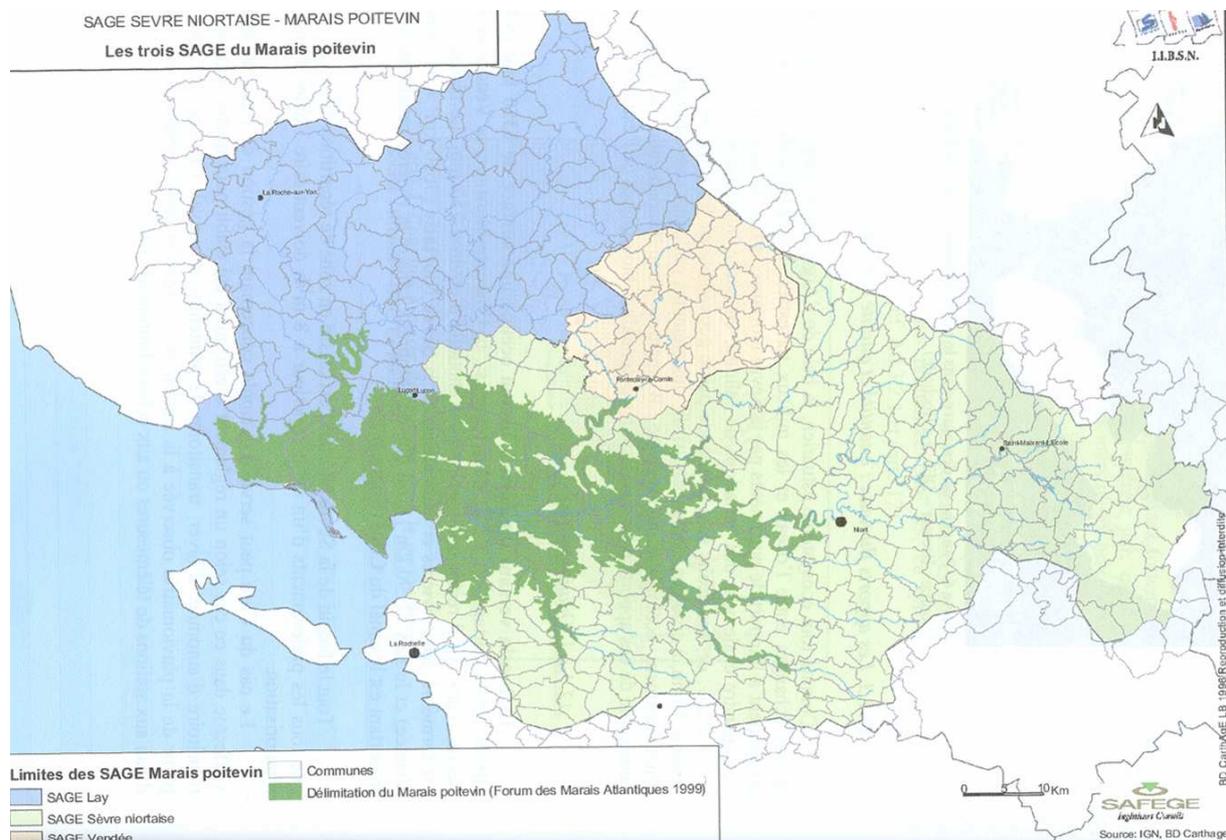


Figure 1-2 Limite des trois Schémas d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SAGE) du Marais Poitevin

1.2.2.2. Le pertuis Breton

Le **pertuis Breton** est une unité marine macrotidale (forts coefficients de marée) de 25 km de long orientée est / ouest. Il est limité au nord par la côte sud du département de la Vendée, à l'est par la côte nord de la Charente-Maritime et au sud par l'île de Ré (Figure 1-3). Il communique à l'ouest avec l'Océan Atlantique par une ouverture de 10 km, et au sud avec le pertuis d'Antioche et la baie de La Rochelle par le courreau de La Pallice (< 2 km). Sa superficie couvre environ 360 km². Ce bassin est **peu profond**. La bathymétrie moyenne est inférieure à 10 m et les fonds d'une profondeur inférieure à 5m des cartes marines représentent les deux-tiers du pertuis. Une fosse, de profondeur maximale de 55 m, s'étend sur une dizaine de kilomètres de l'entrée du pertuis jusqu'à 2 km au nord de l'île de Ré : la fosse de Chevarache (Ryckaert *et al.* 2000).

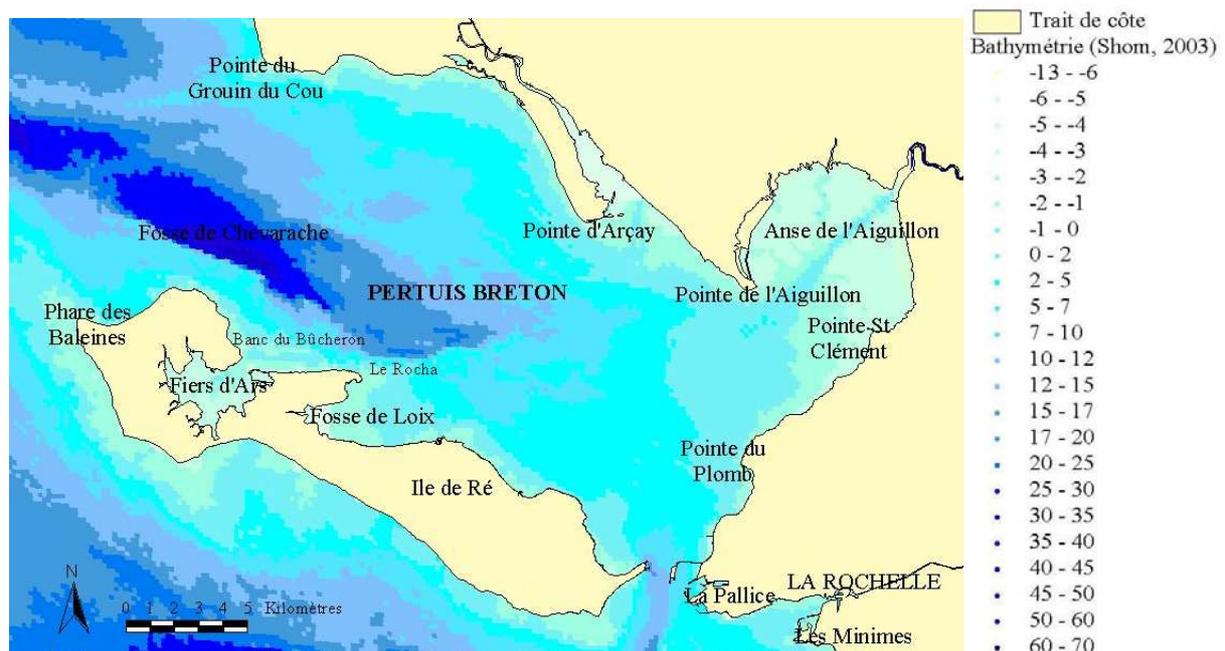


Figure 1-3 Carte bathymétrique du Pertuis Breton (données SHOM, 2003) sur laquelle sont situées les principales anses et pointes sédimentaires

1.2.2.3. L'anse de l'Aiguillon

Si l'on néglige les vasières limitées du Fiers d'Ars et de la Fosse en Loix, sur la façade nord-ouest de l'île de Ré, l'anse de l'Aiguillon apparaît comme le plus **septentrional** des ensembles de **wadden** du littoral du bassin Aquitain (Verger 1968a). Localisée aux latitude et longitude moyennes de 46°15' N - 1°10' O, l'anse de l'Aiguillon, depuis la pointe de l'Aiguillon à la Pointe Saint-Clément (Figure 1-3), couvre une surface de 4900 hectares, dont plus de 1100 hectares de schorre (500 ha de mizottes et 600 ha de prés-salés) et près de 3400 hectares de slikke. Cet espace est alimenté par les eaux de l'océan Atlantique et par **les cours d'eau** qui s'y jettent dont les trois principaux sont le Lay, la Sèvre Niortaise et le Curé.

A ces principaux cours d'eau s'ajoute, en aval, un chevelu complexe de **canaux** qui drainent le marais poitevin. Les principaux canaux et chenaux ont un exutoire à la mer dans l'anse de l'Aiguillon (Chenal de Raque, Chenal Vieux, Canal du Curé, Canal de Luçon) ou dans le cours aval de la Sèvre (Figure 1-4).

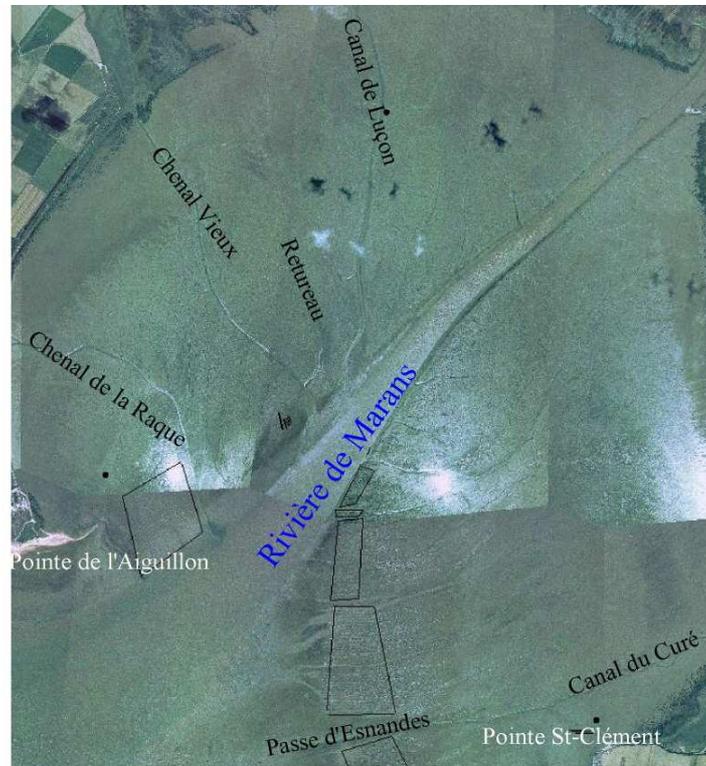


Figure 1-4 Orthophotographies de l'anse de l'Aiguillon, sur lesquelles apparaissent les pointes rocheuse de Saint-Clément et sableuse de l'Aiguillon, les canaux et chenaux, la rivière de Marans, ainsi que les principales zones conchylicoles (encadrées) (© IGN images TIFF géoréférencées en Lambert II étendu, par dalles de 1x1 km²)

1.3. Hydrologie du site

1.3.1. Les cours d'eau

La superficie totale des **bassins versants** et des zones de marais drainés par les cours d'eau est de 6 100 km² (Anonymes 2000).

1.3.1.1. La Sèvre Niortaise

Elle prend sa source à l'est de Niort, dans les Deux-Sèvres, et se jette dans l'anse de l'Aiguillon. La Sèvre Niortaise, dont l'estuaire matérialise pour l'essentiel la limite entre les départements de la Charente-Maritime et de la Vendée, comporte un bassin versant de 3 400 km². Ses principaux affluents sont le Mignon, La Vieille Autise, La Jeune Autise et la Vendée, drainant les eaux

des marais qu'ils traversent. Le réseau hydraulique, est, au niveau de l'estuaire, particulièrement complexe. La Vieille Sèvre, le canal évacuateur de la Sèvre et le canal maritime permettent chacun une partie de l'écoulement de la Sèvre Niortaise, tandis que les canaux transversaux permettent de dévier le débit d'un secteur à un autre. L'influence de la marée se fait ressentir sur la Vieille Sèvre jusqu'à Marans (Anonymes 2000).

1.3.1.2. *Le Curé*

Petit fleuve côtier se jetant dans l'anse de l'Aiguillon, le Curé possède un bassin versant de 315 km². Canalisé dans sa partie aval, il circule au travers du marais desséché. Il ne coule vers la mer que quelques mois de l'année (Anonymes 2000).

1.3.1.3. *Les débits des cours d'eau*

D'une part, la DIREN a mesuré les débits des fleuves (Anonymes 2000) sur plus de 20 ans : soit un **débit moyen du Lay de 8,7 m³.s⁻¹** (pour 170 m³.s⁻¹ en crue et 0,05 m³.s⁻¹ en étiage) et un débit moyen de la **Sèvre Niortaise de 11,6 m³.s⁻¹** (pour 120 m³.s⁻¹ en crue et 0,15 m³.s⁻¹ en étiage).

D'autre part, la SOGREAH a évalué les débits de crue à l'exutoire pour la Sèvre Niortaise au niveau du pont du Brault à 150 m³.s⁻¹ pour une période de retour de 1,5 an, 200 m³.s⁻¹ pour une période de retour de 5 ans et 230 m³.s⁻¹ pour une période de retour de 25 ans (Ryckaert *et al.* 2000).

La pluviométrie conditionne le débit des cours d'eau qui se jettent dans le pertuis Breton. Ainsi les débits cumulés de crues quinquennales des deux fleuves côtiers approchent 400 m³.s⁻¹. Cependant il n'existe aucune donnée de débits pour les chenaux et canaux débouchant dans l'anse de l'Aiguillon. Les crues induisent, outre un panache de dessalure, une plus forte contamination des premières eaux de crues (Ryckaert *et al.* 2000). L'extension de ces panaches est dépendante, non seulement du débit, mais également des conditions de courants (fonction, entre autres facteurs, du flot et du jusant ainsi que des coefficients de marée) de houles et de clapots et des régimes de vent. Ces paramètres ont été intégrés dans des modèles numériques reproduisant l'hydrodynamique du site et permettant ainsi la simulation de différents scénarios. Ainsi, d'après les résultats des modèles, en période de régime continu, des eaux contaminées issues des bassins versants peuvent rester confinées sur des secteurs conchylicoles sous l'influence du vent (Ryckaert *et al.* 2000).

1.3.2. *L'hydrodynamisme*

Le Pertuis Breton est soumis à un hydrodynamisme général typique d'une baie macrotidale. Les principaux forçages qui contrôlent ce type de baie peu profonde sont la marée, les courants de densité résiduelle, les vagues, les vents (affectant toute la colonne d'eau inférieure à 10 m) et les flux de drainage des rivières (Eisma & Ridderinkhof 1998).

1.3.2.1. Les masses d'eau

Le volume moyen des masses d'eau oscillant dans le pertuis Breton atteint approximativement **3 000 millions de m³** (Ryckaert *et al.* 2000). Les eaux sont soumises aux courants de marées alternatifs, conjugués à une circulation complexe avec des zones tourbillonnaires. La circulation à l'intérieur du pertuis peut se scinder en deux veines principales, de part et d'autre d'une ligne La Flotte en Ré / embouchure du Lay : à l'ouest les courants suivent l'axe du pertuis, à l'est les courants de jusant se dirigent vers le sud (courreau de La Pallice), et le flot vers la baie de l'Aiguillon (Ryckaert *et al.* 2000). Le **temps de renouvellement** des eaux du pertuis **est très long**. Dardignac-Corbeil (1996), citant les travaux du LCHF en 1959 et 1987, signale un temps de résidence des eaux de la partie ouest de l'ordre de 30 jours, alors qu'il serait de 130 jours dans la partie est.

1.3.2.2. Les vents

Le vent est un forçage très influent sur la dynamique du Pertuis Breton et de l'anse de l'Aiguillon du fait de la faible profondeur de la colonne d'eau et génère une turbidité élevée. Pendant l'été, les directions des vents les plus fréquents sont **d'Ouest et de Nord-Ouest** (dépression à l'ouest de l'Irlande). En raison de nombreuses dépressions mobiles traversant le territoire Français pendant le printemps, le flux d'Ouest domine au printemps. Cependant, en hiver (notamment en janvier) le flux d'Ouest disparaît au profit de vents froids d'Est à Nord-Est liés à des anticyclones continentaux peu mobiles. L'intensité des vents est maximale en hiver et au printemps avec une moyenne de 5 m.s⁻¹ et des rafales à 8 m.s⁻¹ (d'après les registres historiques du Centre Départemental de Météorologie de La Rochelle).

1.3.2.3. La houle et le clapot

La houle qui prédomine est principalement **d'Ouest à Nord-Ouest**. En effet, les côtes Vendéennes limitent les longs fetchs dirigés vers le Nord (distances d'action du vent sur l'océan) et l'île de Ré abrite une grande partie du pertuis Breton des houles océaniques vers le Sud. Les houles se concentrent essentiellement sur la pointe ouest de l'île de Ré, où elles sont brisées par les prolongements rocheux de la pointe des Baleines. Cependant, les houles frappent les côtes vendéennes de Jar-sur-mer et la pointe du Groin du Cou. Si les houles frappant la côte Sud-Vendéenne participent à la formation de flèches sableuses dans l'estuaire du Lay (Dardignac-Corbeil 1996) et au niveau de la Pointe de l'Aiguillon (Weber & Garlan 2000), tout le fond du pertuis est relativement bien abrité des houles, et le clapot formé par mauvais temps n'est pas assez violent pour remettre en suspension une fraction importante des sédiments du pertuis (Hily 1976). En revanche, le clapot a une action importante dans la **remise en suspension des sédiments fins sur les estrans**. Provoqué par le vent dans les pertuis, il se caractérise par des **périodes courtes** (< 8 s).

1.3.2.4. Les courants de marée

La **marée semi-diurne** couvre et découvre l'estran deux fois par jour lunaire (24 h 50 mn). Pour les marées moyennes de vives eaux, le **marnage est supérieur à 5 m**. Associées à de forts coups de vent, ces marées engendrent de fortes turbidités, notamment en automne. Les vitesses résiduelles des courants ont été modélisées dans un modèle spatial (2D) pour un coefficient de marée moyen de 75 (Figure 1-5).

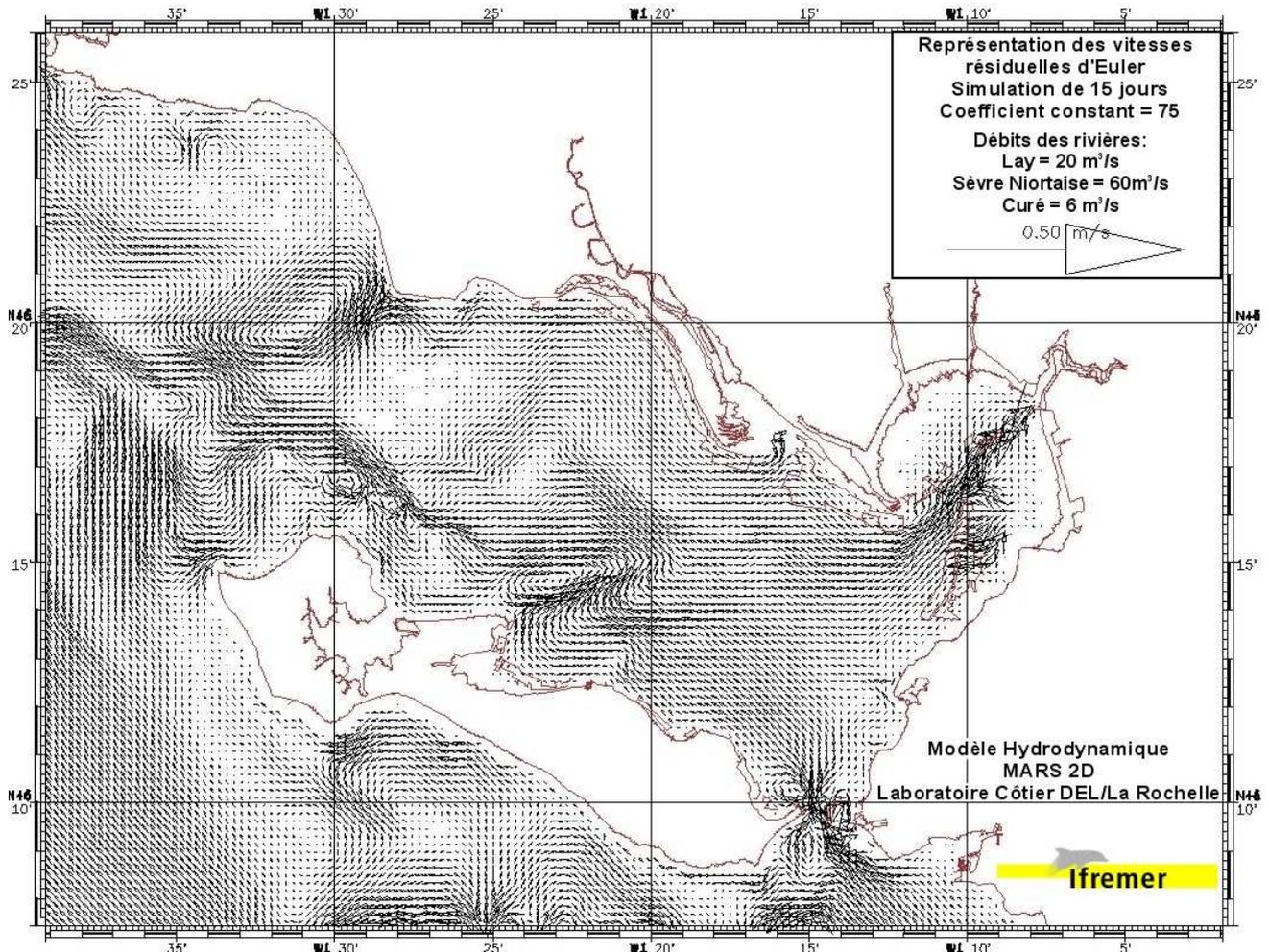


Figure 1-5 Représentations SAM-2D des champs de vitesses résiduelles pour une onde de marée moyenne (coef. 75)
(© DEL- IFREMER)

Les mouvements des masses d'eau sont différents entre flot et jusant :

Au **flot**, l'onde de marée rentre entre la pointe des Baleines et la pointe du Groin du cou. Elle est freinée par les hauts fonds prolongeant la pointe de Loix qui la canalisent entre la pointe d'Arçay et les bancs du rocha et du Préau, où les courants se renforcent, créant des structures périodiques de sables et de vases perpendiculaires à la direction du courant. L'onde de marée s'étend ensuite sur les hauts fonds de l'est du pertuis et va remplir la baie de l'Aiguillon. Les masses d'eaux océaniques créent alors un mélange complexe en rencontrant les eaux continentales sortant de la baie de l'Aiguillon par la Sèvre Niortaise et les chenaux des marais.

Au **jusant**, les courants de marée s'inversent, mais l'onde de flot se sépare en deux masses sur le haut fond du pertuis Breton. Les eaux de vidange de la baie de l'Aiguillon se dirigent d'une part, vers l'ouest, en empruntant le même chemin que les masses d'eaux océaniques apportées par le jusant et d'autre part, vers le sud, où elles rejoignent, par le courreau de la Pallice, les eaux du pertuis d'Antioche. Ces eaux longent ensuite la côte sud de l'île de Ré et s'écoulent, par la fosse d'Antioche, vers le large.

L'ouverture du Pertuis Breton sur l'océan et la sortie vers le Pertuis d'Antioche à travers le couloir de La Pallice génèrent une **circulation résiduelle Nord-Sud** responsable du transport particulaire (Bacher, 1989). Les vitesses maximales des courants atteintes dans le pertuis Breton sont de 0,75 à 1 m.s⁻¹ en vives eaux, mais les courants s'accélèrent dans le courreau de la Pallice (1 m.s⁻¹) et dans la passe du Fiers d'Ars (1,25 à 4,5 m.s⁻¹).

1.4. Les phénomènes géologiques à l'origine de l'anse

1.4.1. Géologie générale de la région

La Vendée et la Charente-Maritime occupent une **zone de transition géologique** entre le massif sud-Armoricain et le bassin Aquitain, mais plus apparentée au bassin armoricain.

Un système de failles d'orientation sud-armoricaine et des dislocations est-ouest sont à la base du **pertuis Breton** (Hily 1976). Les soubassements du pertuis datent du Jurassique. Le substrat marno-calcaire du Marais poitevin est daté du Callovien et de l'Oxfordien, respectivement jurassique moyen et supérieur (Joussaume 1998). Lors de la régression pré-flandrienne, le substratum calcaire-marneux consolidé a été largement érodé par les fleuves (Sèvre Niortaise et Lay), ce qui est à l'origine de la fosse de Chevarache, délimitée par l'île de Ré et plus particulièrement la pointe des baleines et par le banc du Groin du Cou. Le pertuis Breton est donc l'**ancienne vallée ennoyée de la Sèvre Niortaise et du Lay**. Depuis la transgression flandrienne, conséquence directe de la fonte des glaces du Würm, les processus sédimentaires ont joué à plein (Joussaume 1998). Le comblement de la dépression quaternaire réduit la pente et diminue la puissance érosive des cours d'eau, induisant un remblaiement actif, surtout à proximité des embouchures (Vanney 1977), comme en témoigne l'étendue considérable des fonds occupés par les sédiments meubles de **colmatage** (Hily 1976). Ainsi le pertuis Breton a été colmaté par les sédiments meubles actuels. Le substratum rocheux du pertuis Breton n'apparaît plus à nu que sur de faibles surfaces, mais il est toujours présent en influençant les mécanismes de la dynamique sédimentaire. Le pertuis est limité à l'ouest par les seuils de dépôts meubles obturant le talweg (Hily 1976). Le Courreau de La Pallice est une zone de passage entre les vallées de la Sèvre Niortaise et de la Charente.

L'**anse de l'Aiguillon** est quant-à-elle le vestige de l'**ancien golfe poitevin**, en comblement depuis le Flandrien. Ce golfe, en grande partie recouvert par l'argile des polders ou bri ancien à Scrobiculaires, est limité au rebord septentrional du bocage Vendéen (Luçon) par les calcaires jurassiques du *Bathonien* et au promontoire méridional de l'Aunis (Esnandes) par les calcaires jurassiques du *Séquanien* (Lorin 1970).

1.4.2. *Morphogénèse et sédimentation de l'anse de l'Aiguillon*

1.4.2.1. *Morphogénèse*

L'anse de l'Aiguillon est à peu près complètement **délivrée des contraintes structurales que les affleurements de terrains secondaires imposent** encore aux wadden des pertuis d'Oléron ou de l'île de Ré (Verger 1968a). L'absence de perturbations structurales permet à une **morphogénèse alluviale** de développer des flèches littorales libres comme celles d'Arçay et de l'Aiguillon. En arrière de celles-ci et profitant aussi de l'abri lointain de l'île de Ré, la sédimentation construit des **wadden** qui peuvent traduire sans contrainte l'équilibre dynamique des formes et des agents de la morphogénèse propre aux wadden (Verger 1968a). En effet, la croissance des cordons sableux littoraux a permis l'accumulation de bri et permet actuellement le dépôt de vase à l'abri de ces cordons (Lorin 1970). En examinant des cartes du XVII^{ème} siècle, Welsch (1919) considérait que « les deux langues sableuses bordant l'embouchure du Lay (Pointe d'Arçay et Pointe de l'Aiguillon) finiraient par rejoindre la pointe St-Clément et qu'alors le comblement de l'anse de l'Aiguillon serait à peu près terminé ». Alors que l'ouverture de l'anse était passée de 32 km au XVII^{ème} siècle à 6 km en 1919, elle est actuellement de 5 km.

1.4.2.2. *Sédimentation vaseuse active par des apports fluviaux*

Les Wadden subissent en général plus de sédimentation que d'érosion, en volume comme en masse (Verger 1968b). L'anse de l'Aiguillon est donc une zone à **sédimentation active**, depuis les schorres jusqu'aux chenaux, alimentée par le Lay et la Sèvre Niortaise. Ces **fleuves côtiers** ne semblent pas charrier beaucoup de matériel en temps normal mais, lors de crues, roulent des eaux boueuses. Alors que Verger (1968a) déplorait que le débit solide de ces eaux boueuses ne puisse être mesuré, aucune mesure n'est encore accessible actuellement. Si Enjalbert (1960) constatait que **la Sèvre et l'Autize** étaient des rivières paisibles et peu chargées, que la zone drainée par **le Lay** n'était pas soumise à une forte érosion et que les crues pouvaient s'étendre sur le vaste champ d'inondation des parties submergées du marais Poitevin, Welsch (1919) estimait que les eaux fluviales, abondantes en hiver et pendant les crues, entraînaient une grande masse de sédiments dilués. Ces auteurs soupçonnent également quelques apports des eaux de **la Charente et de la Gironde** depuis le pertuis d'Antioche vers l'anse de l'Aiguillon par le détroit de La Pallice.

1.4.2.3. *Sédimentation quartzeuse par érosion des falaises et des crochons sableux*

Outre l'enracinement de sables fins à la pointe St-Clément lié à **l'érosion des falaises**, Lorin (1970) a constaté une correspondance entre la périodicité horizontale des **crochons de sable de la pointe d'Arçay** et celle verticale de la teneur en sable de carottes prélevées à proximité de la pointe de l'Aiguillon. Les lits de sables relevés dans les carottes de la pointe de l'Aiguillon résulteraient donc de l'épandage de sables ayant dérivé depuis les crochons de la pointe d'Arçay *via* des courants littoraux et le taux annuel de sédimentation serait alors de 4 cm, alors qu'il n'est que de 3 cm.an⁻¹ sur le polder le plus proche de l'estuaire de la Sèvre (Lorin 1970). Ainsi, la **sédimentation quartzeuse** de part et d'autre d'un axe profond (fosse de Chevarache – estuaire de la Sèvre) est issue, sur la rive droite de l'anse de l'Aiguillon, des apports provenant du littoral aiguillonais et, sur la rive gauche, d'autres provenant de la pointe de Loix et de la région de Sablanceaux (Lorin 1970).

1.4.2.4. *Apport de sédiments vaseux océaniques par érosion profonde*

Enjalbert (1960) et Welsch (1919) n'excluent cependant pas la source de vase que peuvent constituer les fonds marins. En effet, outre la remontée des vases girondines *via* un courant côtier inverse à la direction générale des courants du plateau continental mis en évidence par Boucard (1963 in Lorin 1970), une **érosion profonde** peut mobiliser des **sédiments océaniques** vers la côte (Welsch 1919). Toute la partie Est du **pertuis Breton** est recouverte par d'importantes **vasières de vase pure** à plus de 80 % de pélites (< 63 µ) (Hily 1976). Ces éléments fins sont présents partout dans le pertuis dans les eaux de percolation des sables fins, dits "**sables fins sales**". Ainsi, le cinquième de la superficie totale du **pertuis Breton** (fonds inférieurs à 5 m) est recouverte de sédiments très fins, vaseux ou sablo-vaseux (Hily 1976), facilement remobilisables. Ces sédiments, étalés par solifluxion ou ruissellement sur la plate-forme continentale lors de la régression du Pléistocène, peuvent avoir été **remobilisés par le transgression flandrienne** et les dépôts actuels seraient la « queue du phénomène » de transgression (Verger 1968a). Si ce phénomène a pu être vérifié pour des galets de *phanite*, de nature pétrographique particulière, ayant dévalé la vallée du Lay jusqu'au Pertuis Breton lors de la régression, aujourd'hui remobilisé sur les côtes d'Arçay, l'origine des sédiments fins de l'anse de l'Aiguillon, de nature minéralogique plus commune, ne peut être confirmée.

1.4.2.5. *Homogénéisation par le brassage marin*

Verger (1968a) a montré que les **argiles** de l'anse de l'Aiguillon sont composées d'*illite*, de *kaolinite*, de *montmorillonite*, et de *chlorite* en moindre quantité, et peuvent être interstratifiées avec dominance d'*illite* ou de *montmorillonite*. Toutes ces argiles se retrouvent dans le lit des cours d'eau du marais Poitevin, laissant supposer une large influence des apports sédimentaires par la terre ferme et les cours d'eau (Verger 1968a). Cependant, le faible débit des cours d'eau ne permettant pas cette

forte sédimentation, la **reprise de sédiments homogénéisés par le brassage marin** permettrait d'expliquer à la fois cette sédimentation très active et l'**homogénéité des sédiments** de l'anse de l'Aiguillon (Verger 1968a).

1.4.2.6. L'envasement de l'anse

La baie de l'Aiguillon est donc un **bassin de décantation** où se déposent les suspensions fines apportées par les rivières et chenaux de la baie de l'Aiguillon. **La déposition des limons et des argiles**, par gravité ou par attraction capillaire, résulte de facteurs variés (Verger 1968b) : 1- la chute de particules peptisées dans les eaux calmes dépourvues d'ions floculants, 2- la floculation en présence d'électrolytes d'eau de mer, à des vitesses de déposition jusqu'à 5 cm.s^{-1} pour des agrégats de 40μ , 3- l'agglomération de particules argileuses en suspension par les mollusques sous forme de pseudofèces ou de fèces, 4- la floculation autour de matières organiques ou de diatomées. Gouleau (1975) remarque que le matériel détritique d'origine terrestre sédimentant dans l'anse de l'Aiguillon est facilement remis en suspension. En outre, les établissements conchylicoles anciens et leurs vestiges actuels peuvent participer à l'envasement naturel de l'anse, d'une part biologiquement, par le rejet de quantités importantes de fèces par les huîtres et les moules, et d'autre part physiquement, en freinant les courants (Hily 1976).

L'accumulation de matériaux cohésifs se traduit par un comblement régulier dans le temps ($250\,000 \text{ m}^2/\text{an}$ gagnés sur la mer), de part et d'autre de l'estuaire de la Sèvre Niortaise, plus important dans la partie Nord, derrière la longue pointe de l'Aiguillon, qu'au sud, derrière la pointe Saint Clément (Enjalbert 1960). Les mouvements sédimentaires peuvent aussi s'observer à la pointe d'Arçay, bordant l'estuaire du Lay, dont la flèche sableuse croît d'un crochon tous les onze ans (Dardignac-Corbeil 1996), soit de $30\,000 \text{ m}^2/\text{an}$ (Weber & Garlan 2000).

Verger (1968) constatait qu'une sonde pouvait traverser parfois plus de **30 m de vase homogène** sans rencontrer le sous-sol rocheux. Le **taux de sédimentation** sur l'anse de l'Aiguillon pouvait varier de 2 à 12 cm.an^{-1} de vase molle (mollin) selon que les mesures étaient faites dans la partie supérieure et inférieure ou moyenne de la slikke (Verger 1968a). De même, Lorin (1970) observait un taux de décantation de 3 cm.an^{-1} . **L'envasement naturel** de l'anse de l'Aiguillon atteignait plus récemment une moyenne de 1 cm.an^{-1} d'après Barillé (1996) et $1,5$ à 2 cm.an^{-1} d'après la SOGREAH (1994). Le taux de sédimentation étant plus faible rive gauche que rive droite de la Sèvre Niortaise (Lorin 1970, Weber & Garlan 2000). Ainsi, l'estuaire de la **Sèvre Niortaise** ne constitue ni une voie de pénétration ni une voie d'apport des sédiments sableux, mais plutôt, par son prolongement dans la **rivière de Marans**, une barrière empêchant leur passage de la pointe de l'Aiguillon vers la pointe St-Clément (Lorin 1970). La granulométrie des fonds plats de la rivière de Marans, à forte proportion d'argile, demeure cependant moins fine que celle du reste de l'anse en dehors des environs de la pointe de l'Aiguillon (Verger 1968a).

1.4.3. Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon

1.4.3.1. Teneur en eau des sédiments

Lorin (1970) a mesuré la **teneur en eau** des sédiments de l'anse de l'Aiguillon sur 4 niveaux de profondeurs allant de la surface à 40 cm de profondeur. Généralement la teneur en eau diminuait avec la profondeur (Tableau 1-1). La teneur en eau était en outre plus élevée sur la basse slikke ($190 \pm 58,4$ %), notamment sur la rive gauche du chenal de Marans (199 ± 58 %), que sur la haute slikke ($145,6 \pm 34,6$ %). Les teneurs en eau minimales ont été observées par Lorin (1970) sur la rive gauche du chenal de Marans (de l'ordre de 100 % à proximité du canal du Curé).

Tableau 1-1 Teneur en eau des sédiments de l'anse de l'Aiguillon relevée sur les hautes et basses slikkes des rives droite et gauche de la Sèvre Niortaise par Lorin (1970).

Teneur en eau des sédiments		selon la profondeur	Niveau 1 (~0-10 cm)	Niveau 2 (~10-20 cm)	Niveau 3 (~20-30 cm)	Niveau 4 (~30-40 cm)
Canal du Curé S	Rive gauche (133 ± 25)	(145,6 $\pm 34,6$)	160	155	180	140
Canal du Curé N			110	102	110	100
Vasière nue			130	120	130	125
Chenal de la Raque S			110	105	120	100
Chenal de la Raque N	Rive droite (153 ± 40)	Haute slikke $\pm 34,6$	200	150	110	100
Chenal Vieux E			125	115	120	120
Chenal Vieux W			190	190	125	125
Chenal de Luçon W			140	160	145	115
Canal du Curé S	Rive gauche (199 ± 58)	Basse slikke ($190,9 \pm 58,4$)	215	230	210	210
Canal du Curé N			247	160	180	180
Vasière nue, rive gauche			135	120	100	100
Chenal de la Raque S			100	125	140	125
Chenal de la Raque N	Rive droite (186 ± 65)	Basse slikke ($190,9 \pm 58,4$)	260	225	225	205
Chenal Vieux E			140	140	135	135
Chenal Vieux W			205	170	170	145
Chenal de Luçon W			225	210	190	165

1.4.3.2. Granulométrie

Lorin (1970) s'est également intéressé à la granulométrie des sédiments de l'anse. Selon sa carte des indices aréniques, les **sédiments de l'anse de l'Aiguillon sont fins et homogènes** (Figure 1-6). Sur la basse et la moyenne slikke de la pointe Saint-Clément, sur toute la slikke Nord comprise entre le chenal de la Raque et la Sèvre Niortaise et dans la rivière de Marans, les sédiments ont un indice arénique inférieur à 4 % (Lorin 1970). Ce sont des sédiments de type I, bien classés inférieurs à 125 μm et facilement remis en suspension.

Les sédiments les moins fins sont localisés soit à proximité de la pointe de l'Aiguillon (indice arénique compris entre 30 et 70 % sur la haute slikke, entre 10 et 30 % sur la moyenne slikke et entre 4 et 10 % sur la basse slikke), soit près de la pointe Saint-Clément (indices aréniques compris entre 10 et 30 % en haute slikke et entre 4 et 10 % en moyenne slikke) (Figure 1-6). Ce sont des sédiments de charriage, appartenant au type II : sédiments moins classés et inférieurs à 125 μm (Lorin 1970).

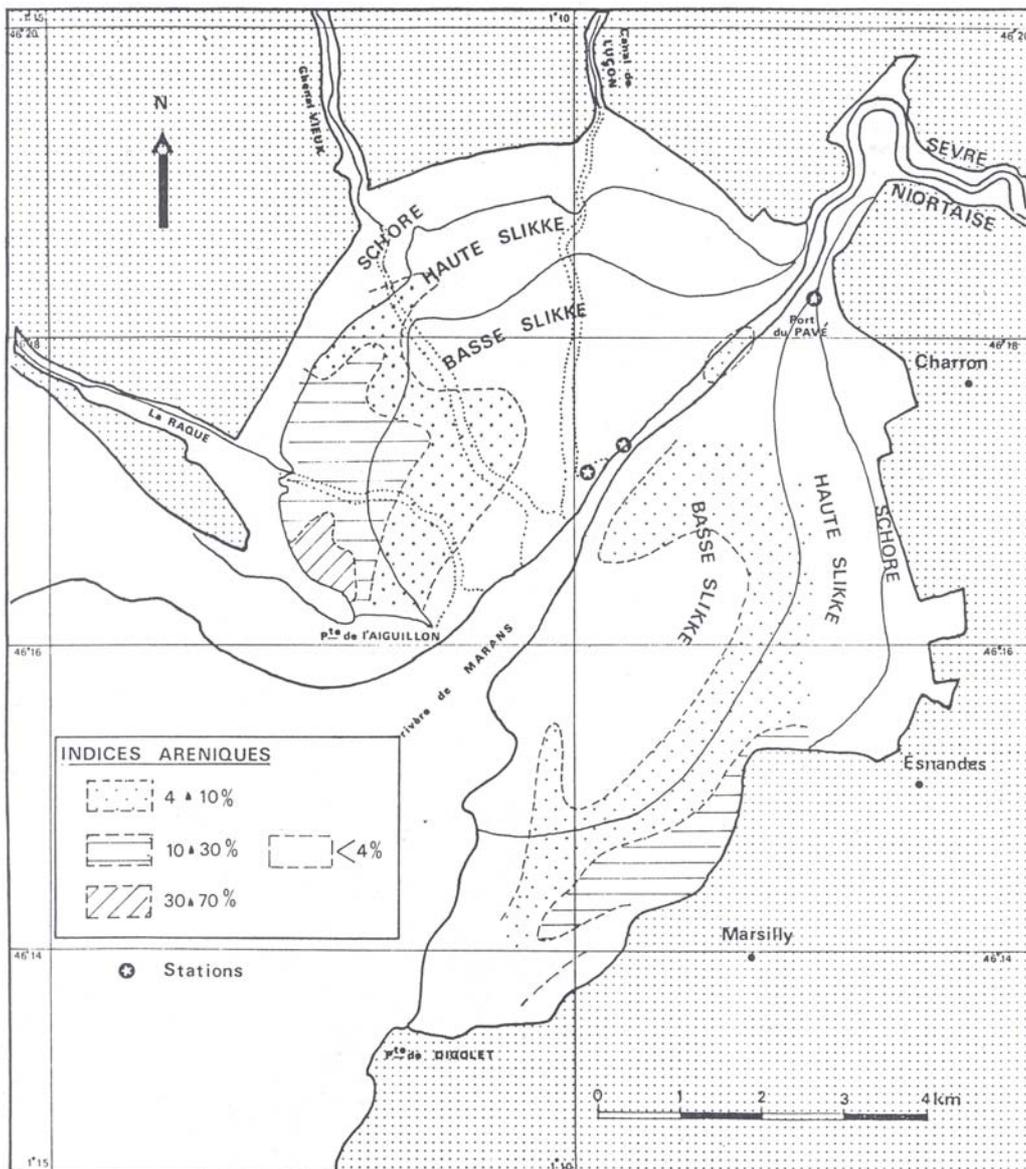


Figure 1-6 Carte des indices aréniques des sédiments de l'anse de l'Aiguillon selon Lorin (1970, Planche II)

Toutefois, le découpage de la slikke proposé par Lorin (1970) ne correspond pas à celui proposé par Verger (1968a). En outre, aucune variation de nature des sédiments ne permet d'expliquer la brusque variation morphologique entre haute slikke et basse slikke (Verger 1968a).

1.5. Cinq entités morphologiques de l'anse de l'Aiguillon

Verger (1968a) définit l'anse de l'Aiguillon comme une série de quatre domaines morphologiques distincts et harmonieusement disposés (Figure 1-7) : la rivière de Marans en axe principal, le domaine central (zone couverte de chenaux), la haute slikke (formant une couronne avec très peu de chenaux) et les schorres (formant une couronne couverte par un tapis végétal continu).

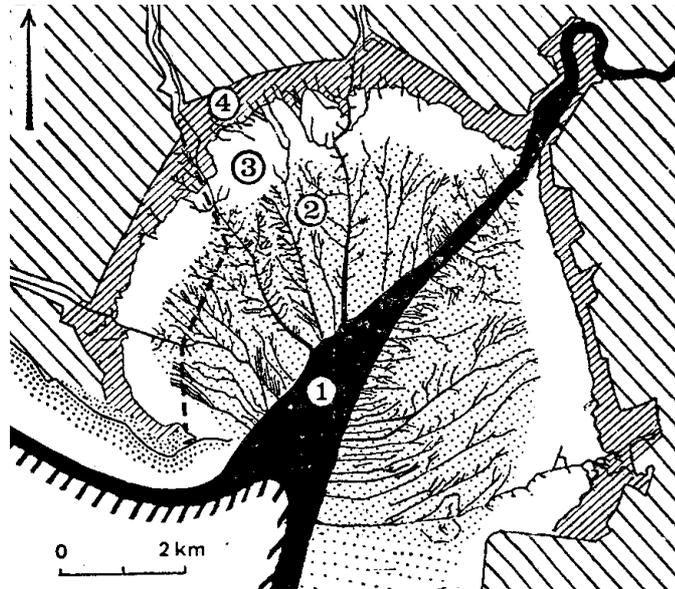


Figure 1-7 Les domaines morphologiques de l'anse de l'Aiguillon d'après Verger (1968) : 1- la rivière de Marans, 2- le domaine central, 3- la première couronne, 4- la seconde couronne

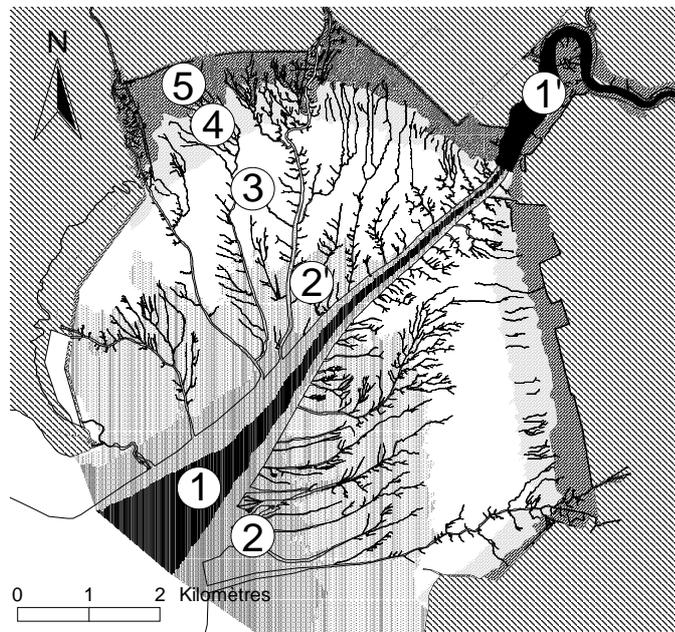


Figure 1-8 Les domaines morphologiques utilisées dans cette étude : 1- la rivière de Marans, en continuité avec 1'- la Sèvre Niortaise, puis 2- la basse slikke, 2'- la moyenne slikke et 3- la haute slikke, et enfin 4- le schorre du talus ou mizottes et 5- le schorre typique ou prés-salés

Dans cette étude, je subdiviserai le domaine central en deux couronnes : la basse slikke (612 ha avec un réseau dense de chenaux) et la moyenne slikke (1 348 ha avec un réseau épars de chenaux). Le schorre d'environ 600 ha est formé par deux types de couvert végétal : un couvert épars sur la marge maritime et le talus, autrefois inclus dans la haute slikke (définie par Verger 1968a) et un couvert dense ou prés-salés. Ces prés-salés, appelés aussi « mizottes » par les vendéens, s'étalent sur 494 ha et correspondent au schorre de Verger (1968) (Figure 1-8).

1.5.1. *La rivière de Marans*

Le lit mineur de la partie maritime de l'estuaire de la Sèvre Niortaise, véritable bras de mer orienté nord-est – sud-ouest, traverse diamétralement l'anse et en forme l'axe principal. Cette partie, nommée « la rivière de Marans » et surnommée « la baie » par les pêcheurs, s'étend sur 260 ha de domaine subtidal. Elle est donc entièrement située au-dessous des plus basses mers connues. Sa profondeur, variable, ne dépasse pas 3 m et atteint une moyenne de 1 m au dessous du zéro hydrographique (Verger 1968a). Les fonds en sont plats et constitués d'une vase gorgée d'eau dont la teneur en carbonates est relativement élevée, souvent supérieure à 15 % (Verger 1968a). La granulométrie des sédiments du fond de la rivière de Marans montre une forte proportion d'argile, mais demeure cependant moins fine que celle du reste de l'anse en dehors des environs de la pointe de l'Aiguillon (Verger 1968a).

1.5.2. *La basse slikke*

Sur la basse slikke se dessine un réseau de chenaux très touffu ordonné de façon dendroïde avec des chenaux majeurs partant de la rivière de Marans et des chenaux mineurs partant des chenaux majeurs suivant : le chenal d'Andilly reliant la passe d'Esnandes au canal du Curé dans le secteur charentais, le chenal de Luçon, le chenal Vieux et le chenal de la Raque dans le secteur vendéen (Figure 1-9). A ces chenaux allogènes, issus du marais poitevin, s'ajoute le vestige d'un chenal relié aux polders de Triaize aujourd'hui endogène : le Retureau.

Ces chenaux majeurs, profonds de plusieurs mètres, sont rectilignes et s'élargissent vers l'aval d'une à plusieurs dizaines de mètres (Verger 1968a). Leurs rives, subissant une sédimentation verticale plus active que sur les slikkes éloignées des chenaux, sont bordées, comme la rivière de Marans, par de larges levées. Ces levées, de plusieurs dizaines à quelques centaines de mètres, plus larges sur la rive charentaise que sur la rive vendéenne, restent plus longuement émergées et sont bien visibles lors d'un survol de l'anse au début du flot (Figure 1-10). En outre, la montée du niveau de l'eau est plus rapide sur les slikkes que dans les chenaux majeurs, où le courant est pourtant plus rapide, provoquant en maints endroits le déversement de l'eau des slikkes vers les chenaux (Verger 1968a).

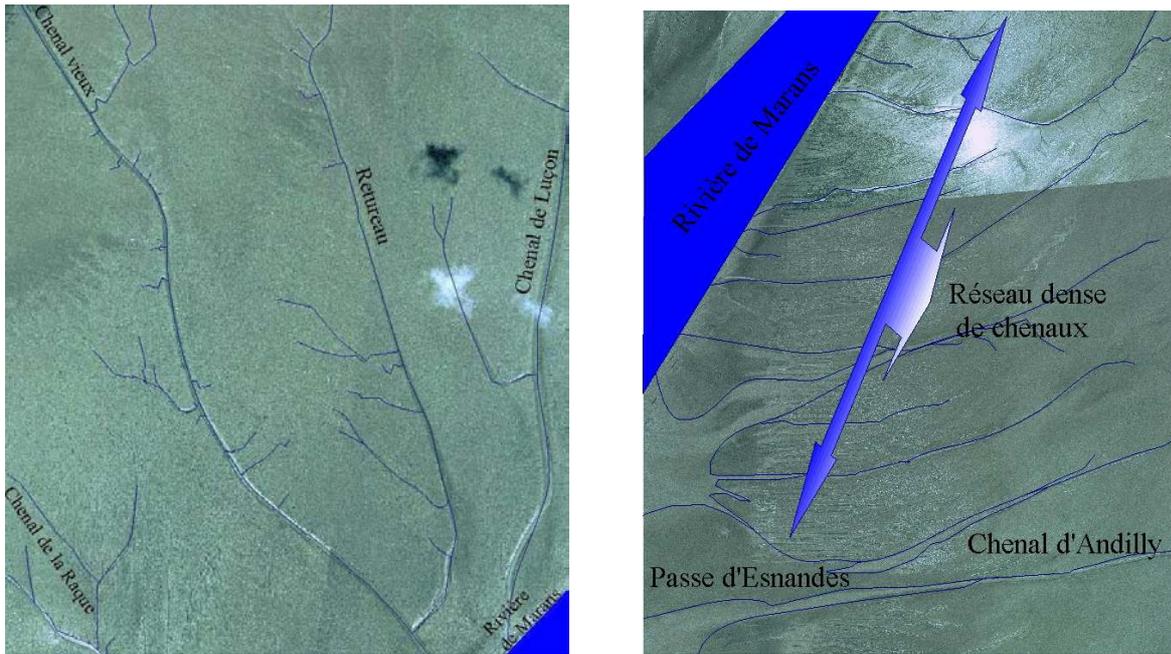


Figure 1-9 Sur la rive vendéenne (gauche), les chenaux sont répartis en continuité des canaux drainant les marais, tandis que sur la rive charentaise (droite), seul le chenal d'Andilly relie la passe d'Esnandès au canal du Curé, les autres chenaux forment un réseau dense issu de la rivière de Marans. (Dessiné à partir des orthophotographies des vasières de l'anse de l'Aiguillon)

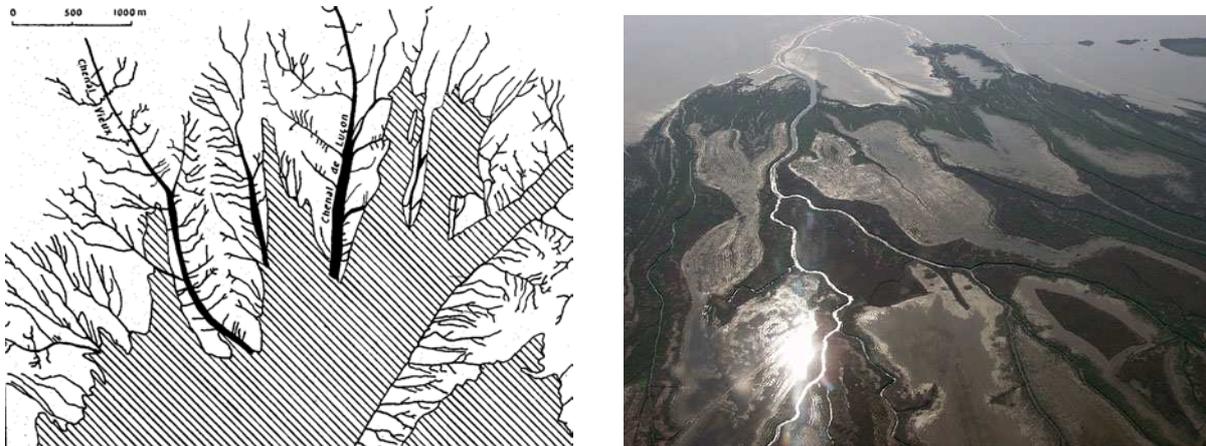


Figure 1-10 Croquis (Verger, 1968) mettant en évidence l'existence de levées le long des chenaux lors du flot (gauche) et photographie aérienne (©IFREMER) de la progression de la nappe d'eau évitant ces levées (droite)

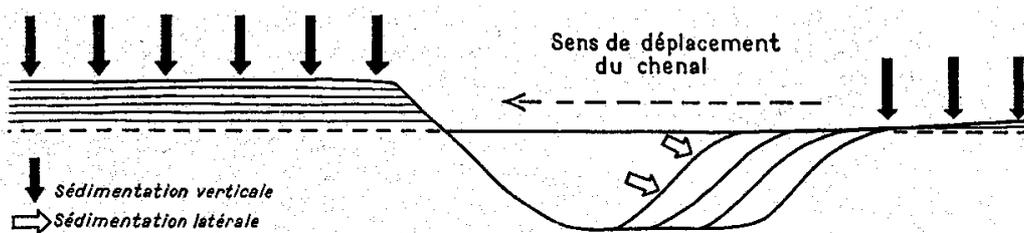


Figure 1-11 Evolution des chenaux du domaine central de l'anse de l'Aiguillon d'après Verger (1968): Une rive s'accroît par sédimentation latérale, tandis que l'autre est érodée. La sédimentation verticale, maximale près du chenal et diminuant loin de celui-ci, s'exerce plus longtemps sur la rive érodée que sur l'autre

1.5.3. La moyenne slikke

Les chenaux majeurs peuvent accuser de légères courbures qui se déplacent au cours du temps par érosion d'une rive tandis que l'autre s'accroît par sédimentation latérale (Figure 1-11), et que la rive érodée s'exhausse par sédimentation verticale créant une nette dissymétrie (Verger 1968a). Les affluents des chenaux majeurs peuvent n'avoir qu'un angle de confluence très aigu (c'est le cas du réseau fasciculé proche de la pointe Saint-Clément, droite), mais cet angle est d'autant plus grand que les levées sont plus marquées (comme à proximité du Retureau, gauche).



Figure 1-12 Photographie aérienne de la moyenne slikke de l'anse de l'Aiguillon (©IFREMER)

Le courant de marée pendant la submersion des slikkes est à l'origine de la formation de **mégarides longitudinales** régulières (Figure 1-13), auxquelles sont associées des mégarides irrégulières formées sur les levées et séparées par des sillons discontinus appelés « garets » (déformation locale du mot français « guéret » attribué aux terres labourées). Dans le creux amont des mégarides régulières se forment lors du jusant des **rigoles** par lesquelles s'écoule l'eau, à faible débit durant une longue période. Lors du flot, l'eau se déverse rapidement latéralement dans les chenaux, creusant des ravins à **méandres** dans la partie aval de la slikke (Verger 1968a).

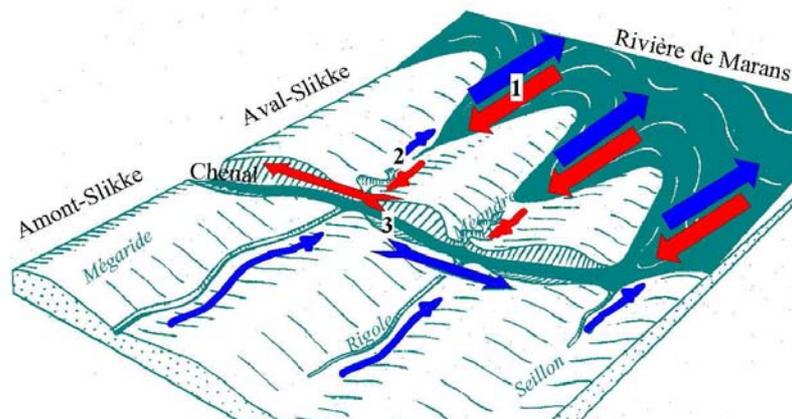


Figure 1-13 Schéma conceptuel des mouvements de marée sur les slikkes dont les chenaux recoupent les mégarides : 1- écoulement en nappe (flot en rouge, jusant en bleu), 2- écoulement par ravinement dans les seillons (méandres en aval ou rigoles en amont), 3- écoulement canalisé dans le chenal (modifié d'après Verger, 1968)

1.5.4. La haute slikke

La haute slikke se distingue fortement de la moyenne et de la basse slikke par la quasi-absence de chenaux et affluents. Seuls les chenaux provenant du déversement des canaux depuis les marais jusque sur les vasières et leurs courts affluents sont visibles (Figure 1-14).



Figure 1-14 Photographie aérienne de la haute slikke de l'anse de l'Aiguillon (©IFREMER) représentant le Chenal Vieux et son court affluent

L'explication de ces différences est fournie par Verger (1955 in Verger 1968b) : 1) une immersion trop courte en haute slikke ne pouvant contrecarrer un colmatage des mégarides, diverge de celles proposées par Francis-Bœuf (1947 in Verger 1968b) dans l'estuaire de Morlaix : 2) une accentuation de la pente sur la haute slikke ou 3) une infiltration des eaux en zone supérieure pour sourdre au niveau de la moyenne slikke. Cependant, Verger abandonne sa première explication en 1968. Il note que la limite inférieure de la haute slikke coïncide avec la ligne des pleines mers les plus faibles et qu'il se dépose une laisse de mer à l'extrémité amont des chenaux, les obstruant progressivement (Verger 1968b). Ainsi, il observait en 1955 une obstruction du chenal de la Patrouille, aujourd'hui quasi-disparu (Figure 1-15). Il définit ce processus inverse de l'érosion régressive sous le terme de « colmatage progressif ». Seuls quelques chenaux allogènes et leurs courts affluents propres à la topographie des hautes slikkes subsistent. Leur angle de confluence est presque droit et ils décrivent, en général, de nombreux et forts méandres évoluant presque exclusivement sous l'action du jusant. En effet, alors que la renverse de basse mer ne se fait que très longtemps après le début de la montée, la renverse de pleine mer se fait sans retard et l'action du jusant est alors plus longue et plus incisive par une érosion régressive vigoureuse sur les rives concaves des méandres où le débit est abondant (Verger 1968b). L'érosion peut aussi être liée à l'arrachement de plaquettes de vase ayant subi une dessiccation prolongée lors de l'émersion des hautes slikkes. A marée haute, il se crée également des levées très aplaties en bordures de chenaux (notamment le chenal de Luçon et le chenal Vieux) et des levées en croissant bordant exclusivement les rives concaves des méandres. La genèse de ces levées par sédimentation verticale et par dépôt de la laisse de mer nécessite que la nappe d'eau sur les slikkes soit calme et sans courant.

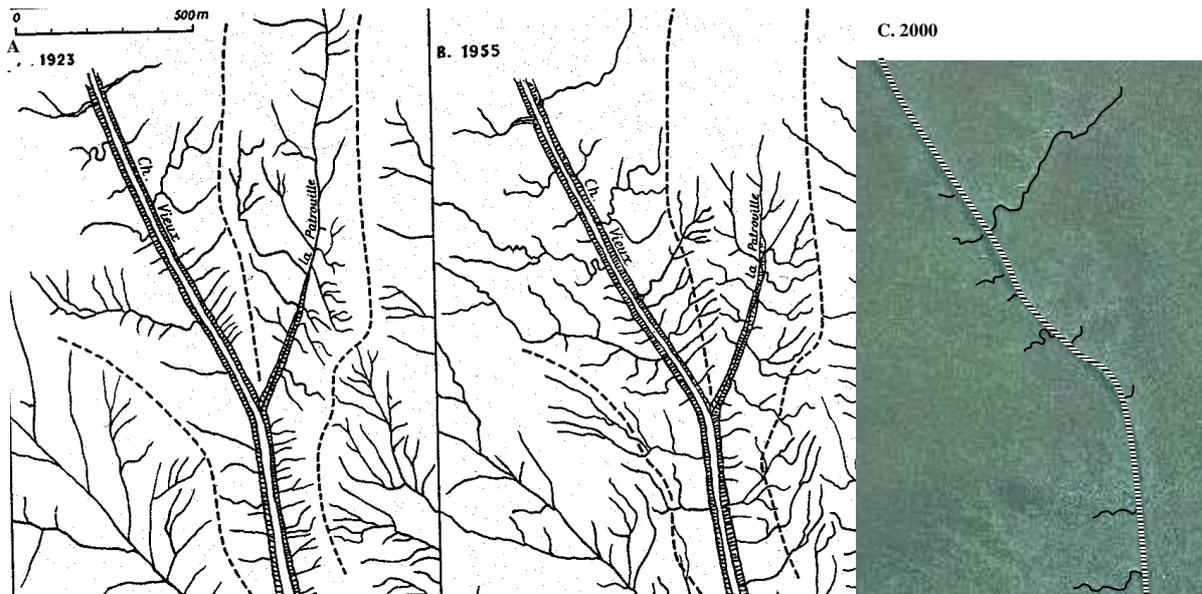


Figure 1-15 Evolution du réseau de chenaux dans le secteur du chenal vieux entre 1923, 1955 (Schémas A et B de Verger, 1968) et 2000 (Photographie aérienne ©IFREMER, modifiée): après un colmatage progressif du chenal de la Patrouille (observé en 1955), il a presque totalement disparu de l'angle du chenal vieux en 2000

1.5.5. Le schorre

Le schorre est le domaine de la colonisation par la macrovégétation halophile. Il est constitué par le talus à spartines, la marge maritime et les près salés (Verger 1968a), et est traversé par de nombreux ruisseaux ou chenaux.



Figure 1-16 Photographie du schorre couvert de macrovégétation halophile et traversé par les ruisseaux (© D. Degré)

Les deux premiers étages forment une microfalaise ou talus en limite de haute slikke (incluse dans la haute slikke par Verger en 1968) composée de spartines (1- en touffes ou 2- en plates-bandes). Le troisième étage floristique constitue la marge maritime à puccinelles *Puccinella maritima* et *Aster tripolium* (3- en front continu). Le dernier correspond au schorre typique (Verger 1968a) dominé par *Puccinella maritima* et *Atriplex portulacoides* (4- près salés).

1.5.5.1. Le talus à spartines en touffes

Des touffes isolées s'observent sur le talus, accident topographique (de 10 à 20 % de pente) formant la limite entre la marge maritime du schorre (de 3 à 10 % de pente) et la haute slikke (de 1 à 2 % de pente). Ces touffes sont composées de spartines (*Spartina stricta* ou *Spartina maritima*) et accessoirement de quelques salicornes (*Salicornia herbacea*), et forment de petites taches rondes, de véritables « touradons » dont le centre plus haut est couvert d'un *Puccinellietum* en extension, ou des anneaux dont le centre est couvert de vase nue ou de quelques spartines malingres (Verger 1968a). Selon la cartographie de la végétation réalisée par S. Haie et H. Levé (ONCFS-LPO, 2002), les **groupements en tâches** de *Spartina maritima* sont surtout présents sur le talus charentais et le long de la digue entre le chenal vieux et le chenal de la Raque. Bien qu'ils ne forment des touffes que de quelques mètres carrés à plusieurs dizaines de mètres carrés, ils sont tout de même représentés par de grandes zones de présence.

1.5.5.2. Le talus à spartines en plates-bandes

La colonisation par plates-bandes, tout d'abord par *Spartina maritima* puis par *Salicornia herbacea* et *Aster tripolium*, est favorisée **sur les levées latérales**. En effet, d'une part la moindre durée de l'immersion permet la croissance des plantes et le meilleur égouttement évite les sursalures, et d'autre part le craquèlement des vases crée des fentes de dessiccation qui retiennent les graines et les rhizomes (Verger 1968a). Dans ces zones d'une dizaine de mètres carrés, des salicornes annuelles (*Salicornia nitens*, *Salicornia obscura*) peuvent dominer, sur d'autres surfaces importantes en position pionnière *Aster tripolium* est dominant (Levé 2002).



Figure 1-17 Photographies de la spartine *Spartina maritima* (gauche) et de la salicorne *Salicornia herbacea* (droite)

1.5.5.3. La marge maritime en front floristique continu

La colonisation par front continu sur la marge maritime dépend de la forme initiale de l'installation des halophytes. Lorsque spartines, salicornes et asters forment tout d'abord des touffes isolées, la colonisation est rapide (jusqu'à 20 m.an⁻¹) : le front végétal progresse vers le centre de l'anse, rencontre d'autres îlots de spartines et s'accélère. Au contraire, en l'absence de touffes isolées la progression est très lente. Ainsi, dans le secteur de la pointe de l'Aiguillon, plus bas et en pente

relativement forte, le bouturage et la germination des spartines en avant du front ne sont guère possibles (Verger 1968a). Lorsque le **groupement végétal est continu**, la spartine est accompagnée par *Aster tripolium*, des salicornes annuelles, *Puccinellia maritima* et occasionnellement *Suaeda maritima* et *Atriplex portulacoides* (Levé 2002).



Figure 1-18 Photographie de l'obione : *Atriplex portulacoides* (=Obione ou *Halimione portulacoides*)

1.5.5.4. Le schorre typique ou prés salés

Le schorre typique, aux pentes très faibles (de 0,1 à 0,7 % de pente), se caractérise par un sol très ferme sur lequel des variations du tapis végétal se distinguent. Verger (1968a) définit quatre types de secteurs : les secteurs les plus étendus et régulièrement fauchés à *Puccinellia maritima*, les hauts secteurs réduits à poacée *Thinopyrum pycnanthum* (=Elymus pungens =Agropyrum pungens), les secteurs où *Atriplex portulacoides* (=Obione ou *Halimione portulacoides*) et *Puccinellia maritima* dominent respectivement en cas de pâturage par les moutons et en cas de fauche (sur les schorres de la prise à Canons et des rives de la Sèvre Niortaise), et le secteur à obiones *Atriplex portulacoides* de la pointe de l'Aiguillon. Mais l'étude sur la végétation du schorre menée plus récemment par S. Haie et H. Levé pour la Réserve Naturelle (Levé 2002) distingue **six types de pelouses à Puccinellietum** primaire ou secondaire, des **groupements à dominance d'Atriplex portulacoides ou de Thinopyrum pycnanthum**, des **groupements de transition** et des **groupements mosaïque**.

1- La pelouse à dominance de *Puccinellia maritima* correspond à la forme **secondaire** du *Puccinellietum* typique des schorres à pré salé : *Halimiono-Puccinellietum*. Couvrant une grande surface des schorres de l'Aiguillon, elle résulte du **blocage de l'évolution végétale par la fauche** au détriment de l'*Halimionetum* mais au profit de plus grandes richesses floristiques et d'appétence pour le bétail (Géhu & Géhu-Franck 1982). La puccinellie présente un port dressé en haut schorre et semi-dressé dans les zones immergées temporairement, mais est totalement absente des petites mares temporaires (Levé 2002).

2- La pelouse à codominance de *Puccinellia maritima* et de *Parapholis strigosa* est une forme plus riche du *Puccinellietum* **secondaire** (avec des annuelles) localisée uniquement sur la zone en bordure de Sèvre Niortaise **pâturée par des ovins** (maturation tardive de la puccinellie).

3- La pelouse à codominance de *Puccinellia maritima* et de poacées annuelles est une forme en régression du *Puccinellietum* **secondaire** au profit de poacées annuelles (*Hordeum marinum*, *Spergularia media*, *Parapholis strigosa*, *Suaeda maritima*) constituant une autre association phytosociologique : *Parapholis strigosae* – *Hordeetum marini*. Ce groupement, présent sur le **haut schorre** dont la limite physique avec le moyen schorre est constituée par les dépressions à salicornes, est plus fréquent sur la partie charentaise. Il présente la plus grande diversité végétale du schorre et la puccinellie y mature plus rapidement.

4- La pelouse à codominance de *Puccinellia maritima* et de *Salicornia ramosissima* constitue le groupement *Puccinellio maritimae* - *Salicornietum ramosissimae* des prairies salées. Elle est localisée dans les **cuvettes** du *Puccinellietum* **secondaire** et possède le même cortège floristique, avec une puccinellie plus ou moins couchée et des salicornes passant l'hiver immergées sous forme de graines. Les travaux de démoustication en limitant la stagnation de l'eau ont limité le développement des salicornes au profit de la puccinellie.

5- La pelouse à codominance de *Puccinellia maritima* et d'*Atriplex portulacoides* correspond à deux évolutions du groupement typique des schorres à pré salé : *Halimiono-Puccinellietum* : la forme **primaire** du *Puccinellietum*, subsistant en **prairies assez stables** dans les endroits mal ressuyés après la marée, et l'*Halimiononietum*, colonisant les sols drainés ou perméables (Figure 1-19).

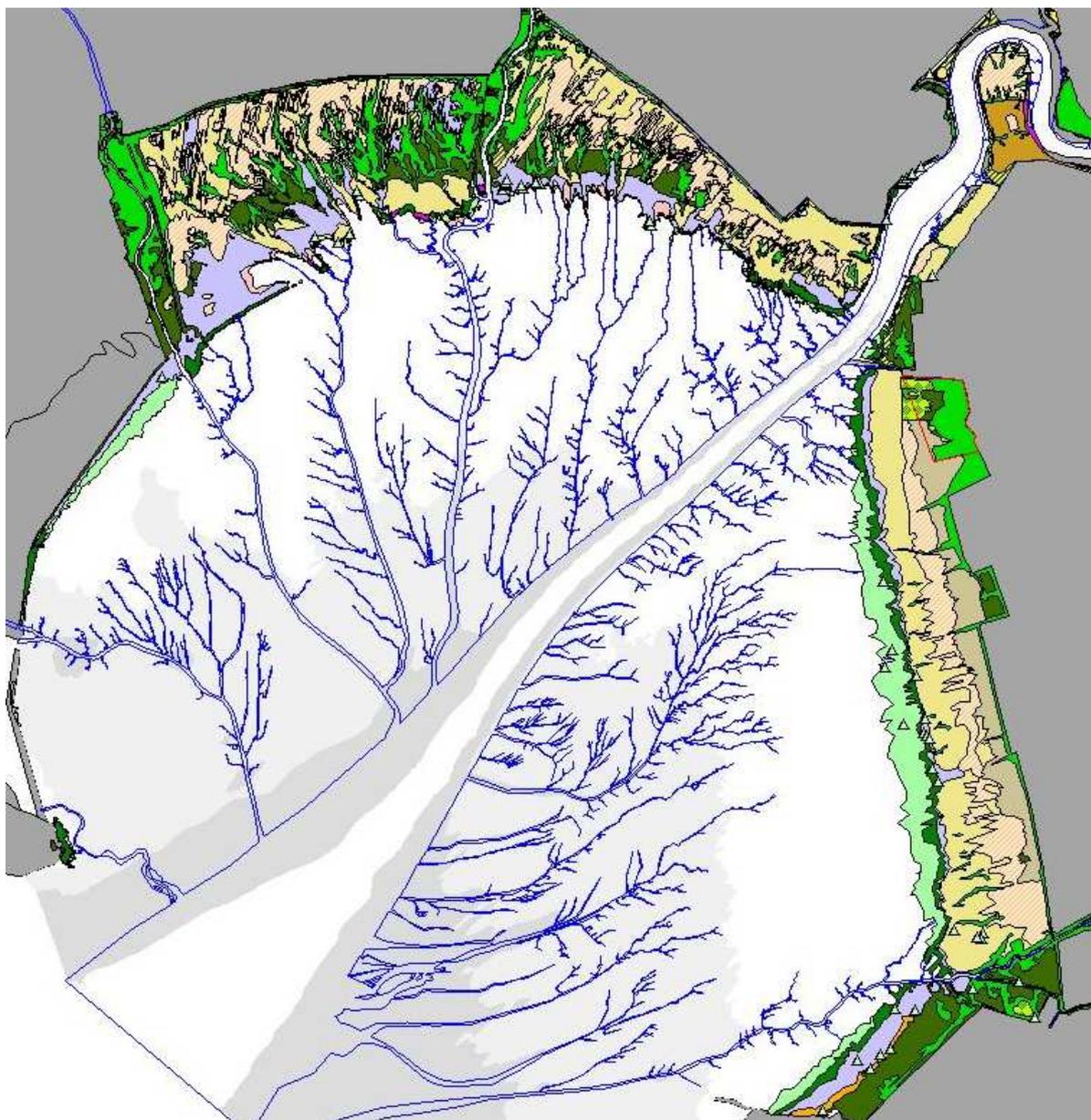
6- La pelouse à codominance de *Puccinellia maritima* et d'**espèces halo-nitrophiles** est présente dans la **partie basse du schorre** et résulte de l'**absence de fauche** permettant l'accumulation de matière organique et le dépôt régulier de laisses de mer. Elle forme une bande plus ou moins large de *Puccinellia maritima*, *Aster tripolium*, *Atriplex Hastata* et *Atriplex portulacoides*.

7- Le groupement à dominance d'*Atriplex portulacoides* forme une **prairie argentée**, sous-frutescente et sempervirente, sur tout le moyen et le bas schorre si le piétinement n'est pas trop intense, et remonte le haut schorre en suivant les rives des ruisseaux. L'obione peut être en association avec *Puccinellia maritima* et *Aster tripolium*.

8- Le groupement à dominance d'*Elymus pungens* forme une prairie pratiquement monospécifique de **hautes herbes raides et glauques** en l'absence de fauche ou de pâturage. Il est présent sur le haut schorre, riche en matière organique et en dépôt de litière, au pied des digues et le long des chenaux internes aux prés salés.

9- Le groupement de **transition** entre le groupement à dominance d'*Atriplex portulacoides* et celui à codominance de *Puccinellia maritima* et d'espèces halo-nitrophiles forme une bande caractéristique sur le **schorre d'Esnandes**.

10- Le groupement **mosaïque** (Levé 2002) est une **imbrication d'espèces végétales**, juxtaposée à d'autres groupements bien distincts, localisée sous la prise des canons et sur le schorre d'Esnandes.



▲ Localisation des taches à spartine anglaise

- Groupement continu à *Spartina maritima*
- Groupement en tâches à *Spartina maritima*
- Groupement ouvert à *Salicornes* annuelles
- Groupement à *Aster tripolium*
- Groupement à *Puccinellia maritima* et Poacées annuelles
- Groupement à *Puccinellia maritima* et *Parapholis strigosa*
- Groupement à *Puccinellia maritima*
- Groupement à *Puccinellia maritima* et *salicornes* annuelles
- Groupement à *Puccinellia maritima* et *Atriplex portulacoides*
- Groupement à *Puccinellia maritima* et espèces halonitrophiles
- Groupement à *Puccinellia maritima* et *Triglochin maritima*
- Groupement à *Atriplex portuicoïdes*
- Groupement à *Elymus pungens*
- Groupement de transition
- Groupement mosaïque
- Groupement à *Juncus gerradi*
- Groupement à *Scirpus maritimus*
- Groupement à *Phragmites australis*

Figure 1-19 Cartographie de la végétation du schorre de l'anse de l'Aiguillon (Levé 2002)

1.6. Conclusion

Dans ce premier chapitre, les principales **caractéristiques géographiques, hydrographiques, géologiques et morphologiques** de l'anse de l'Aiguillon ont été rappelées.

Localisée à une **latitude moyenne** sur le littoral atlantique français (46°15'N-1°10'O), l'anse de l'Aiguillon est une baie **macrotidale**, connectée au Marais Poitevin par un réseau dense de canaux et aux plages Vendéennes et Charentaises par le Pertuis Breton. Elle reçoit les eaux douces du Lay et de la Sèvre Niortaise, et les eaux salées du Pertuis Breton. L'anse résulte du comblement de l'ancien golfe poitevin, **zone de transition géologique** entre le massif sud-Armoricain et le bassin Aquitain dont le substrat calcaro-marneux a été érodé lors de la régression pré-flandrienne et qui s'est ensuite comblée par des sédiments argileux de colmatage après la transgression flandrienne. Les sédiments actuels, reposant sur un bri ancien à Scrobiculaires, sont fortement pélitiques et forment des vases légèrement sableuses mais aussi quelques "sables fins sales", notamment au niveau des flèches littorales libres comme celles d'Arçay et de l'Aiguillon résultant d'une morphogenèse alluviale. La **sédimentation vaseuse y est encore très active**. Enfin, l'anse peut être subdivisée en **5 entités géomorphologiques** (selon une typologie peu modifiée par rapport à celle proposée par Verger 1968a): la rivière de Marans (en continuité avec la Sèvre Niortaise), la basse slikke, la moyenne slikke et la haute slikke (la slikke constituant près de 4 000 ha de vasières intertidales) et le schorre (peuplé de végétaux halophytes constituant les 750 ha de mizottes).

Chapitre 2 :

Les enjeux socio-économiques et écologiques

2. Les enjeux socio-économiques et écologiques

2.1. Introduction

Ce second chapitre constitue une **revue des enjeux socio-économiques et écologiques** liés au fonctionnement de l'écosystème de l'anse de l'Aiguillon. Organisé en trois parties, il fait état 1- des principales activités aquacoles, récréatives et agricoles, 2- du fonctionnement et de la biodiversité des vasières et de l'intérêt faunistique et floristique de l'ensemble de la Réserve Naturelle, et 3- de l'évolution des modes de gestion du site.

Faire ainsi le recensement des différentes pressions (anthropiques ou non) pouvant s'exercer sur le fonctionnement de cet écosystème permet d'apprécier l'état d'équilibre entre les différents usages des ressources et des espaces naturels de l'anse de l'Aiguillon et la pérennité de ce patrimoine socio-économique et écologique.

2.2. Les enjeux socio-économiques

2.2.1. La conchyliculture

2.2.1.1. La mytiliculture

Le pertuis Breton a vu naître la mytiliculture sur bouchots, rangées de pieux de pin ou de chêne (Figure 2-1), à partir du **XIII^{ème} siècle**. L'origine de l'élevage traditionnel sur bouchots de la moule *Mytilus edulis* par les mytiliculteurs ou « boucholeurs » de la région a fait l'objet de nombreuses légendes dont la véracité a fait l'objet d'une analyse critique (Mahé 1994).

Depuis, la mytiliculture s'est développée dans l'anse de l'Aiguillon, malgré des fortunes diverses (parasitoses, événements climatiques, ...) (Dardignac-Corbeil 1996). Elle occupe actuellement la plus grande partie de l'estran situé de la Pointe du Grouin du Cou, en Vendée, à Marsilly en Charente-Maritime, mais **s'est retirée peu à peu de l'anse** elle-même, et y est aujourd'hui interdite du fait de son classement en zone de qualité bactériologique B⁴.

⁴ Le niveau de risque sanitaire lié à la consommation de coquillages est classé en 4 catégories (A : qualité bonne, B : qualité acceptable, C : qualité médiocre, D : qualité mauvaise) en fonction du niveau de contamination d'origine fécale (dénombrement d'*Escherichia coli*) évalué par le réseau de surveillance REMI.

Sur l'ensemble du pertuis, 1 million de pieux répartis sur environ 340 km de lignes de bouchots sont exploités, dont les deux-tiers en Vendée (Figure 2-5). La **production** annuelle de moules était de 8 000 à 10 000 tonnes (dont 8 000 tonnes sur bouchots et 800 tonnes sur filières, sur une production nationale de 60 000 tonnes) et le chiffre d'affaires, d'environ 105 millions de francs, en 1998 (Anonymes 2000). Plus au sud du département, d'autres sites de production (baie d'Yves, île d'Aix, Marennes-Oléron) produisent 1500 t/an. Le pertuis Breton se situe ainsi au 2^{ème} rang français pour la production de moules de bouchots (Anonymes 2000).



Figure 2-1 Les bouchots : à gauche, la mise en place des pieux de chênes sur l'estran au moyen d'un treuil à bord des barges mytilicoles ; à droite, le grossissement des moules sur les rangées de bouchots (© Ifremer)

Une activité importante de **captage** est également exercée, elle permet d'approvisionner d'autres secteurs mytilicoles français (Bretagne, Normandie) et représente un chiffre d'affaires estimé à 5 millions de francs (1998) (Ryckaert *et al.* 2000). Le pertuis se place donc au 1^{er} rang national pour la production de naissain de moules (Anonymes 2000). En effet, les jeunes moules peuvent se fixer soit directement sur les bouchots par leur byssus, soit sur des cordes tendues entre de courts pieux (Mahé 1994). Tandis que les cordes sont transplantées sur des filières pour le pré-grossissement, les jeunes moules de bouchots sont ensachées dans de longs boudins qui sont ensuite enroulés autour des pieux de bouchots (Figure 2-2). La culture de ces moules sur filières permet d'exploiter de nouveaux espaces moins abrités, en pleine mer. Un champ de filières de 400 ha a été créé en 1991 au centre du pertuis (Figure 2-5) pour le pré-grossissement de moules et d'huîtres (Ryckaert *et al.* 2000). Il est constitué de 240 filières subflottantes de 100 m de long, maintenues sous la surface de l'eau à l'aide de flotteurs élancés.

La période de commercialisation de la moule de bouchot s'étend de juin à novembre, parfois décembre, selon les stocks encore disponibles (Ryckaert *et al.* 2000). Cela correspond à une qualité de chair optimale, après les pontes de printemps. Ces moules atteignent leur taille commerciale entre 15 et 18 mois. Depuis l'utilisation des filières, des moules de taille marchande sont produites après une période de croissance rapide (de 6 à 10 mois), et sont commercialisées avant les moules de bouchot (Ryckaert *et al.* 2000).



Figure 2-2 Le naissain : de jeunes moules fixées sur les cordages des filières (© Ifremer)

La profession mytilicole du pertuis Breton se singularise par une pratique unique en Europe, celle d'utiliser comme établissements d'expédition agréés les navires-ateliers à bord desquels se déroule l'ensemble des opérations de traitement des moules (Figure 2-3). Celles-ci vont de la pêche au conditionnement en sacs prêts pour la mise en marché, en passant par le tri et le lavage (Figure 2-4). Les débarquements se déroulent à Charron, au fond de l'anse de l'Aiguillon, et dans une moindre mesure, à l'Aiguillon/mer dans l'estuaire du Lay. Afin d'éviter de revenir sur les lieux de production, les mytiliculteurs pêchent un surplus de moules qu'ils stockent de 12 à 24 heures dans des structures appelées "cages-réservoirs" situées dans les estuaires du Lay et de la Sèvre (Ryckaert *et al.* 2000). (Le classement récent en B de ces deux secteurs interdit désormais cette pratique.)



Figure 2-3 Un exemple de navire-atelier : le Ktéma, barge mytilicole de T. Pineau (© D.Degré)



Figure 2-4 Le lavage et l'emballage des moules à bord des barges mytilicoles (© Ifremer)

2.2.1.2. L'ostréiculture

L'essentiel de l'ostréiculture du pertuis Breton est localisé sur la partie charentaise (côte nord de l'île de Ré et continent). Quelques concessions sont cependant toujours en activité au nord de la pointe de l'Aiguillon (Figure 2-5). Au total, le pertuis produit 5 700 tonnes d'huîtres marchandes (dont 5 000 en Charente-Maritime) ainsi que du naissain sur 576 ha de parcs (dont 486 en Charente-Maritime) (Anonymes 2000).

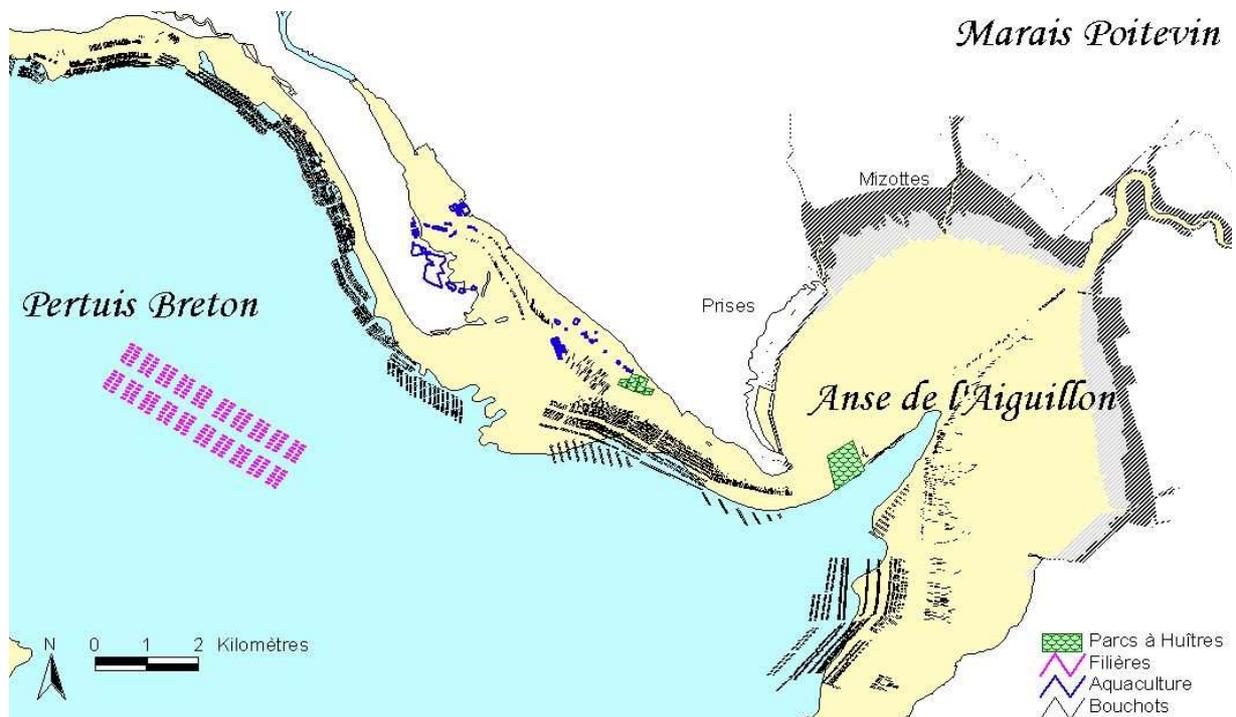


Figure 2-5 Cartographie des structures aquacoles et conchylicoles du pertuis Breton et de l'anse de l'Aiguillon (cadastre conchylicole fourni par Ifremer)

2.2.2. *Les activités de pêche*

2.2.2.1. *Pêche du pétoncle et de la coquille St-Jacques*

Dans le milieu des années 1950, la **pêche du pétoncle** (*Chlamys varia*) dans les pertuis charentais produisait annuellement 800 tonnes (dont la plus grande partie provenait du banc de la Flotte dans le Pertuis Breton). Soixante à quatre-vingts embarcations pratiquaient ce type de pêche hivernale de novembre à mars à raison de 2 heures par jour dans un souci d'éviter l'épuisement des bancs. Cependant, après avoir culminé à 1 511 tonnes au cours de la saison 1965-1966, la production de pétoncle s'est effondrée quatre ans plus tard à 43 tonnes (sources Affaires Maritimes, *in* Anonymes 2000). De 1970 à 1992, la pêche est restée fermée. La tendance actuelle est à une augmentation de l'extension géographique des captures (atteignant 229 tonnes en 1999) (Anonymes 2000). De même, la **production de coquilles St-Jacques** des pertuis Breton et d'Antioche s'élevaient à plus de 300 tonnes en 1979-1980, et n'a cessé de chuter jusqu'en 1986. La fermeture des gisements jusqu'en 1995 a permis une reprise de la production (60 tonnes en 1999) (Anonymes 2000).

2.2.2.2. *Pêche à la civelle*

La **pêche à la civelle** à bord de navires, est exercée par les marins pêcheurs professionnels, et autorisée aux amateurs uniquement du côté vendéen (Meunier & Joyeux 2003). En raison de l'enjeu économique de cette production et des fraudes qui en résultent, les statistiques sont peu fiables. La production du quartier de La Rochelle a été évaluée à 13 tonnes (3 800 KF, soit plus de 579 500 euros) (Anonymes 2000).

2.2.2.3. *Pêche à pied*

La **pêche non professionnelle** pratiquée uniquement **à pied**, est en principe essentiellement vouée à la consommation familiale, bien que de nombreux « galopes chenaux » revendent le produit de leur pêche (Mahé 1994). Son importance est donc difficilement appréhendable. C'est une activité traditionnelle pendant les grandes marées sur les côtes de la Vendée et de la Charente-Maritime. Elle concerne principalement la collecte des **coques**, des **palourdes** et des **huîtres** et se développe surtout sur le médiolittoral des estrans sablo-vaseux (Anonymes 2000).

2.2.3. *Les activités récréatives*

2.2.3.1. *Un climat favorable*

Le climat du littoral vendéo-charentais est de type **océanique tempéré**. Les précipitations se concentrent d'octobre à janvier, les températures sont modérées (amplitude annuelle moyenne de 14 °C) et les vents de secteur nord-ouest prédominant. Les étés sont chauds, souvent secs, les hivers

humides et doux (Anonymes 2000). Les précipitations sont le plus souvent liées aux perturbations venant de l'Atlantique. Il tombe en moyenne 745 mm d'eau par an (moyenne sur les données Météo France La Rochelle entre 1984 et 1996). Les départements de la Charente-Maritime et de la Vendée sont **les plus ensoleillés de la côte Atlantique**, avec un maximum d'ensoleillement en juillet (Anonymes 2000).

2.2.3.2. *Tourisme et loisirs associés*

Les **activités touristiques** des deux départements sont nombreuses : baignade, plaisance, nautisme, thalassothérapie, tourisme fluvial et maritime, char à voile, kayak de vague ou de mer, motonautisme, surf, plongée et chasse sous-marine, pêche de loisirs et découverte du patrimoine maritime en général (Anonymes 2000). Cependant, sur l'anse de l'Aiguillon, la fréquentation du « tourisme de nature » est encore peu développée (Meunier & Joyeux 2003). En Charente-Maritime, le tourisme littoral représente la moitié des emplois et le tiers du chiffre d'affaires global lié à la mer. Le département est au **second rang national** pour la fréquentation touristique (Anonymes 2000).

2.2.3.3. *Les activités cynégétiques*

La partie Charentaise de la baie de l'Aiguillon a été mise en réserve en juillet 1999. Malgré l'interdiction de chasse, cette activité a été pratiquée jusqu'en février 2000. En 2001, les gestionnaires cherchaient une solution de conciliation pour suspendre les activités du ball-trap d'Esnandes (Joyeux & Meunier 2002).

En dehors de la réserve naturelle, où **toute activité cynégétique est prohibée** (Joyeux & Meunier 2002), sont chassables parmi les anatidés quelques oies (cendrées, des moissons et rieuses), canards de surface (colverts, sarcelles d'été et d'hiver, chipeaux, souchets, siffleurs et pilets), et canards plongeurs (fuligules milouin, morillon, milouinan, garrots à œil d'or, nettes rousses, eiders à duvet, macreuses noires et brunes, hareldes de Miquelon). Parmi les rallidés sont chassables les foulques, les poules d'eau et les râles d'eau. Enfin, parmi les limicoles, courlis cendrés et corlieu, barges à queue noire et rousses, chevaliers arlequin, aboyeur, combattant et gambette, bécasseaux maubèches, pluviers argentés et dorés, huîtriers-pies, vanneaux huppés, bécassines des marais et sourdes sont également chassables (BirdLifeInternational 2004).

2.2.4. *Les activités agricoles*

C'est le **second secteur économique** important pour la baie de l'Aiguillon. De plus, la baie est très dépendante de **l'évolution des pratiques agricoles dans le marais**. Elles influencent en effet les surfaces en prairies humides et prés salés inclus dans la réserve, mais aussi la gestion qualitative et quantitative de l'eau sur l'ensemble du bassin versant. Concernant les prés salés, entre le port du Pavé

et le canal du Curé, la majorité des surfaces de mizottes est amodiée jusque fin 2004 et fauchée tous les ans (Joyeux & Meunier 2002). Concernant le réseau hydraulique, géré par l'UNIMA en Charente-Maritime, il distribue actuellement 20 à 30 m³ d'eau par an. Les aménagements des 30 dernières années, notamment le drainage, ont conduit à ce que les afflux d'eau se concentrent sur une superficie restreinte de marais mouillé, auxquels s'ajoutent les rejets toujours plus importants des parcelles drainées : d'où un déséquilibre hydraulique et des problèmes aigus de submersion (Joyeux & Meunier 2002).

2.2.5. La démoustication

Alors qu'en Vendée toute lutte chimique est interdite (article 5/2° du décret n° 96-613 in Joyeux & Meunier 2002), le décret n° 99-557, portant sur la création de la réserve naturelle Charentaise, autorise « les travaux nécessaires aux opérations de démoustication respectueuses de l'environnement ». Les espèces de moustiques qui se développent sur les prés salés de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon sont *Aedes caspius* et *A. detritus*. Les adultes pondent sur le sol nu ; les œufs éclosent lors de la remise en eau ; et les larves se développent en 4-5 jours en été ou plus s'il fait plus frais (Joyeux & Meunier 2002). La lutte s'exerce sur les larves, soit par traitements chimiques, soit par rigolage pour évacuer rapidement les eaux stagnantes. Néanmoins, l'impact écotoxicologique des produits chimiques sur les peuplements non cibles restent mal connu et mérite des études supplémentaires (Lagadic *et al.* 2002). De même, l'impact du rigolage ne peut être négligé, car il modifie l'habitat des prés-salés en faveur de la puccinellie et aux dépens de la salicorne (Joyeux & Meunier 2002).

2.3. Les enjeux écologiques

2.3.1. Fonctionnement et productivité des vasières intertidales

Les vasières intertidales abritent l'une des communautés benthiques les plus **productives** au monde (Warwick & Price 1975, Reise 1985). Leur fonction écologique est donc considérable, notamment pour les juvéniles de l'épifaune vagile (nourricerie de poissons et crustacés) (Dorel & Désaunay 1991) et pour l'avifaune (zone de nutrition ou de reposoir des limicoles ou des canards en hivernage ou en étape migratoire) (Baker & Baker 1973, Bryant 1979).

Les flux de matière qui soutiennent **les réseaux trophiques littoraux** sont basés sur de multiples sources de matière organique allochtones ou autochtones (Mc Lusky 1989, Galois *et al.* 1996) : microphytobenthos, macrophytes, phytoplancton et détritiques organiques. La production

primaire benthique, forte au printemps et en été lorsque la température s'élève (Mc Lusky 1989) et moyenne le reste de l'année, est beaucoup plus stable que la production primaire pélagique soumise à de courtes périodes de blooms printaniers et automnaux. Elle domine dans les systèmes littoraux, sous forme de détritus issus des grandes prairies à spartines dans les systèmes américains (Newell 1965, Reise 1985) et sous forme de microalgues benthiques sur les vasières nues recouvertes de biofilms microphytobenthiques des systèmes européens (Admiraal 1984, Colijn & De Jonge 1984, Blanchard & Cariou-Le Gall 1994, De Jonge & Colijn 1994, Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Guarini *et al.* 2000a).

2.3.2. Biodiversité de la faune marine

Il existe une dizaine d'études sur la période 1702-1999 dans la littérature scientifique à propos des peuplements benthiques de la baie de l'Aiguillon (de Montaudouin & Sauriau 2000). Ces études sont fragmentaires et ont surtout été centrées sur la description des activités mytilicoles de la baie (Mahé 1994). Quelques rapports d'étude sommaire ont été réalisés à la demande de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage et de la Réserve Naturelle de la baie de l'Aiguillon. Dans son étude des peuplements benthiques des pertuis Charentais, Hily (1976) a décrit succinctement les trois principales espèces des chenaux de la baie de l'Aiguillon, où la teneur en pélites dépasse 80 %. Elles définissent le peuplement à *Sternopsis scutata* – *Abra nitida* – *Nucula turgida*, caractéristique de ces vases pures, et atteignent de fortes densités. Cependant, aucune étude n'a encore répertorié toutes les espèces vivantes dans l'anse de l'Aiguillon, comme cela a pu être le cas dans les Pertuis Charentais (où de Montaudouin & Sauriau 2000 ont répertorié 850 espèces de la macrofaune benthique).

2.3.3. Intérêt faunistique du milieu

2.3.3.1. Avifaune

Les oiseaux d'eau comprennent différentes espèces, réparties en 3 groupes : les **anatidés**, les **limicoles** et les **rallidés**, pour la plupart migratrices et dépendantes des **zones humides** maritimes ou continentales pendant au moins une période de leur cycle de vie (étape migratoire, hivernage, reproduction).

Parmi les zones humides accueillant de nombreux oiseaux d'eau, l'anse de l'Aiguillon a été reconnue comme une **zone d'intérêt national et international**. Ainsi, c'est une zone d'intérêt non seulement pour les **espèces hivernantes** dont les effectifs dépassent régulièrement le 1 % des effectifs du Paléarctique ouest (les anatidés : Tadorne de Belon, Sarcelle d'hiver, Canard pilet et Bernache cravant, et les limicoles : Avocette élégante, Pluvier argenté, Bécasseau maubèche, Bécasseau variable et Barge à queue noire) ou avoisinent ce seuil de 1 % (Oie cendrée, Canard souchet et Chevalier gambette), mais aussi pour des espèces en **migration pré- ou post-nuptiale** (bécasseau maubèche,

courlis corlieu et barge à queue noire). En période estivale, l'anse de l'Aiguillon revêt également un intérêt pour quelques **espèces nicheuses** (tadorne de Belon, gorge-bleue *Luscinia svecica*, bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*) (Joyeux 2001).



Figure 2-6 Photographie d'un bécasseau variable capturé au cours de l'hiver 2003-2004 (© D. Degré)

Les vasières sont des zones de **nourrissage** essentielles aux limicoles, tandis que le schorre constitue une zone de **reposoir à marée haute**, par gros coefficient de marée, pour ces mêmes limicoles (barge à queue noire, barge rousse, bécasseau variable (Figure 0-2Figure 2-6), pluvier argenté, courlis corlieu ...) (Joyeux 2001). En outre, le schorre (ou « mizottes ») est la principale zone de **nourrissage** des bernaches cravants et des oies cendrées abondantes en hivernage et en migration, ainsi qu'une zone de **gagnage nocturne** pour des canards (canard siffleur, sarcelle d'hiver, tadorne de Belon) (Joyeux 2001). Son intérêt est donc primordial pour l'avifaune.

2.3.3.2. Ichtyofaune

Du fait de sa fonction de réceptacle de l'estuaire de la Sèvre Niortaise, l'anse de l'Aiguillon est une zone privilégiée pour de nombreux poissons migrateurs comme l'**anguille** *Anguilla anguilla* ou la grande **alose** *Alosa alosa* (Joyeux 2001). Les vasières constituent également une zone de **nourricerie pour les juvéniles de soles** (Joyeux & Meunier 2002).

L'anse de l'Aiguillon est une zone de nourrissage pour les **mulets** (Téléostéens, Mugiliformes, Mugilidés) comme tous les estuaires, marais piscicoles ou baies atlantiques (Labourg 1976, Cambrony 1983). Les embryons se développent en mer près des zones de frayère à quelques dizaines de milles des côtes (Lam Hoai 1969, Cambrony 1983). A l'âge de 1 an, les juvéniles débutent leur **migration anadrome** ou montaison dès février-mars pour le mullet porc (*Liza ramada*) (Labourg 1976, Cambrony 1983, Sauriau 1990, 1994). Puis, la migration catadrome a lieu en automne (Lam Hoai 1969, Hickling 1970, Cassifour 1975). Ainsi, aucun mullet n'est capturé en hiver dans les baies et estuaires (Laffaille 2000).

De nombreux travaux sur le régime alimentaire des mulets ont été synthétisés par Bruslé (1981). Les mugilidés adultes sont qualifiés d'« interface feeders » (Odum 1970) ou de poissons iliophages (Thomson 1954, Hickling 1970) ou **limno-benthophages** (Laffaille 2000). Les mulets raclent les fonds vaseux ou les surfaces molles des substrats à l'aide de leur mâchoire inférieure en forme de pelle tranchante (Lam Hoai 1969), laissant apparaître deux traces rectilignes caractéristiques de quelques centimètres (Figure 2-7). Ils se nourrissent le jour (Collins 1981, Almeida *et al.* 1993) par aspiration des aliments mélangés au sédiment (Lam Hoai 1969, Hickling 1970), plus activement le printemps et l'été (Hickling 1970, Cambrony 1983) lors de la marée montante avec un maximum de broutage à marée haute (Odum 1980, Almeida *et al.* 1993).



Figure 2-7 Photographie des traces laissées par la mâchoire inférieure des mulets broutant le microphytobenthos (microphytobenthos en vert-brun et doubles traces rectilignes sans microalgues en brun clair sur la photographie) (© D. Degré, janvier 2004)

2.3.3.3. Mammifères, amphibiens et entomofaune

L'anse de l'Aiguillon représente également un intérêt patrimonial du fait de la présence occasionnelle de la **loutre** d'Europe *Lutra lutra* ou d'**amphibiens** comme le pélodyte ponctué *Pelodytes punctatus* (Joyeux 2001).

Le schorre revêt également un intérêt pour l'**entomofaune** : l'œdipode des salines *Epacromius tergestinus* (orthoptère localisé sur les formations à *Atriplex portulacoides* de Vendée) et *Coelophora salicorniae* (lépidoptère strictement inféodé aux zones à salicornes du littoral atlantique) (Joyeux 2001).

Toutefois ces taxons n'entrent que de façon très accidentelle dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. En effet, les insectes ou leurs larves peuvent entrer dans le régime alimentaire des limicoles, et les loutres se nourrissent de quelques poissons remontant les chenaux.

2.3.4. Intérêt floristique du milieu

Un cortège floristique, composé d'une **flore typique des prés salés atlantiques**, confère à la baie de l'Aiguillon un intérêt patrimonial important. Il est notamment représenté par *Puccinellia maritima*, *Spartina maritima*, *Sueda maritima*, *Atriplex hastata*, *Limonium vulgare*, *Salicornia sp* (Joyeux 2001). Cette macrovégétation halophile est organisée sur les **différents étages de colonisation du schorre** (paragraphe 1.3.5.).

2.4. Vers une gestion intégrée du milieu

2.4.1. Divers aménagements proposés

Après une **grande période de dessèchement** aux XII^{ème} et XIII^{ème} siècles (par de grands fossés dans la partie inférieure des rivières), les réendigüements, exécutés sous la direction d'ingénieurs hollandais, reprirent avec Henry IV (1599-1607), puis l'avancée sur la mer s'était encore accélérée au XIX^{ème} siècle (par exemple à l'ouest du canal de Luçon avec les digues successives de 1889, 1852, 1824, 1791) (Welsch 1919, Verger 1968a) (Figure 2-8). Welsch (1919) constatait qu'après la construction de nouvelles digues, les prises, vendues aux cultivateurs, desséchées et immédiatement mises en culture, donnaient de belles récoltes dès la première année.

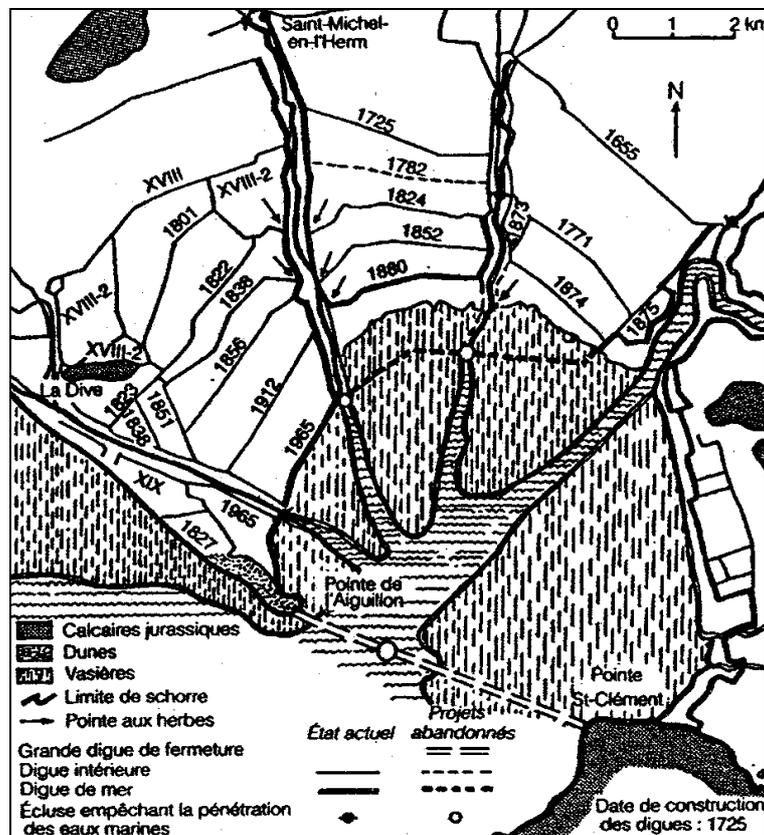


Figure 2-8 Les prises ou poldérisations successives de la baie de l'Aiguillon (d'après Verger, 1967)

Le **dernier endiguement** sur les communes de l'Aiguillon-sur-mer et St-Michel-en-l'Herm date seulement de 1965. En 1970, Lorin concluait sa thèse par l'impossibilité de construire des **ouvrages en mer** sur les vasières de l'anse de l'Aiguillon. Le projet de réalisation d'une digue de fermeture de l'anse a dès lors été abandonné au profit d'une accélération du processus naturel de croissance de la pointe de l'Aiguillon. En 1983, les associations de protection de la nature et la fédération des chasseurs de la Vendée s'élevèrent contre une demande de **concession aquacole** sur les mizottes de Champagné les Marais (<http://www.baie-aiguillon.reserves-naturelles.org>). Dès lors, les projets de protection de la baie s'accéléchèrent.

2.4.2. *Historique des réserves naturelles*

Le premier projet de mise en réserve de la baie de l'Aiguillon a été proposé dès 1959, puis a été repris par Michel Brosselin et l'**Association de Défense de l'Environnement en Vendée** en 1972, pour contrer les projets d'assèchement de la baie. Mais c'est en 1973 que la partie située au nord du chenal de la Sèvre niortaise a été érigée en **Réserve de Chasse Maritime** à la demande de la **Fédération Départementale des Chasseurs de Vendée**. En 1986, la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée et la **Ligue pour la Protection des Oiseaux** présentèrent à nouveau un projet de protection (<http://www.baie-aiguillon.reserves-naturelles.org>).

Pourtant, il faudra attendre 1991, pour que soient protégés de tout aménagement lourd 200 ha de mizottes acquis par les chasseurs vendéens et la **Fondation Nationale pour la Protection des Habitats de la Faune Sauvage**, puis 1996 pour que le projet aboutisse enfin à la création de la Réserve Naturelle de la baie de l'Aiguillon (Vendée) par le décret n°96-613 du 09 juillet 1996. C'est l'**Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage**, établissement public dépendant des **Ministères chargés de l'Environnement et de l'Agriculture**, qui fut nommé gestionnaire en 1997 avec une participation de la LPO. La superficie de la zone protégée sera doublée en 1999, pour une surface totale de 4 900 ha (dont 4 000 ha de vasières et 750 ha de prés salés), par le classement en réserve naturelle de la partie charentaise de la baie de l'Aiguillon (décret n°99-557 du 2 juillet 1999).

Si la baie de l'Aiguillon est officiellement divisée en deux réserves naturelles nationales (RNN 130 et 146), elle est aujourd'hui gérée conjointement par l'ONCFS et la LPO comme une **entité écologique et humaine unique**, et écologiquement complémentaire du Marais Poitevin et des sites acquis par le Conservatoire du Littoral. Reconnue à l'échelle internationale, comme un site d'intérêt majeur, en tant que zone d'escale postnuptiale et pré-nuptiale et zone d'importance pour l'hivernage des oiseaux aquatiques du Paléarctique, elle fait l'objet de récentes études à caractère scientifique et d'objectifs de gestion patrimoniale (Joyeux 2001, Meunier & Joyeux 2003).

2.4.3. Statut juridique des réserves naturelles

Le statut de réserve naturelle est un **outil juridique** permettant une protection efficace et pérenne d'un espace naturel fragile et remarquable. La règle commune à toutes les réserves naturelles est que leur territoire ne peut être ni détruit, ni modifié. Ainsi, à côté de l'outil de gestion dédié à la conservation du patrimoine naturel, une réserve naturelle se définit par **la réglementation** contenue dans son décret de création. Les objectifs de conservation des réserves naturelles sont énumérés par la loi et concernent entre autres : 1- la préservation d'espèces animales ou végétales et d'habitats fragiles, 2- la constitution et la préservation d'étapes sur les grandes voies de migration de la faune sauvage, 3- la réglementation assurant l'atteinte de ces objectifs.

Les deux décrets ministériels (décret n°96-613 du 09 juillet 1996 et décret n°99-557 du 2 juillet 1999) s'appuient sur la même réglementation (excepté pour la pêche à la civelle et la navigation de plaisance, interdites aux amateurs côté 17) :

1- La **pêche** professionnelle et amateur, maritime et à pied, ainsi que la **conchyliculture** continuent à s'exercer dans le cadre de la réglementation en vigueur (se renseigner auprès des Affaires Maritimes), cependant, **la pêche à la civelle amateur est interdite côté charentais.**

2- **L'activité de chasse est interdite.** De manière générale, il est interdit de porter atteinte de quelque manière que ce soit aux animaux non domestiques et de les déranger.

3- Les **chiens sont interdits, même tenus en laisse**, sauf ceux utilisés pour les missions de police ou de sauvetage ou bien la conduite des troupeaux. L'introduction de toute espèce sauvage ou domestique est interdite.

4- Il est interdit de porter atteinte de quelque manière que se soit aux végétaux non cultivés, sauf à des fins agricoles et pastorales. Les exceptions agricoles concernent la **fauche** et le **pâturage** des digues et des mizottes. **La cueillette de végétaux est interdite.**

5- La circulation des **véhicules terrestres à moteur est interdite** sur toute l'étendue de la réserve (sauf exceptions liées aux opérations de police ou de sauvetage, aux activités agricoles, conchylicoles ou halieutiques professionnelles, ou de défense contre la mer).

6- Les navires et engins à moteurs (jet ski) non liés aux activités professionnelles autorisées sont interdits côté 17 où le **tourisme nautique est limité au chenal de la Sèvre.**

7- Il est interdit d'abandonner, de déposer, de jeter en dehors des lieux prévus à cet effet des **détritus** de quelque nature que ce soit.

8- Le survol aérien de la réserve naturelle est interdit aux aéronefs à moteur à moins de 300 m du sol.

2.5. Conclusion

Dans ce second chapitre, les **enjeux socio-économiques et écologiques** sur l'anse de l'Aiguillon ont été rappelés.

Si le Marais Poitevin et les plages vendéo-charentaises sont bien connus des **touristes**, l'anse elle-même doit sa réputation à la « **moule de Charron** », cultivée sur bouchots depuis le XIII^{ème} siècle. Largement **poldérisée** au cours du XIX^{ème} siècle (Verger 1968), l'anse de l'Aiguillon est aujourd'hui reconnue comme un site d'intérêt écologique, ce qui lui a valu son classement en **Réserves Naturelles** en 1996 et 1999. En effet, ses vasières et son schorre, colonisé par une **macrovégétation halophile**, accueillent de nombreux **oiseaux d'eau**, notamment des limicoles en hivernage (Joyeux, 2000).

Les différents usages des ressources et des espaces naturels de l'anse de l'Aiguillon sont également **structurés dans l'espace** et peu de conflits d'usage sont à déplorer. Enfin, cette revue bibliographique a mis en évidence des **usages relativement raisonnés** des prés-salés par les agriculteurs, des chenaux par les pêcheurs et du Pertuis Breton par les mytiliculteurs qui semblent ne pas perturber **l'équilibre de la faune et de la flore de la Réserve Naturelle** et plus particulièrement l'utilisation des vasières intertidales et des mizottes par les limicoles.

Chapitre 3 :

Structure spatio-temporelle des paramètres biosédimentaires

3. Structure spatio-temporelle des paramètres biosédimentaires de l'anse de l'Aiguillon

3.1. Introduction

Les écosystèmes littoraux sont des **systèmes dynamiques** (Glémarec 1993) très **structurés spatialement** (Bacher & Sauriau 1990, Meire *et al.* 1994b, De Jonge 1999). En effet, le premier facteur agissant sur la structure spatio-temporelle des sédiments est l'**hydrodynamisme**. En fonction du mode, abrité ou battu, des courants océaniques et des courants de marée (Eisma & Ridderinkhof 1998) la **granulométrie** des sédiments diffère (Flemming 2000). Sur les zones intertidales, l'alternance quotidienne des émerSIONS et immersions modifie également la texture des sédiments et notamment leur teneur en eau. En effet, la pente de l'estran influe sur la **stratification hypsométrique** de l'estran et sur le **degré d'émerSION** de chaque strate. Dans les estuaires, deux autres facteurs influent sur les caractéristiques des vasières attenantes. Liés aux apports fluviaux d'eau douce chargée en éléments nutritifs (Hughes *et al.* 2000), la **salinité** de l'eau interstitielle (McLusky *et al.* 1993) et la teneur en **matière organique** des sédiments (Galois *et al.* 2000) sont des facteurs qui peuvent influencer sur la distribution des êtres vivants dans ou en surface des sédiments : les diatomées épipéliques (Admiraal 1984), les bactéries (Boschker *et al.* 2000), les foraminifères (Ward *et al.* 2002), mais aussi la macrofaune benthique (Lohrer *et al.* 2004, Hyland *et al.* 2005) et les limicoles (Grant 1984).

Sur l'anse de l'Aiguillon, les études sédimentologiques les plus exhaustives datent des années 60 et 70 (Verger 1968a, Lorin 1970, Hily 1976). Elles sont très exhaustives du point de vue de la géomorphologie, de la rhéologie et de la minéralogie. En revanche, elles ne s'intéressent pas aux sédiments en tant que milieu de vie et n'apportent pas ou peu d'information sur les teneurs en matière organique, en pigments ou sur la salinité des eaux interstitielles. Cette étude a donc pour but de compléter et de réactualiser les données biosédimentaires sur l'anse de l'Aiguillon. Par une étude à la fois **spatiale, dynamique et multivariée** des paramètres du sédiment, une **typologie des sédiments** de l'anse de l'Aiguillon est proposée.

3.2. Matériel et méthodes

3.2.1. Stratégie d'échantillonnage et matériel utilisé

3.2.1.1. Connaissance a priori de l'hypsométrie de l'anse

L'anse de l'Aiguillon ayant été choisie comme site pilote pour tester la technique **d'altimétrie par laser aéroporté**, il existait des données Lidar et un modèle numérique de terrain (MNT) permettant d'évaluer finement, avec un maillage de 5 mètres, l'hypsométrie de l'anse (Barreau 2000, Populus *et al.* 2001). Nous avons associé ces données aux données bathymétriques des campagnes Pertuis Breton du SHOM (2003) et de la DDE (2002), pour réaliser une carte de l'hypsométrie de l'anse (Figure 3-1). A partir de cette carte, l'hypsométrie de chacun de nos points d'échantillonnage a été relevée et transformée en temps d'émersion à partir de l'abaque du SHOM (Bacher comm. pers.).

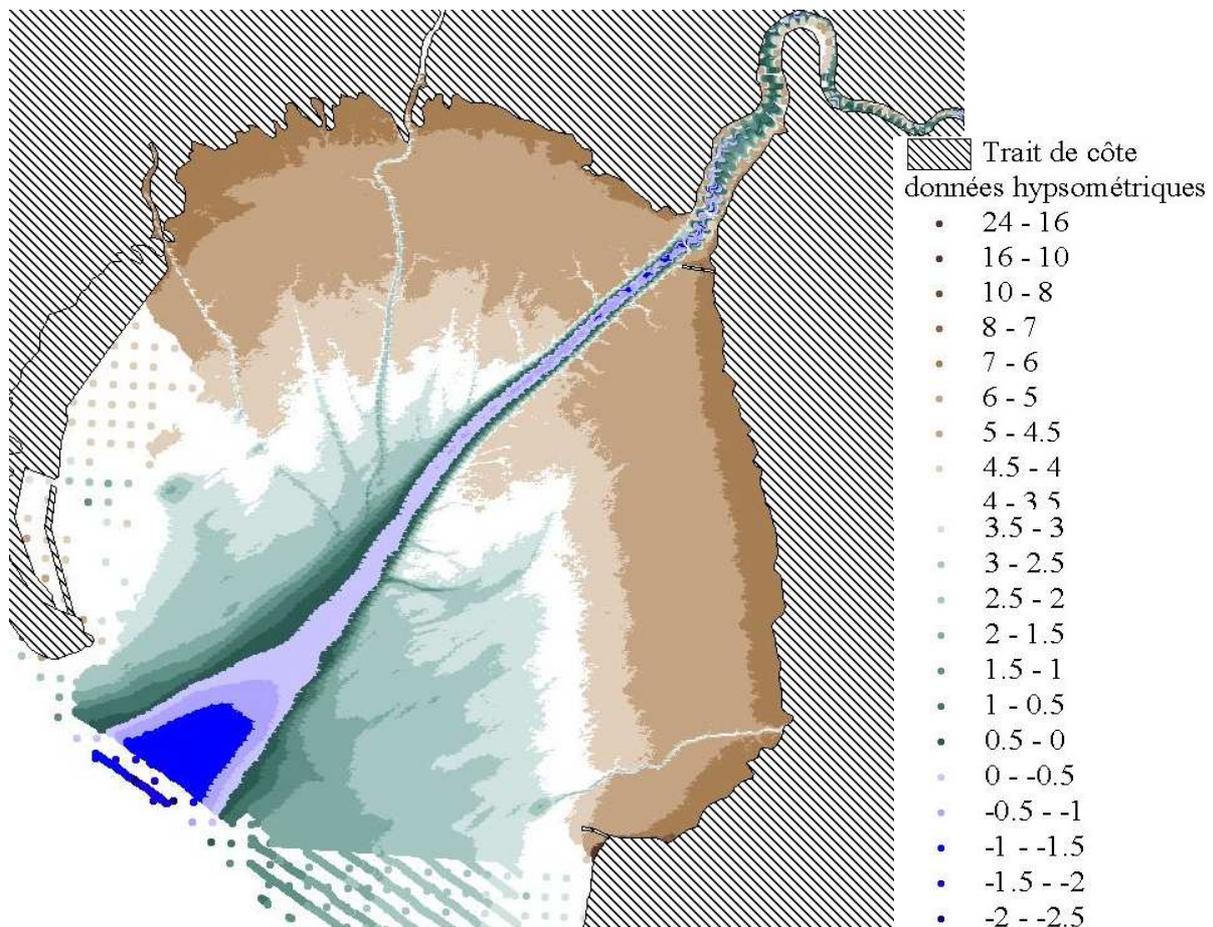


Figure 3-1 Cartographie hypsométrique de l'anse de l'Aiguillon à partir des données du SHOM (2003), de la DDE (2002) et de l'IFREMER (1999)

3.2.1.2. Cartographie des paramètres biosédimentaires

Afin de coupler les données de paramètres biosédimentaires aux données de peuplements macrobenthiques, la **même stratégie** d'échantillonnage a été adoptée. Etant donné le manque de connaissances *a priori* sur la structure spatiale des peuplements benthiques et la surface importante de l'anse, un **échantillonnage systématique** a été choisi (91 points espacés de 750 m ou 250 m, repérés au Global Positionning System, Figure 3-2). En outre, cette stratégie permet de réaliser des analyses **spatiales**. Enfin, le choix de deux périodes d'échantillonnage permet d'aborder la question de la **saisonnalité** des paramètres étudiés, au moment du départ (mars 2002) et de l'arrivée (octobre 2002) des limicoles hivernants. Ainsi, les deux campagnes d'échantillonnage ont été effectuées à bord d'une barge mytilicole sur l'anse de l'Aiguillon et l'estuaire externe de la Sèvre Niortaise.

Cinq unités d'échantillonnage ont été prélevées, **trois** au moyen d'une **benne** Smith-McIntyre ($1/10^{\text{ème}}$ de m^2) et **deux** au moyen d'un **carottier** (de 5,6 cm de diamètre, soit $24,63 \text{ cm}^2$ de surface). Sur les triplicats prélevés à la benne, deux sont utilisés pour l'étude de la macrofaune benthique. Dans la dernière benne, une poignée de sédiment a été prélevée sur toute la profondeur de sédiment pour l'analyse granulométrique. La première carotte de sédiment est découpée tous les centimètres pour l'analyse des teneurs en eau et en matière organique des sédiments selon la profondeur. Sur la seconde carotte, seul le premier centimètre de sédiment est prélevé et conservé dans une boîte de pétri pour l'analyse des pigments.

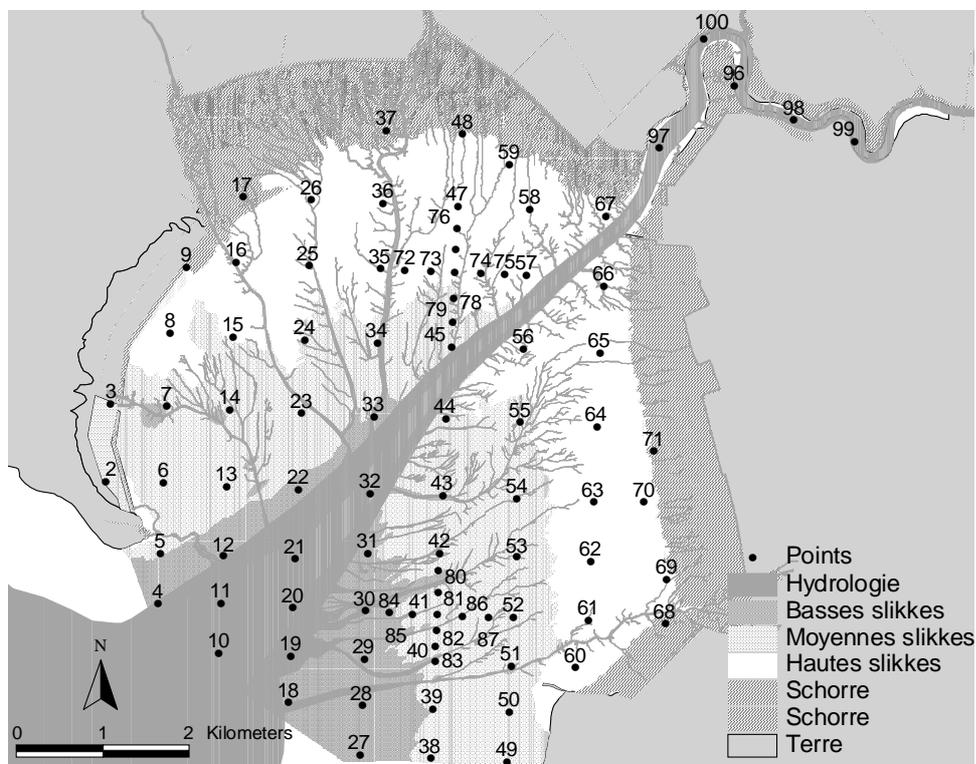


Figure 3-2 Localisation et numérotation des points de prélèvement sur l'anse de l'Aiguillon et l'estuaire de la Sèvre Niortaise. Le fond de carte représente les différentes strates hypsométriques de la zone subtidale (hydrologie) au schorre, en passant par les trois niveaux de slikke (© D. Degré)

Les cartes ont été réalisées grâce à un Système d'Information Géographique sous le logiciel ARCVIEW GIS 3.2. Les données ont été interpolées par la méthode IDW proposée par l'extension Spatial Analyst.

3.2.1.3. Suivi mensuel des paramètres biosédimentaires

Afin d'étudier plus finement la dynamique des paramètres climatiques et sédimentaires, un échantillonnage mensuel a été réalisé **en trois stations** choisies de part et d'autre de la vasière de l'anse de l'Aiguillon (Figure 3-3). Ces stations, situées sur la haute slikke, ont été choisies en fonction de leur accessibilité à marée basse, à pied (station 2) ou en bateau (stations 1 et 3). Deux carottes de 10 cm de profondeur perforées tous les 0,5 cm ont été utilisées pour le suivi des températures et trois carottes de 7,5 cm de diamètre et 16 cm de profondeur ont été prélevées, puis découpées en tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur (0-0,5 ; 0,5-1 ; 1-2 ; 2-3 ; 3-4 ; 4-5 ; 8-9 ; 12-13 ; 15-16) pour mesurer la teneur en eau et en matière organique des sédiments. Enfin, le premier centimètre de deux carottes de sédiment de 15,4 cm de diamètre a été prélevé pour analyser leur teneur en pigments.

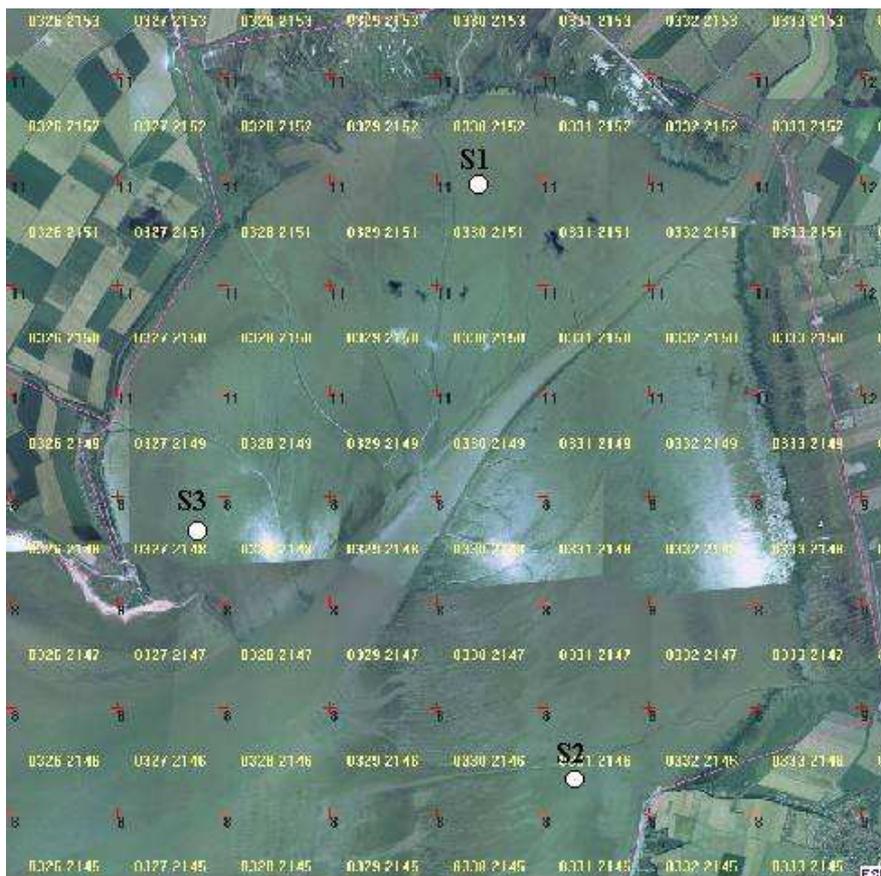


Figure 3-3 Orthophotographies (© ortholittorale 2000) de l'anse de l'Aiguillon, sur lesquelles sont présentées les localisations des 3 stations de suivi : S1=station de Luçon (à l'Est du chenal de Luçon), S2=station d'Esmandes (entre le canal du Curé et la Pointe St-Clément), S3=station de l'Aiguillon (au Nord de la pointe de l'Aiguillon).

3.2.2. Analyse des paramètres biosédimentaires

3.2.2.1. Température

Durant le suivi mensuel, la répartition verticale des températures dans le sédiment est déterminée au moyen d'un thermomètre électronique introduit dans les trous d'une carotte de 10 cm de profondeur perforée tous les 0,5 cm. Les températures sont mesurées au 1/10 de °C près. Les carottages sont répliqués deux fois. La température de l'air a été suivie au moyen d'une mesure en début de prélèvement et une autre en fin de prélèvement avec le même thermomètre.

3.2.2.2. Granulométrie et diamètre moyen des sédiments

Au cours des cartographies saisonnières, la granulométrie des sédiments a été analysée de deux façons :

La première méthode est une analyse granulométrique du sédiment en suspension, effectuée au moyen d'un granulomètre laser (Mastersizer micro, Malvern). La technique de mesure de diffraction laser est basée sur la corrélation négative entre l'angle de la lumière diffractée et la taille des particules (Malvern 1996). Un faisceau monochromatique traverse une partie de l'échantillon en suspension, la lumière diffractée est mesurée par des photodiodes semi-circulaires et, selon l'image de diffusion capturée par l'unité optique sphérique, la taille des particules est calculée suivant les théories de Mie et Fraunhofer (les particules sont des sphères parfaites). L'analyse, répliquée 2 fois, est réalisée sur des échantillons de quelques grammes de vase préalablement tamisée sur une maille de 250 μm mis en suspension dans un défloculant (sodium métaphosphate à 40 g/l) sous agitation pendant 2 à 3 heures. Les échantillons, préalablement préparés par J-B Tribondeau, ont été traités par P-G Sauriau, à l'Université d'Angers, sur les conseils de A. Sylvestre. Les résultats sont exprimés sous forme d'une distribution granulométrique entre 0,31 et 301 micromètres.

La seconde méthode est une analyse granulométrique du sédiment sec, sur une colonne de tamis (effectuée par V. Bouchet, au CRELA). Pour les échantillons montrant, par granulométrie laser, une proportion plus élevée de sable, 100 g de sédiment, préalablement séchés 48 h à l'étuve à 60°C, sont mis à défloculer dans une solution de sodium métaphosphate à 40 g L⁻¹ et tamisés sur une maille de 63 μm . Chaque refus de tamis est à nouveau séché, dépourvu des coquilles les plus grosses, pesé et enfin tamisé sur une colonne de tamis Retsch AS 200 digit à une amplitude 2,5 pendant 20 minutes. Chaque fraction (les graviers [$> 4-2-1,6$ mm] et les sables grossiers [1,6-1,25-1-0,8-0,63-0,5-0,4-0,315-0,25 mm] d'une part, les sables fins [250-200-160-125-100-80-63 μm] et les pélites < 63 μm d'autre part) est pesée et exprimée en pourcentage de sédiment sec.

3.2.2.3. Teneur en carbonates des sédiments

Quelques grammes de sédiments ont été prélevés en surface de benne, en octobre 2002. La méthode de calcimétrie, utilisée par E. Armynot-du-Châtelet pour traiter les échantillons, est celle de Bernhard, où 1 g de sédiment sec, réduit en poudre, est attaqué par de l'acide chlorhydrique (HCl) (Armynot du Châtelet 2003). Le dégagement de CO₂ est mesuré, et la teneur en carbonates du sédiment est corrigée par rapport à la température et à la pression atmosphérique, et exprimée en pourcentage de sédiment sec.

3.2.2.4. Teneur en eau des sédiments et salinité de l'eau interstitielle

Pendant les campagnes cartographiques, sur chaque carotte de sédiment (de 5,6 cm de diamètre et 9 cm de profondeur) sont découpées des tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur (0-0,5 ; 0,5-1 ; 1-2 ; 2-3 ; 3-4 ; 4-5 ; 8-9). Chaque tranche est déposée dans une boîte de pétri pré-tarée, puis pesée pour obtenir le poids humide. Le poids sec est ensuite mesuré après séchage pendant 48 heures à l'étuve. La teneur en eau est alors obtenue en utilisant la formule : $(\text{poids humide} - \text{poids sec}) / (\text{poids sec} - \text{tare})$.

De même, lors du suivi mensuel, trois carottes de sédiment (de 7,5 cm de diamètre et 16 cm de profondeur) sont prélevées, puis découpées en tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur (0-0,5 ; 0,5-1 ; 1-2 ; 2-3 ; 3-4 ; 4-5 ; 8-9 ; 12-13 ; 15-16) pour en mesurer la teneur en eau.

Pour les deux types de stratégies d'échantillonnage, la salinité de l'eau interstitielle est également mesurée au moyen d'un réfractomètre sur les surnageants obtenus par centrifugation de quelques grammes de sédiment frais. En outre, sur chaque station de suivi mensuel, deux répliqués d'eau sont prélevés en surface pour mesurer la salinité au moyen d'un salinomètre afin de déterminer sa variation au cours des saisons.

3.2.2.5. Teneur en matière organique des sédiments

Sur les tranches de sédiment sec précédemment obtenues, quelques milligrammes de sédiment sont prélevés puis broyés dans un mortier. Les broyats sont ensuite déposés dans des papillotes pré-tarées, puis pesés (poids sec). Le poids de cendres est ensuite obtenu après 4 heures de crémation dans un four à mouffles à 450°C. Par simple calcul on peut donc déterminer le poids sec sans cendres ($\text{poids sec} - \text{poids de cendres}$) et la teneur en matière organique ($\text{poids sec} - \text{poids de cendres} / \text{poids sec} - \text{tare}$).

De même, lors du suivi mensuel, trois carottes de sédiment (de 7,5 cm de diamètre et 16 cm de profondeur) sont prélevées, puis découpées en tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur (0-0,5 ; 0,5-1 ; 1-2 ; 2-3 ; 3-4 ; 4-5 ; 8-9 ; 12-13 ; 15-16) pour en mesurer la teneur en matière organique.

3.2.2.6. Teneur en pigments de la surface des sédiments

Au cours des campagnes cartographiques et du suivi mensuel, deux carottes de sédiment (respectivement de 5,6 cm et de 15,4 cm de diamètre), sont prélevées. Le premier centimètre de chacune des carottes de sédiment est prélevé, puis décongelé à l'obscurité. Ensuite, chaque échantillon de sédiment de surface est décongelé, puis homogénéisé avec précaution juste avant l'analyse. Un aliquote est prélevé et pesé dans une boîte de pétri pré-tarée, avant puis après avoir subi une lyophilisation à froid et à l'obscurité. Ces aliquotes sont conservés à -80°C jusqu'au traitement. Le dosage des chloropigments est réalisé après extraction par l'acétone à 90 % pendant 18 heures, dans le noir et au froid ($3-4^{\circ}\text{C}$). La dernière étape est la centrifugation, qui permet de séparer le culot contenant le sédiment du surnageant contenant les chloropigments. Le dosage est effectué par fluorimétrie (Lorenzen 1966). Les concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine *a* sont données par les équations de Lorenzen (1966) :

$$[\text{chlorophylle } a] (\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}) = K * (F_0 / F_A)_{\text{max}} * F_A * \left(\frac{[(F_0 / F_A) - 1]}{[(F_0 / F_A)_{\text{max}} - 1]} \right) * (v / (1000 * V))$$

$$[\text{pheophytine } a] (\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}) = K * K_A * F_A * \left(1 - \frac{[(F_0 / F_A) - 1]}{[(F_0 / F_A)_{\text{max}} - 1]} \right) * (v / (1000 * V)) * 0,975$$

avec :

- $(F_0 / F_A)_{\text{max}} = K_A$ le rapport d'acidification de la chlorophylle *a* pour le fluorimètre,
- F_0 la fluorescence de l'échantillon avant acidification,
- F_A la fluorescence de l'échantillon après acidification,
- v le volume d'acétone (en ml) (soit $v' = v / 1000$ en L),
- V le volume d'eau de mer filtrée (en l),
- K la constante de calibration pour la fente du fluorimètre,
- 0,975 le rapport des poids moléculaires phéophytine *a* / chlorophylle *a*

et exprimées en mg (Chl) / m² (1^{er} cm de sédiment) :

$$[\text{chlorophylle } a] (\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}) = K * K_A * \left(\frac{[F_0 - F_A]}{[K_A - 1]} \right) * d * (v' / m) * (M / s)$$

$$[\text{pheophytine } a] (\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}) = K * K_A * \left(\frac{[F_A - F_0 / F_A]}{[K_A - 1]} \right) * d * (v' / m) * (M / s) * 0,975$$

avec :

- d le facteur de dilution de l'échantillon
- m la masse de sédiment sec diluée (en g)
- M la masse de sédiment sec totale par unité de prélèvement (en g)
- s la surface de l'unité de prélèvement (en m²)

3.2.2.7. Autres analyses effectuées à partir des campagnes AIGUILLON 2002

Au cours de la campagne d'échantillonnage de mars 2002, des prélèvements de sédiments ont également été réalisés dans le troisième échantillon de benne par D. Fichet, afin d'estimer l'abondance en méiofaune et la teneur en métaux lourds des sédiments.⁵

De même, au cours de la campagne d'échantillonnage d'octobre 2002, des prélèvements de sédiments ont été réalisés dans le troisième échantillon de benne par E. Armynot du Châtelet, afin d'estimer l'abondance en foraminifères⁶ (Armynot du Châtelet *et al.* 2004).

Chaque mois, les teneurs en *Escherichia coli*⁷ (nombre de *E. coli* / 100 g de sédiment sec) ont été analysées par A. Derrien sur le premier centimètre de sédiment d'une carotte de 15,4 cm prélevée dans les trois stations du suivi mensuel.

3.2.3. Analyse multivariée des données

L'Analyse en Composantes Principales (ACP) est une étude exploratoire (Escofier & Pagès 1990) qui permet de décrire un tableau de données numériques continues du type : « variables-colonnes / individus-lignes » (Lebart *et al.* 1979). Elle a pour double objectif : 1- le bilan des corrélations entre les variables (teneur en chloropigments (Chl) et en phéopigments (Phé), en matière organique (MO0 et MO1 pour les tranches de 0-0,5 cm et 0,5-1 cm) et en eau interstitielle (W0 et W1 pour les tranches de 0-0,5 cm et 0,5-1 cm) des sédiments de surface, salinité (S), diamètre (D), médiane (M), pourcentage en argiles (AR), en limons (LIM) et en sables (SAB)) et 2- le regroupement des individus (ici, les stations de prélèvement) selon leurs ressemblances. Une ACP a été réalisée pour chaque campagne de prélèvement (mars et octobre) au moyen du logiciel XL-STAT.

L'analyse a été renouvelée pour les données des deux saisons simultanément et les stations ont été triées selon la distance euclidienne, par **Classification Ascendante Hiérarchique**. Le critère d'agrégation choisi est la méthode de Ward, sur les données centrées réduites par colonne, au moyen du logiciel XL-STAT.

⁵ Ces données ne sont pas publiées. Dans ce manuscrit, des estimations de biomasse en méiofaune sont entrées dans les paramètres du modèle de réseau trophique (chapitre 10) et l'influence des métaux lourds sur la structuration des stations de l'anse de l'Aiguillon est présentée dans l'ACP du présent chapitre.

⁶ Ces résultats ont fait l'objet d'une première publication en collaboration dans les *Comptes rendus Palévol*, et d'une seconde en préparation.

⁷ Les comptages réalisés au laboratoire de la DEL de La Rochelle sont présentés sur le site :

http://www.ifremer.fr/lerpc/etudes_recherche/etudes_microbio/sediments/sediments.htm

3.3. Résultats cartographiques

3.3.1. Granulométrie et diamètre moyen des sédiments

Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon sont relativement homogènes (Figure 3-4). Ils sont composés en moyenne à 80 % de limon (2 à 63 μ m), à 15 % d'argile (< 2 μ m) et seulement 5 % de sable (> 63 μ m), excepté au niveau de la pointe de l'Aiguillon où les sédiments sont plus sableux (64 / 12 / 24 % de limon / argile / sable). Ils appartiennent seulement à deux classes texturales définies par Flemming (2000) : DII les vases très limoneuses et peu sableuses, et EII les limons peu argileux. Ces résultats obtenus par granulométrie laser sont confirmés par granulométrie grossière (Tableau 3-1).

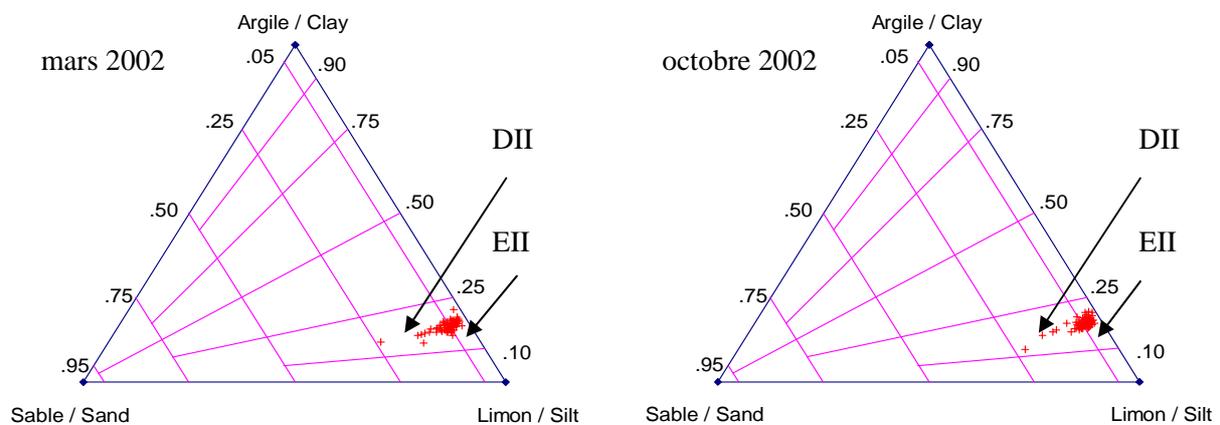


Figure 3-4 Diagrammes texturaux saisonniers montrant l'appartenance des sédiments de l'anse de l'Aiguillon aux classes DII et EII définies par Flemming (2000) à partir des rapports limon / argile / sable pour 100 g de sédiment sec

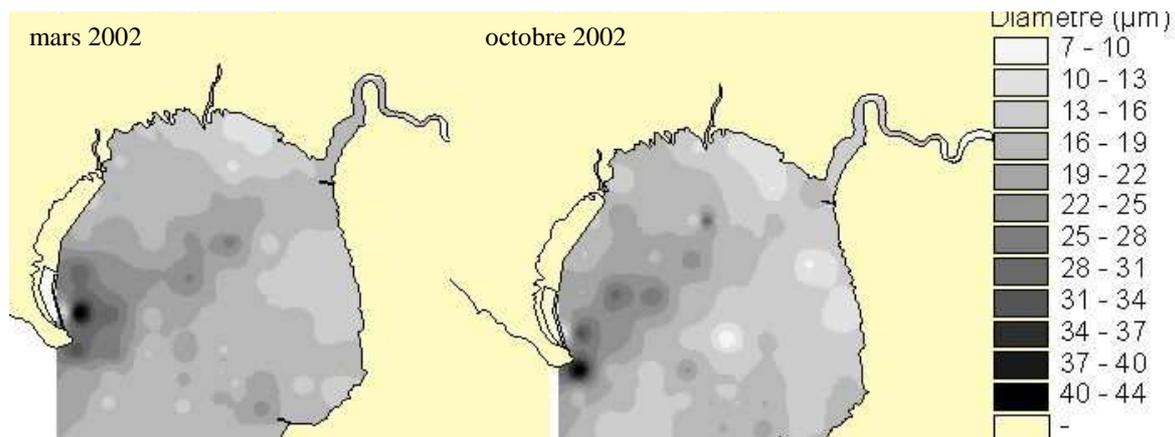


Figure 3-5 Cartographies saisonnières du diamètre moyen (en μ m) des sédiments de l'anse de l'Aiguillon

Le diamètre moyen des sédiments est faible sur l'anse de l'Aiguillon ($18,4 \pm 4,7 \mu$ m en mars et $16,9 \pm 4,8 \mu$ m en octobre). Il est minimal près du schorre en fond de baie, maximal près de la pointe rocheuse de Saint-Clément et surtout près de la pointe sableuse de l'Aiguillon, dont l'influence s'étend sur la moitié de la surface de la vasière vendéenne (Figure 3-5).

L'analyse grossière de quelques stations permet de distinguer différents types de sédiments sableux (Tableau 3-1). Ainsi, la station 33, située en aval du canal de Luçon, est constituée à 71 % de graviers et 25 % de sables grossiers (en mars 2002), tandis que les stations de la pointe de l'Aiguillon sont constituées de seulement environ 1 % de graviers. Les autres stations sont en général dépourvues de gravier. Les sédiments de la station 5, située sur la pointe de l'Aiguillon, varient selon la saison : ils sont constitués de près de 16 et 9 % de sables respectivement fins et grossiers en mars, mais de plus 45 et 22 % de fractions fines et grossières de sable en octobre.

Tableau 3-1 Proportions des principales classes granulométriques exprimée en % dans quelques stations sableuses (ID= numéro de la station de prélèvement, Zone : BAS= basse slikke, MS= moyenne slikke, HS= haute slikke, SH= schorre)

	ID	Zone	Lieu	Graviers %	Sables grossiers %	Sables fins %	Pélites %
Mars 2002	5	MS	Pointe de l'Aiguillon	0,00	8,81	15,52	75,68
	6	MS	Pointe de l'Aiguillon	0,00	0,50	2,48	97,03
	9	HS	Chenal Vieux	0,00	0,96	0,82	98,22
	12	BS	Pointe de l'Aiguillon	0,00	0,79	2,67	96,54
	13	MS	Pointe de l'Aiguillon	0,00	0,59	6,42	92,99
	15	HS	Chenal Vieux	0,00	0,70	5,96	93,34
	27	BS	Esnandes (bouchots)	0,00	0,69	1,29	98,02
	33	BS	Canal de Luçon	70,63	25,37	1,60	2,40
	35	HS	Canal de Luçon	1,09	2,07	5,33	91,51
	40	MS	Canal du Curé	0,79	2,17	2,27	94,76
	45	MS	Canal de Luçon (bouchots)	0,00	0,78	0,87	98,35
	51	BS	Canal du Curé	0,00	2,00	3,09	94,91
	52	MS	Canal du Curé	0,00	0,78	15,71	83,51
	62	HS	vase nue	0,00	1,39	1,20	97,41
	73	HS	station Luçon	0,00	0,99	4,06	94,95
	77	HS	station Luçon	5,86	3,77	2,98	87,39
	83	MS	Canal du Curé	0,00	0,60	3,08	96,32
Octobre 2002	3	MS	Chenal de la Raque	0,00	0,68	1,85	97,47
	4	BS	Pointe de l'Aiguillon	0,70	2,19	30,88	66,24
	5	MS	Pointe de l'Aiguillon	1,31	22,94	45,37	30,38
	6	MS	Pointe de l'Aiguillon	0,00	0,59	5,10	94,31
	7	BS	Chenal de la Raque	0,00	0,91	22,50	76,59
	14	MS	Chenal de la Raque	0,00	0,60	10,85	88,56
	23	MS	Chenal Vieux	0,00	0,49	2,54	96,98
	37	SH	Canal de Luçon	0,00	1,28	2,08	96,64
	43	BS	vase nue	0,30	1,40	1,00	97,31
	45	MS	Canal de Luçon (bouchots)	0,00	1,20	6,18	92,62
	51	BS	Canal du Curé	0,00	0,59	1,38	98,03
52	MS	Canal du Curé	0,00	0,78	1,86	97,36	
57	HS	Canal de Luçon (bouchots)	0,00	1,48	4,06	94,46	

3.3.2. Teneur en carbonates des sédiments

La teneur en carbonates des sédiments de l'anse de l'Aiguillon (Figure 3-6) est faible ($16,95 \pm 2,07$ %). En effet, les **carbonates sont plus abondants dans les sables** où s'accumulent de nombreux débris coquilliers. Ainsi, les deux zones de la baie les plus riches en carbonates se trouvent à proximité de la pointe sableuse de l'Aiguillon (jusqu'à 24,03 %) et de la pointe rocheuse de St-Clément (20,61 % au maximum).

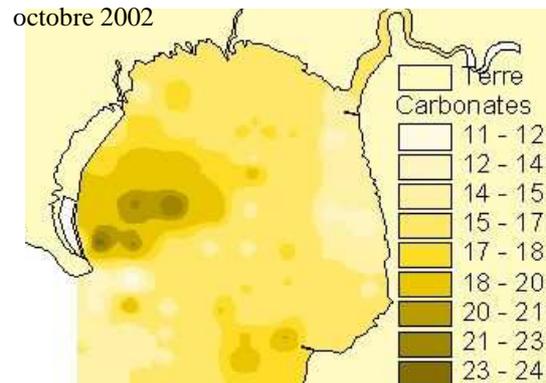


Figure 3-6 Cartographie automnale de la teneur en carbonates (pour 100 g de sédiment sec) des sédiments de l'anse de l'Aiguillon (données fournies par E. Arminot-du-Châtelet)

3.3.3. Teneur en eau et salinité de l'eau interstitielle des sédiments

Les **teneurs en eau** des sédiments de la baie de l'Aiguillon sont très élevées ($185,55 \pm 31,61$ g d'eau pour 100 g de sédiment sec). Les teneurs minimales en eau sont situées près des pointes de l'Aiguillon et de Saint-Clément, les maximales dans la Sèvre et le chenal de Marans. Sur les mizottes, les valeurs sont élevées en mars, faibles en octobre (Figure 3-7).

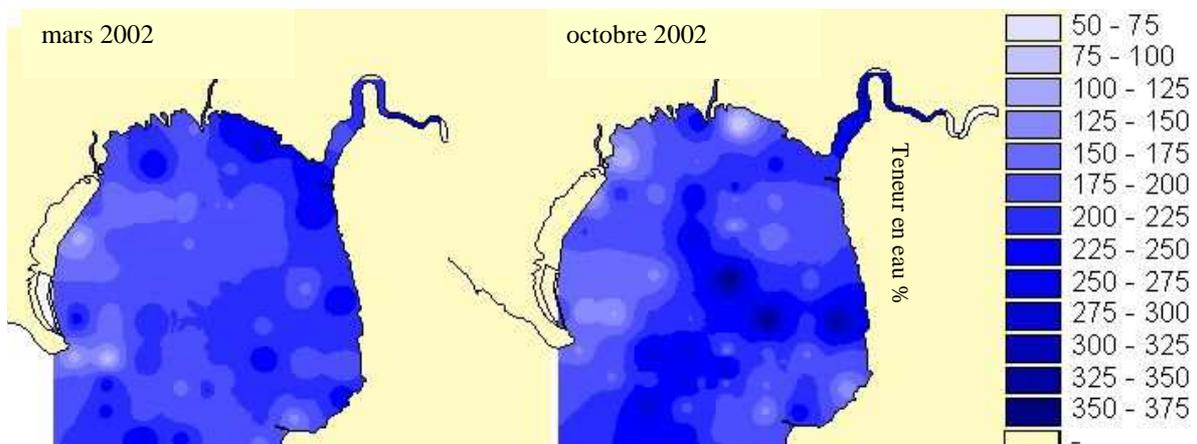


Figure 3-7 Cartographies saisonnières de la teneur en eau (pour 100 g de sédiment sec) des sédiments de l'anse de l'Aiguillon

La **salinité** de l'eau interstitielle est **très variable selon la saison** ($23,9 \pm 5,5$ ‰ en mars et $38,8 \pm 3,6$ ‰ en octobre (Figure 3-8). Alors qu'en mars les valeurs sont faibles et croissantes le long d'un gradient Sèvre-Pertuis (de 5,5 à 31,5 ‰), en octobre les salinités sont maximales sur les mizottes (jusqu'à 47,5 ‰) et diminuent avec la bathymétrie et à l'embouchure de la Sèvre (minimum de 23,5 ‰).

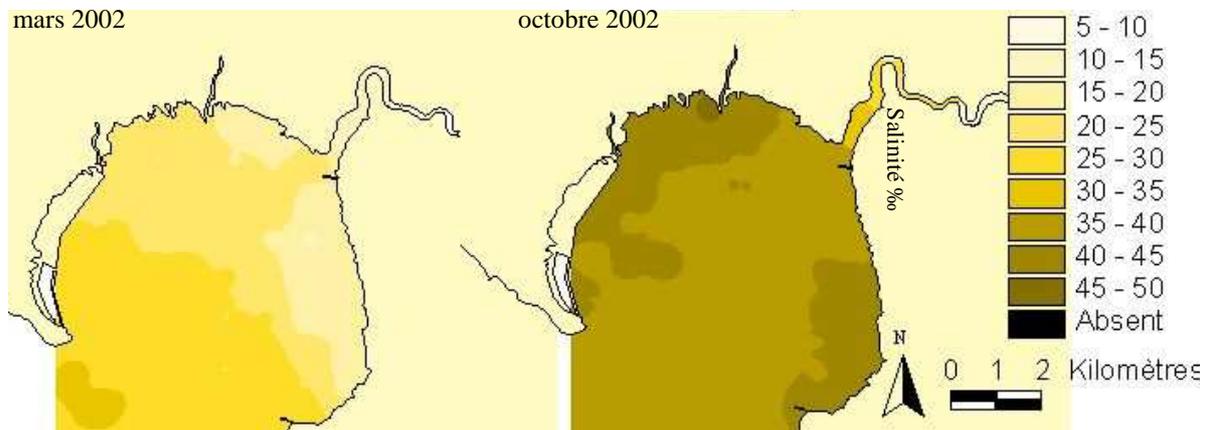


Figure 3-8 Cartographies saisonnières de la salinité de l'eau interstitielle (en ‰) des sédiments de l'anse de l'Aiguillon

3.3.4. Teneur en matière organique des sédiments

Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon sont **riches en matière organique** (MO, Figure 3-9). La teneur en MO augmente entre mars et octobre 2002 ($7,6 \pm 1,0$ % de sédiment sec en mars et $10,2 \pm 1,6$ % en octobre). Elle est maximale le long des mizottes et dans l'estuaire de la Sèvre et le chenal de Marans.

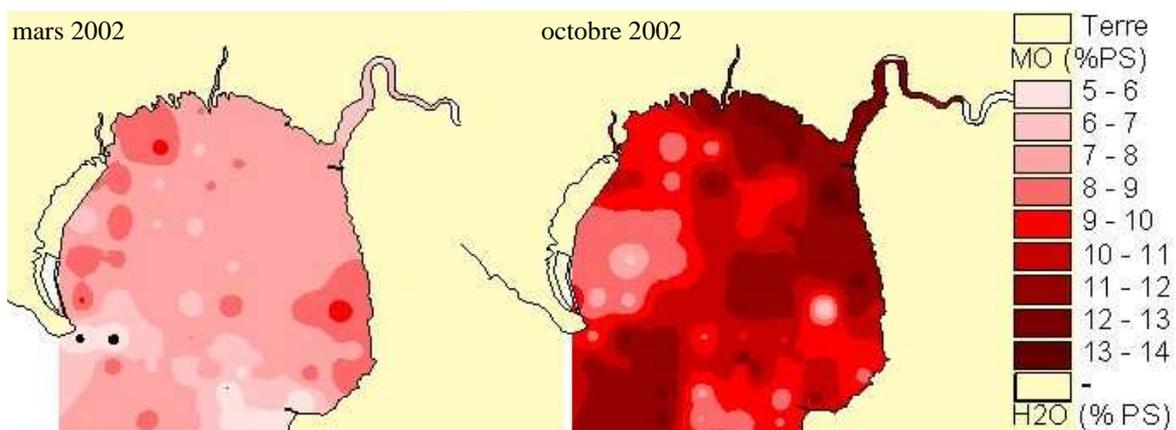


Figure 3-9 Cartographies saisonnières de la teneur en matière organique (pour 100 g de sédiment sec) des sédiments de l'anse de l'Aiguillon

3.3.5. Teneur en pigments des sédiments

Les **pigments** (Figure 3-10) sont **plus dégradés en mars** (71,6 % de phéopigments par rapport aux pigments totaux) qu'en octobre (60,2 %).

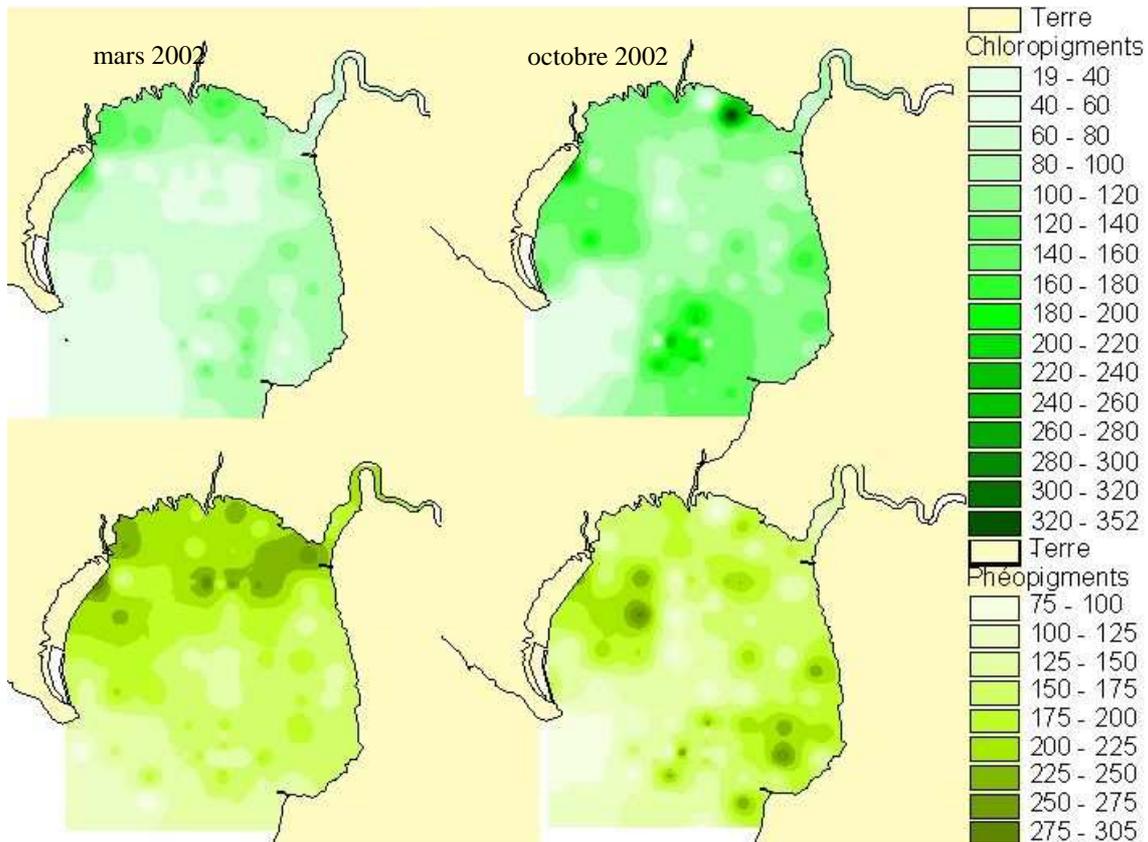


Figure 3-10 Cartographies saisonnières de la teneur en pigments exprimée en mg/m^2 des sédiments de l'anse de l'Aiguillon

En effet, en octobre, la teneur en chloropigments à la surface des sédiments est plus élevée ($110,5 \pm 56,5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$) qu'en mars ($72 \pm 33,7 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$). La valeur maximale a été relevée dans les **mizottes**, viennent ensuite des valeurs élevées (jusqu'à $352,9 \text{ mg Chl} \cdot \text{m}^{-2}$) au niveau des parcs ostréicoles (côté vendéen) et des bouchots (côté charentais). Ainsi, nous observons un ratio Chl/Phé supérieur à 1 uniquement en octobre, dans les stations Vendéennes 9 et 59 à proximité des mizottes, dans les stations Charentaises 38, 40, 41, 80, 83 et 85 à proximité des bouchots. Une teneur en chloropigments supérieure à la teneur en phéopigments est également observée dans la station 33 au croisement du canal de Luçon et de la rivière de Marans. Les teneurs minimales en chloropigments ont été relevées dans le **chenal de Marans** (au minimum $18,6 \text{ mg Chl} \cdot \text{m}^{-2}$).

Teneurs en chloropigments et en phéopigments sont trivialement hautement **significativement corrélées** en surface des sédiments de l'anse de l'Aiguillon, en mars comme en octobre (Figure 3-11 A). La teneur en chloropigments est plus élevée et augmente plus rapidement en octobre ($[\text{Chl}] = 0,65 \cdot [\text{Phé}] + 8,13 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$) qu'en mars ($[\text{Chl}] = 0,37 \cdot [\text{Phé}] + 7,5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$).

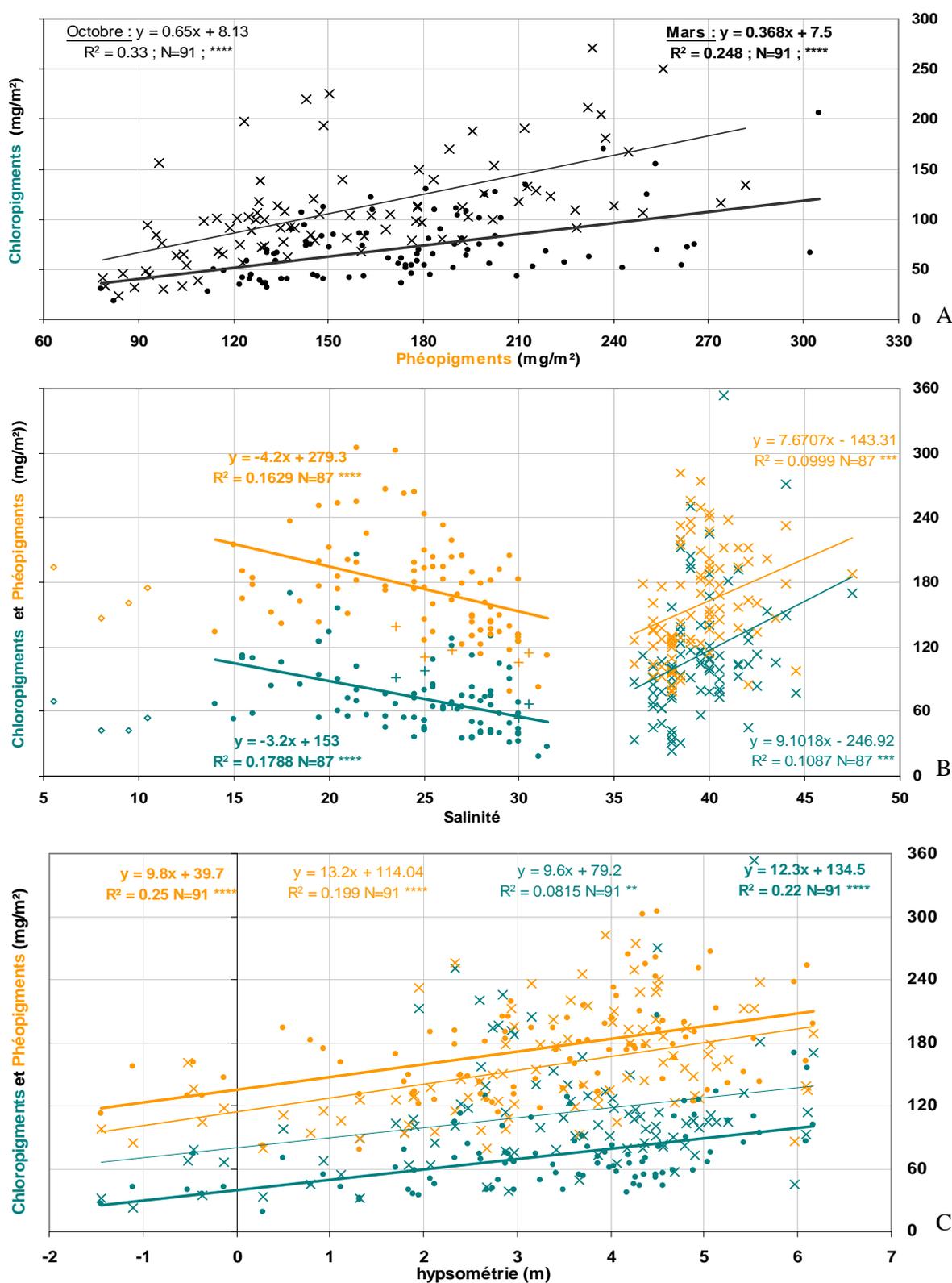


Figure 3-11 Relations linéaires significatives (** : $p=0,01$, **** : $p<0,001$, NS = non significatif) entre les teneurs en chlorophylls (en vert) et phéopigments (en jaune) (A) et entre ces teneurs en pigments et la salinité de l'eau interstitielle (B) ou l'hypsométrie (C) des sédiments de surface analysés en mars (points et trait épais) et en octobre (croix et trait fin). (pour la salinité, les stations du chenal de Marans (+) et les stations de la Sèvre Niortaise (◇) ont été exclues de la régression linéaire)

En outre, les teneurs en pigments sont significativement corrélées à la salinité, positivement en octobre (pour des salinités comprises entre 36 et 48) et négativement en mars (pour des salinités comprises entre 14 et 32), si l'on omet les concentrations relevées dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise (Figure 3-11 B).

Les teneurs en pigments sont positivement corrélées à l'hypsométrie au cours des deux campagnes de prélèvement (Figure 3-11 C). En effet, en mars, comme en octobre, les concentrations des sédiments de surface en chloropigments et en phéopigments sont d'autant plus élevées que les stations sont hautes sur l'estran. Des relations linéaires très hautement significatives entre [Chl] ou [Phé] et le niveau hypsométrique peuvent être estimées en mars, et en octobre pour [Phé] ($p < 0,0001$). La relation linéaire positive entre [Chl] et hypsométrie reste significative en octobre ($p = 0,01$).

3.4. Typologie des sédiments de l'anse de l'Aiguillon

3.4.1. Analyses des corrélations et ACP par saison

L'analyse des corrélations des variables bio-sédimentaires sur l'anse de l'Aiguillon (Tableau 3-2) montre des **tendances générales indépendantes de la saison**, ainsi que des **différences saisonnières surtout liées aux variations de la salinité**.

Tout d'abord, la **granulométrie** des sédiments n'apparaît pas liée à l'hypsométrie, même si la corrélation entre le diamètre des sédiments et l'hypsométrie des stations est faiblement significative en mars ($p \approx 0,05$), ce qui traduit une faible accumulation des sédiments grossiers en bas d'estran et une grande dispersion des sédiments fins indépendamment du niveau hypsométrique (Tableau 3-2). En revanche, la teneur en eau des sédiments est significativement corrélée au diamètre des sédiments, de telle façon que les sédiments sableux contiennent moins d'eau que les sédiments limoneux ou argileux. Trivialement, plus il y a de sable, moins il y a d'argile et de limon. En outre, les proportions d'argile et de limon sont positivement corrélées.

Alors qu'en mars la **teneur en matière organique** est corrélée négativement au diamètre des sédiments ($p < 0,001$), les sédiments les plus argileux contenant plus de matière organique, aucune relation entre la teneur en matière organique et la granulométrie n'est détectée en octobre (Tableau 3-2). Alors que la teneur en matière organique augmente avec l'hypsométrie aux deux périodes de prélèvement ($p \approx 0,01$), elle n'est curieusement pas corrélée aux concentrations en pigments des sédiments de surface.

Trivialement, les **teneurs en pigments** sont hautement significativement corrélées entre elles. En outre, les teneurs en chloropigments et phéopigments sont hautement significativement corrélées avec l'hypsométrie ($p < 0,001$). En revanche, elles sont peu ou pas corrélées avec le diamètre des sédiments ($p \approx 0,01$ en mars pour les chloropigments et $p \approx 0,01$ en octobre pour les phéopigments et $p > 0,05$ pour les autres corrélations) ou avec les proportions des différentes fractions granulométriques ($p < 0,05$ uniquement en mars pour les chloropigments). Enfin, elles ne sont jamais corrélées à la teneur en eau des sédiments (Tableau 3-2).

La **salinité** est le paramètre physicochimique le **plus variable** d'une campagne d'échantillonnage à l'autre. En effet, elle varie en moyenne de 24 en mars à 39 en octobre. Pour étudier les corrélations de la salinité avec les autres paramètres, les échantillons de la Sèvre Niortaise ont été omis ($N=87$).

1- **Au printemps**, l'eau interstitielle des **sédiments peu salée**, est d'autant plus salée que les teneurs en eau interstitielle ($p \approx 0,01$) et en matière organique ($p < 0,001$) sont faibles. Les sédiments les plus grossiers contiennent les eaux interstitielles les plus salées ($p < 0,001$ pour la teneur en sable ou le diamètre des sédiments), tandis que la salinité de l'eau interstitielle des sédiments argileux et limoneux est corrélée négativement à la proportion d'argile et de limon (Tableau 3-2).

2- En revanche, **en automne, la salinité typiquement marine** apparaît indépendante de la teneur en matière organique, du diamètre des sédiments et de la proportion des différentes fractions granulométriques des sédiments (Tableau 3-2). Elle reste cependant significativement corrélée à la teneur en eau ($p \approx 0,01$) et très hautement significativement avec l'hypsométrie ($p < 0,001$).

3- La **teneur en pigments apparaît corrélée à la salinité** négativement en mars, mais positivement en octobre (Tableau 3-2). La biomasse microphytobenthique, liée à la concentration en chloropigments, est plus élevée en automne pour des salinités typiquement marines, alors que la proportion de microalgues dégradées, représentée par la concentration en phéopigments, est plus élevée au printemps après que l'apport en eau douce des rivières ait dessalé les eaux interstitielles des vasières. Les espèces microalgales semblent donc plus sensibles aux dessalures qu'aux sursalures, mais dépendent surtout de l'ensoleillement, paramètre non mesuré dans notre étude.

Tableau 3-2 Matrice des corrélations des différentes variables bio-sédimentaires en mars (coin haut) et en octobre (coin bas) (Chla et Phéo = teneurs en chloropigments et phéopigments, MO = teneur en matière organique, N=nombre de stations, + corrélations positives, - corrélations négatives, NS si $p > 0,05$, * si $p < 0,05$, ** si $p < 0,01$ %, *** si $p < 0,005$ et **** si $p < 0,001$)

	Hypsométrie	Chla (mg.m ⁻²)	Phéo (mg.m ⁻²)	Teneur eau	Salinité	Diamètre (µm)	MO	Argiles	Limons	Sablés
Hypsométrie		+ N=91 ****	+ N=91 ****	N=91 NS	- N=87 ****	- N=90 *	+ N=91 **	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS
Chla (mg.m ⁻²)	+ N=91 **		+ N=91 ****	N=91 NS	- N=87 ****	- N=91 **	N=91 NS	+ N=91 *	+ N=91 *	- N=91 **
Phéo (mg.m ⁻²)	+ N=91 ****	+ N=91 ****		N=91 NS	- N=87 ****	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS
Teneur eau	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS		N=87 NS	- N=90 ***	+ N=91 *	+ N=91 ****	+ N=91 *	- N=91 ***
Salinité	+ N=87 ****	+ N=87 ***	+ N=87 ***	- N=87 **		+ N=87 ****	- N=87 ****	- N=91 ****	- N=91 *	+ N=91 ****
Diamètre (µm)	N=91 NS	N=91 NS	- N=91 *	- N=91 *	N=87 NS		- N=90 ****	- N=91 ****	- N=91 ****	+ N=91 ****
MO	+ N=91 **	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS	N=87 NS	N=91 NS		+ N=91 *	N=91 NS	N=91 NS
Argiles	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS	+ N=91 **	N=91 NS	- N=91 ****	N=91 NS		+ N=91 ****	- N=91 ****
Limons	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS	+ N=91 ***	N=91 NS	- N=91 ****	N=91 NS	+ N=91 ****		- N=91 ****
Sablés	N=91 NS	N=91 NS	N=91 NS	- N=91 ****	N=91 NS	+ N=91 ****	N=91 NS	- N=91 ****	- N=91 ****	

Les matrices de corrélations saisonnières (Tableau 3-2), peuvent être complétées des corrélations avec les teneurs en métaux lourds en mars et les teneurs en carbonates en octobre, afin de définir les relations entre les différents paramètres des sédiments utilisés dans deux analyses en composantes principales réalisées sur les stations prélevées en mars et en octobre.

Les **teneurs en métaux lourds sont significativement corrélées positivement entre elles** (seule la relation entre Cd et Pb est non significative). Elles ne sont pas corrélées à celles en pigments (excepté pour [Pb] corrélé positivement à [Phé]) (Figure 3-12). Seuls les teneurs en plomb et en zinc sont négativement corrélées à la salinité printanière. Les sédiments les plus fins contiennent les concentrations les plus élevées en métaux lourds (corrélations négatives avec les diamètres des sédiments et la teneur en sable, et positive avec la médiane des distributions granulométriques et les teneurs en argile et limon), d'où une corrélation positive avec la teneur en matière organique et en eau des sédiments de surface pour les concentrations en Pb et Zn. Toutefois, ces concentrations sont inférieures au niveau 1, défini par arrêté du 14 juin 2000 comme le niveau en dessous duquel l'impact sur le milieu est jugé neutre ou négligeable, les teneurs étant comparables au bruit de fond environnemental (Tableau 3-3).

Tableau 3-3 Teneurs en métaux lourds sur l'anse de l'Aiguillon (minimum, maximum, moyenne et écart-type) en comparaison avec le niveau 1 (arrêté du 14 juin 2000) comparable au bruit de fond environnemental

Métaux	[min ; max]	moy ± ET	Niveau 1
Cadmium (Cd)	[0,10 ; 0,24]	0,17 ± 0,03	1,2
Cuivre (Cu)	[4,4 ; 12,0]	8,4 ± 1,3	45
Plomb (Pb)	[14,0 ; 39,5]	30,2 ± 3,9	100
Zinc (Zn)	[53,9 ; 153,8]	117,8 ± 14,6	276

Dans les ACP, alors que les lignes représentent les stations prélevées, les colonnes sont représentées par les principales variables étudiées (teneur en chloropigments (Chl) et en phéopigments (Phé), en matière organique (MO0 et MO1 pour les tranches de 0-0,5 cm et 0,5-1 cm) et en eau interstitielle (W0 et W1 pour les tranches de 0-0,5 cm et 0,5-1 cm) des sédiments de surface, salinité (S), diamètre (D), médiane (M), pourcentage en argiles (AR), en limons (LIM) et en sables (SAB)), auxquelles sont ajoutées les variables de concentration des sédiments secs en métaux lourds (Cd, Cu, Zn, Pb) en mars ou la concentration en carbonates (Ca) en octobre (Figure 3-12).

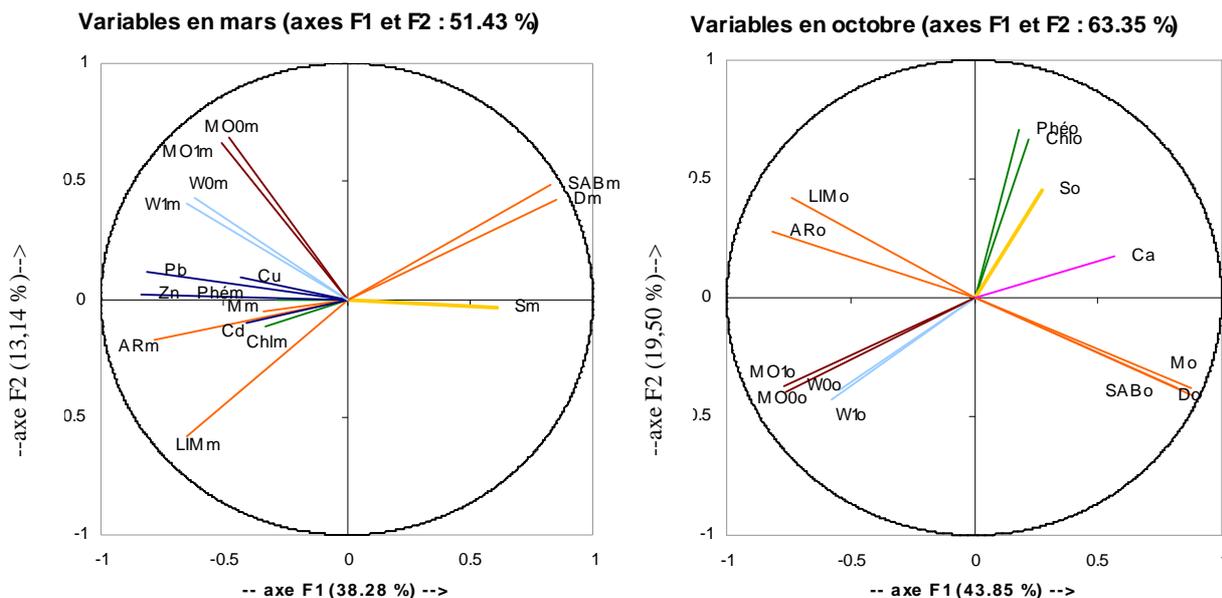


Figure 3-12 Projection des variables sur les premiers axes F1 et F2 d'analyse en composantes principales des paramètres des sédiments en mars ('m', à gauche) et en octobre ('o', à droite). Le degré d'expression de chaque axe apparaît sur les axes. Les abréviations des différentes variables apparaissent dans le texte.

Les valeurs propres atteignent 6,125 pour le premier axe de projection du nuage de points et 2,104 pour le second axe dans le plan de projection à 16 variables de **mars**. Ainsi, 38 % de la variabilité du nuage de points de mars sont exprimés par l'axe F1, et 13 % par l'axe F2 (Figure 3-12, gauche).

Les valeurs propres, des plans de projection à 13 variables d'**octobre**, atteignent 5,701 pour le premier axe de projection du nuage de points et 2,535 pour le deuxième axe. Ainsi, 44 % de la variabilité du nuage de points d'octobre sont exprimés par l'axe F1, et 19 % par l'axe F2 (Figure 3-12, droite).

Les contributions des variables à l'expression des axes permettent de distinguer les paramètres les mieux exprimés, et leurs coordonnées, de définir leur position sur chaque axe.

1- Ainsi, en **mars**, sur l'axe **F1**, 12 % de la variabilité du nuage de points sont expliqués par le diamètre des sédiments, 28 % par les proportions en argile, limon et sable (10, 7 et 11 %) et 28 % par les teneurs en métaux lourds (dont 11 % par [Pb] et 11 % par [Zn]). L'axe F1 peut donc être considéré comme un axe exprimant la **granulométrie** (grossière pour les valeurs positives et fine pour les valeurs négatives) et la **teneur en métaux lourds** (sédiments en concentrations proches du niveau 1 pour les valeurs négatives). L'axe **F2** exprime quant à lui à 44 % la teneur en matière organique et à 17 % la teneur en eau des sédiments de surface, et 16 % de la variabilité du nuage de points sont expliqués par la proportion de limon dans les sédiments. Ce second axe de projection du nuage de points représente donc plutôt la **teneur en matière organique** des sédiments, les valeurs positives représentant les sédiments les plus riches. Enfin, le nuage de points aurait pu être représenté dans un plan F1-F3, tel que sur l'axe F3, 38 % de la variabilité du nuage de points soient expliqués par la teneur en pigments (dont 30 % par les Phéopigments), 16 % par la salinité et 21 % par le diamètre médian des sédiments.

2- En **octobre**, l'axe **F1** reste un axe de **granulométrie**, mais aussi de **teneur en matière organique**. En effet, 13 et 12 % de la variabilité du nuage de points sont expliqués par le diamètre et la médiane des sédiments, 36 % par les proportions en argile, limon et sable (12, 10 et 14 %) et 20 % par les teneurs en matière organique des sédiments de surface. L'axe **F2** exprime quant à lui positivement les **teneurs en pigments** (18 % et 20 % de la variabilité du nuage de points sont expliqués par les teneurs en chloropigments et phéopigments) et la **salinité** (expliquant 8 % de la variabilité). Enfin, un troisième axe permettrait de représenter l'influence de la teneur en eau et en carbonates sur la dispersion du nuage de points, car 58 % de la variabilité du nuage de points sur F3 est expliquée par la teneur en eau et 13 % par la teneur en carbonates.

Seuls les plans F1-F2 sont présentés ici. Les quelques points particuliers se distinguant sur l'axe F3 sont également commentés.

La projection des stations prélevées en mars et en octobre dans les plans F1-F2 montre l'extrême **homogénéité des paramètres des sédiments de l'anse de l'Aiguillon**.

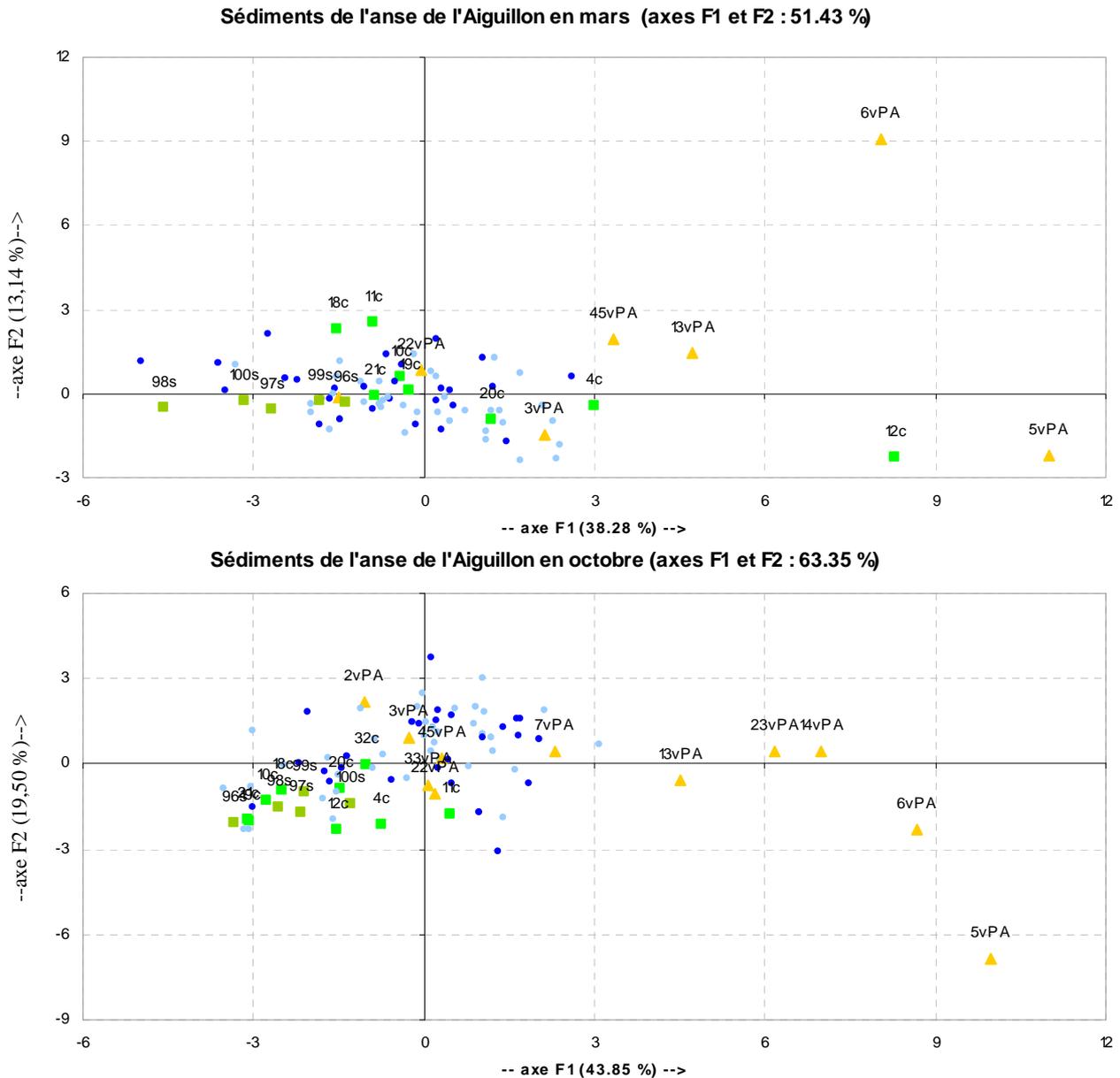


Figure 3-13 Dispersion du nuage des stations de prélèvement sur les axes de projection F1-F2 exprimant les variables biosédimentaires en mars et en octobre 2002 (triangles jaunes PA = stations proches de la pointe de l'Aiguillon, carrés verts clairs c = chenal de Marans, carrés verts foncés s = Sèvre Niortaise, ronds bleus clairs = vasières Charentaises, ronds bleus foncés = vasières Vendéennes)

Seules quelques stations se distinguent, particulièrement sur les axes granulométriques F1. En effet, certaines stations de la pointe de l'Aiguillon sont caractérisées par des sédiments beaucoup plus sableux que sur les autres stations (triangles jaune, Figure 3-13). Il s'agit des stations 5, 6 et 13 les plus proches en arrière de la pointe de l'Aiguillon au cours des deux campagnes, auxquelles s'ajoutent les stations 7, 14 et 33 un peu plus en arrière en octobre, et la station 45, placée en aval du canal de Luçon, en bordure de la rivière de Marans et qui marque la limite nord de l'influence sableuse de la pointe de l'Aiguillon.

Une autre station vendéenne (rond bleu foncé, Figure 3-13) : station 34, également en aval du canal de Luçon et en bordure de la rivière de Marans, se distingue du nuage de points du fait de **l'influence sableuse de la pointe de l'Aiguillon** en mars. Deux stations de la rivière de Marans (4 et 12, carrés verts clairs, Figure 3-13) ont également des sédiments plus grossiers que la moyenne en mars.

Sur la rive charentaise, seules les stations 49 et 60, en mars, et 50 et 51, en octobre, toutes proches de la pointe Saint-Clément (ronds bleus clairs, Figure 3-13), se distinguent par une granulométrie plus grossière. Au contraire, toutes les stations de la **Sèvre Niortaise sont caractérisées par une proportion très élevée de limon**, en mars comme en octobre. De même, les stations 18 et 21, localisées dans le chenal central, ainsi que les stations situées à proximité des mizottes, sont riches en limon.

La teneur en **matière organique**, exprimée sur l'axe F2 en mars et l'axe F1 en octobre, paraît peu discriminante pour les stations prélevées. En effet, seules les stations 5 et 12, de la pointe de l'Aiguillon, et 50 et 60, de la pointe Saint-Clément, ont des teneurs en matière organique inférieures à la moyenne ; tandis que la station 6, pourtant proche de la pointe de l'Aiguillon, est particulièrement riche en matière organique, comme les stations 11 et 18, à l'extrémité sud de la rivière de Marans.

Les **teneurs en eau et en carbonates**, exprimées sur l'axe F3 en octobre, sont peu discriminantes. En effet, si quelques stations de la vasière d'Esnandes (stations 80, 84, 44 et 54, ronds bleus clairs, Figure 3-13) se distinguent par des teneurs élevées, les stations constituées des sédiments les plus secs et pauvres en carbonates sont localisées sur les mizottes vendéennes (stations 17 et 48, ronds bleus foncés, Figure 3-13).

Les **teneurs en pigments** et la **salinité**, exprimées sur l'axe F3 en mars et l'axe F2 en octobre, permettent de mettre en évidence plus de points particuliers en octobre qu'en mars. En effet, en mars, seules deux stations de la Sèvre Niortaise (96 et 97, en vert foncé, Figure 3-13) et une station du canal de Luçon se distinguent par leur faible salinité et leur forte teneur en pigments, tandis que les stations de la rivière de Marans (4, 10, 11, 18 et 21, carrés verts clairs, Figure 3-13) ou à proximité (stations 2 et 29) se caractérisent par des sédiments plus salés et moins riches en pigments. En octobre, en revanche, salinité et teneurs en pigments sont corrélées positivement et sont plus variables qu'en mars. Alors que les sédiments des stations 5 et 6 de la pointe de l'Aiguillon, 34, 44 et 66 de bas estran, 4, 12 et 19 de la rivière de Marans et 96 de la Sèvre Niortaise apparaissent moins salés et moins riches en pigments, ceux de la station 2 de la pointe de l'Aiguillon, de la station 9 des mizottes vendéennes et des stations 29, 42 et 62 des vasières charentaises (ronds bleus clairs, Figure 3-13) ont une salinité marine et des teneurs en pigments élevées.

3.4.2. Analyses hiérarchiques et multivariées des caractéristiques biosédimentaires toutes saisons confondues

Afin de réaliser une typologie générale des stations de l'anse de l'Aiguillon selon les paramètres biosédimentaires, une analyse en composante principale a été réalisée sur les données des **deux saisons**. Sur le cercle de corrélation, les mêmes relations inter-variables ont été observées que dans les corrélations par saison (Figure 3-14). En revanche, cette nouvelle analyse permet de mettre en évidence sur un même graphique les variations saisonnières de trois facteurs : la teneur en eau, celle en matière organique et surtout la salinité. L'axe F1 représente 33,84 % de la variabilité du nuage de points et est essentiellement expliqué par les variables de granulométrie. L'axe F2 représente 17,82 % de la variabilité du nuage de points et est essentiellement expliqué par l'hypsométrie (trivialement corrélée au temps d'émersion et à la teneur en pigments) (Figure 3-14).

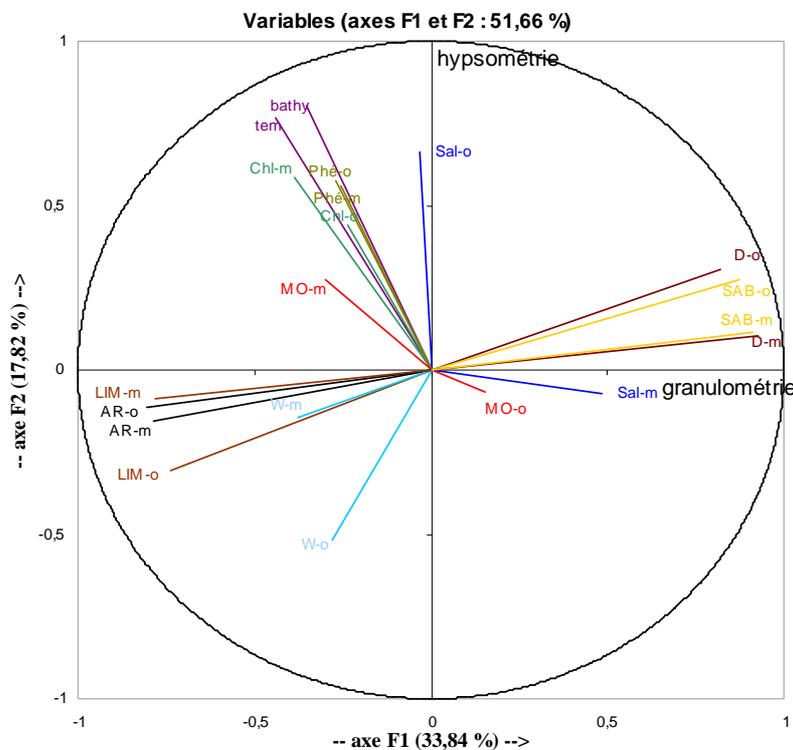


Figure 3-14 Cercle de corrélation des variables biosédimentaires (relevées en mars et octobre sur les 91 stations de l'anse de l'Aiguillon) sur le plan factoriel F1-F2

Des classifications ascendantes hiérarchiques ont également été menées sur les données de chaque saison puis des deux saisons confondues. Les résultats de ces classifications sont illustrés sur des cartographies de l'anse de l'Aiguillon (Figure 3-15). Les dendrogrammes, présentés sous chaque carte, portent les valeurs des distances euclidiennes entre les groupes et sous-groupes de stations. En outre, les groupes, obtenus par CAH des données totales, sont illustrés sur le plan factoriel F1-F2 de l'ACP (Figure 3-16). Ainsi, nous avons pu constater **quatre types de stations sur l'anse de l'aiguillon** :

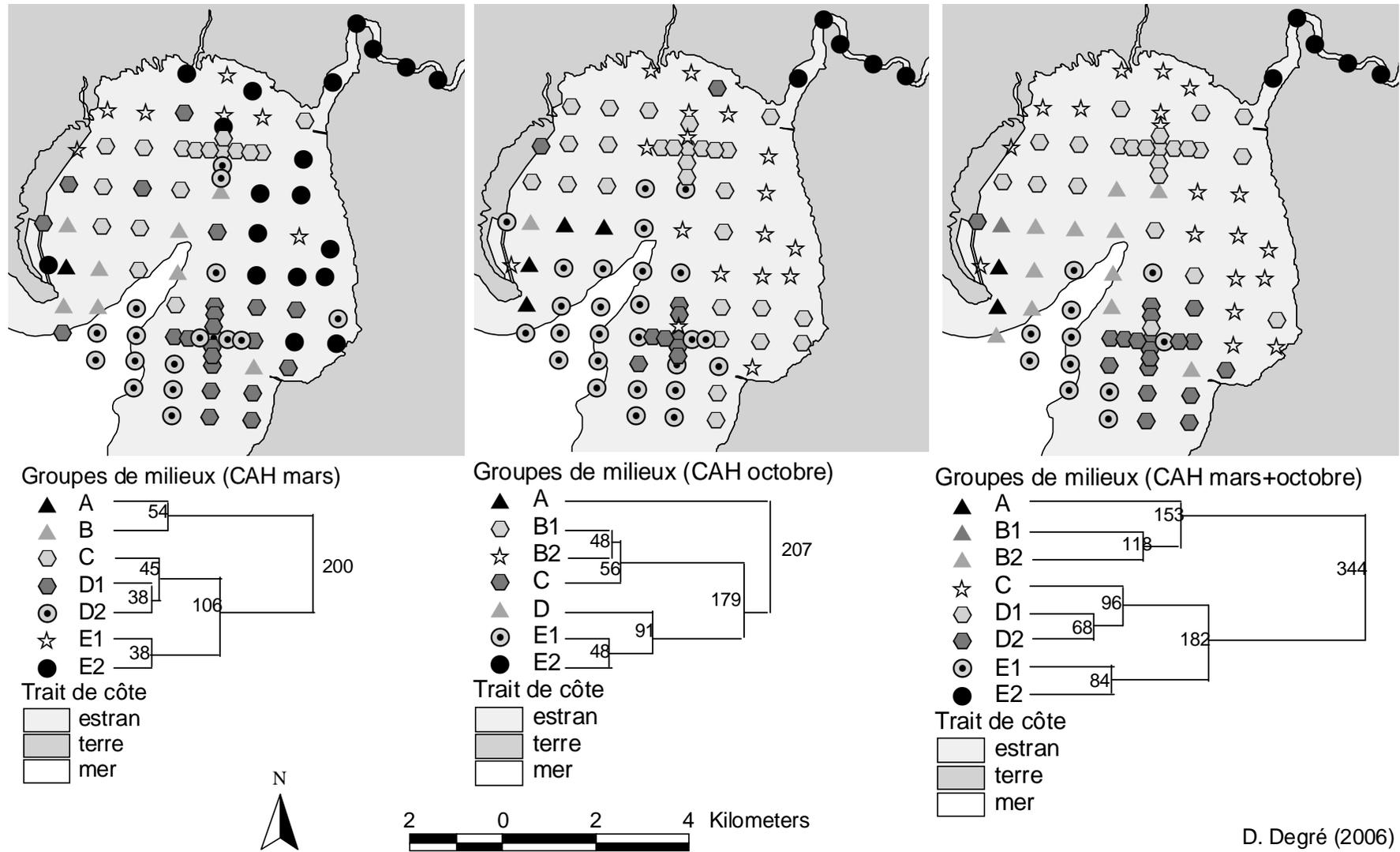


Figure 3-15 Cartographies et dendrogrammes des différents groupes classés par CAH en mars, en octobre et aux deux saisons confondues (les valeurs des nœuds des dendrogrammes représentent les distances euclidiennes entre les groupes)

1- Les stations représentées par des **triangles**, situées en prolongement de la pointe de l'Aiguillon et à proximité de la pointe Saint-Clément, sont caractérisées par des **sédiments sablo-vaseux**. Elles sont très ressemblantes en mars (distance de 54), mais un peu moins à l'année (distance de 118 à 153) du fait de la distance maximale entre certaines stations (de bas estran de la pointe de l'Aiguillon et de proximité à la pointe Saint-Clément, par rapport aux stations 5 et 6 les plus proches de la pointe de l'Aiguillon) en octobre. En outre, il y a plus de stations sous l'influence des apports de sédiments sableux à l'année, qu'en mars et encore plus qu'en octobre (cartes, Figure 3-15). En effet, en automne, la distribution des sédiments dans les différentes classes granulométriques est un peu plus homogène qu'au printemps ($5,4 \pm 3,1$ % de sable et $78 \pm 2,2$ % de limons en mars, contre $4,5 \pm 3,0$ % de sable et $77,9 \pm 1,9$ % de limons en octobre). Ainsi, l'ACP réalisée sur les données des deux stations montre une nette distinction entre les stations 5 et 6 (toujours caractérisées par de fortes teneurs en sable) et les autres stations sous influence plus ou moins longue des apports en sédiments sableux (Figure 3-16).

2- Les stations représentées par des **ronds**, situées en sortie du chenal de Marans et de la Sèvre Niortaise, sont caractérisées par leur appartenance au **domaine subtidal** (valeurs hypsométriques négatives sur le plan F1-F2, Figure 3-16). Elles sont subdivisées en deux groupes plus distincts en mars (distance euclidienne de 106) qu'en octobre (distance euclidienne de 48, dendrogrammes Figure 3-15). Les ronds noirs, localisés uniquement dans la Sèvre Niortaise à l'année ou en octobre et dispersés en fond de l'anse en mars (cartes, Figure 3-15), sont caractérisés par de faibles salinités. Les ronds gris à point noir, situés en sortie du chenal de Marans et dans les canaux de Luçon et du Curé, sont plus ou moins dispersés sur la basse slikke charentaise selon la saison et caractérisés par des salinités élevées. Du fait de la forte saisonnalité de la salinité, l'ACP annuelle ne permet pas de distinguer ces deux sous groupes sur le plan factoriel F1-F2 (Figure 3-16). Nous remarquons toutefois que les stations de la Sèvre Niortaise ont des sédiments de diamètre plus fin, contenant moins de sable et plus de chloropigments, que les sédiments du chenal de Marans.

3- Les stations, représentées par des **hexagones**, constituent la majorité des stations (cartes, Figure 3-15), notamment par leur présence sur les deux croix d'échantillonnage systématique plus resserré (tous les 250 m). En outre, ces zones, correspondant à la haute et moyenne slikke, ont des **caractéristiques moyennes** par rapport à l'ensemble des stations de l'anse de l'Aiguillon. Par conséquent, elles se retrouvent au centre du plan factoriel F1-F2 (Figure 3-16). Toutefois, les CAH ont mis en évidence des dissemblances peu importantes entre **deux zones de la haute à moyenne slikke** (distance euclidienne de 45 en mars, 56 en octobre et 68 aux deux saisons confondues) : les stations vendéennes, représentées par des hexagones gris clair, sont en moyenne plus hautes d'1m30 sur l'estran et sont émergées durant deux fois plus de temps (14 h) que les stations de Charente-Maritime

(en gris foncé) (Figure 3-15). En outre, les stations vendéennes sont plus influencées par les apports d'eau douce, avec des salinités de l'eau interstitielle plus faibles et des teneurs en matière organique plus élevées. En revanche, les teneurs en chloropigments sont en moyenne plus faibles dans les stations de la slikke vendéenne que dans les stations charentaises. La teneur en eau des sédiments y est également beaucoup plus variable qu'en Charente-Maritime, avec des minima en mars et des maxima en octobre.

4- Le dernier type de station est représenté par des **étoiles**. Il s'agit de stations de la haute slikke ou du schorre, localisées en fond de l'anse (cartes, Figure 3-15). Les stations, caractérisées par ce quatrième type, sont les plus variables. Ce sont des stations qui ressemblent plus aux stations dessalées de la Sèvre Niortaise en mars (distance de 38), et aux stations de la haute slikke en octobre (distance de 56) ou pour les deux saisons confondues (distance de 96) (dendrogrammes, Figure 3-15).

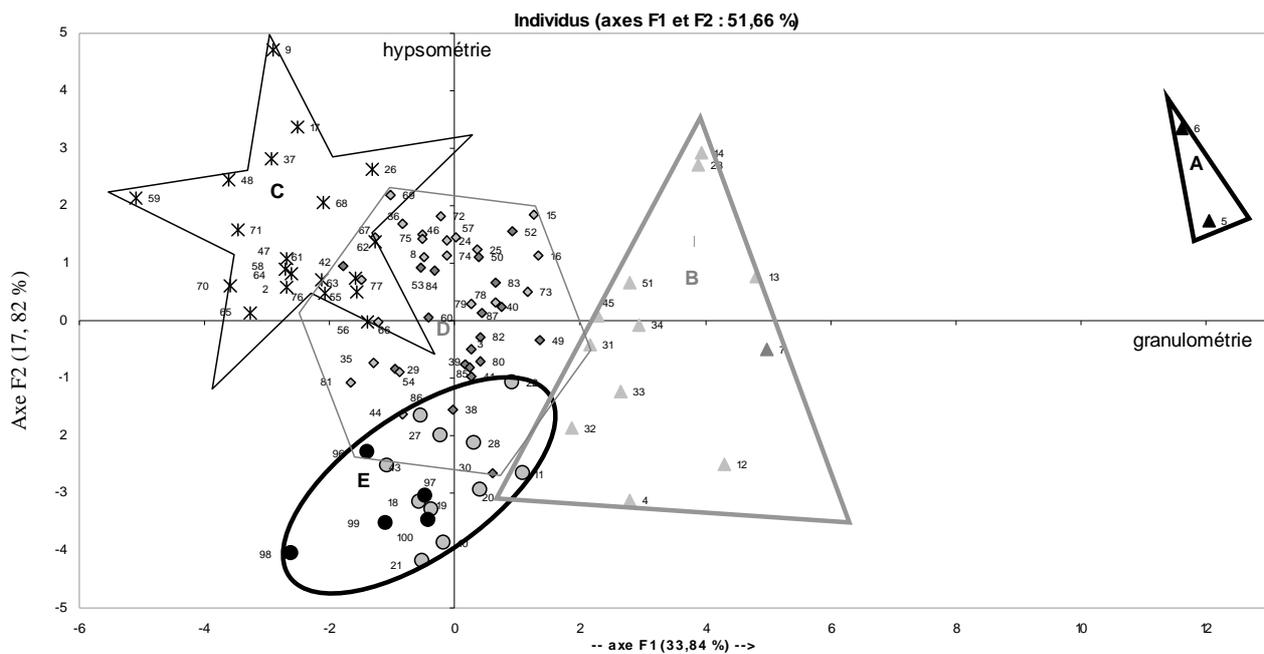


Figure 3-16 Regroupement par CAH des stations dispersées sur le plan factoriel F1-F2 de l'ACP des données totales

3.5. Résultats dynamiques sur la haute slikke

3.5.1.1. Dynamique mensuelle de la température

Au cours du suivi de janvier 2002 à avril 2003, la température des sédiments a été mesurée dans les trois stations de la haute slikke (Figure 3-17). La saisonnalité de la température est très marquée dans les sédiments. Les maxima ont été observés à 0,5 cm de la surface des sédiments en mai 2002 à l'Aiguillon (jusqu'à 25,5 °C) et en juin 2002 à Esnandes et Luçon (jusqu'à 21 et 19,2 °C). La température de l'air était alors de 21 °C vers 10h le matin. Les minima ont été observés à 0,5 cm de la surface des sédiments en février 2002 à Esnandes (jusqu'à 2,5 °C), mais n'ont pu être mesurés à l'Aiguillon et Luçon en raison des très mauvaises conditions de navigation. La température de l'air était alors de -4 °C vers 10h le matin. Les variations de température à 5 et 10 cm de profondeur marquent la même saisonnalité, mais sont légèrement atténuées. De manière générale, les suivis réalisés sur toutes les tranches de profondeurs montrent que des sédiments de surface aux sédiments profonds la température diminue légèrement en hiver, diminue fortement au printemps, est stable en été et augmente légèrement en automne.

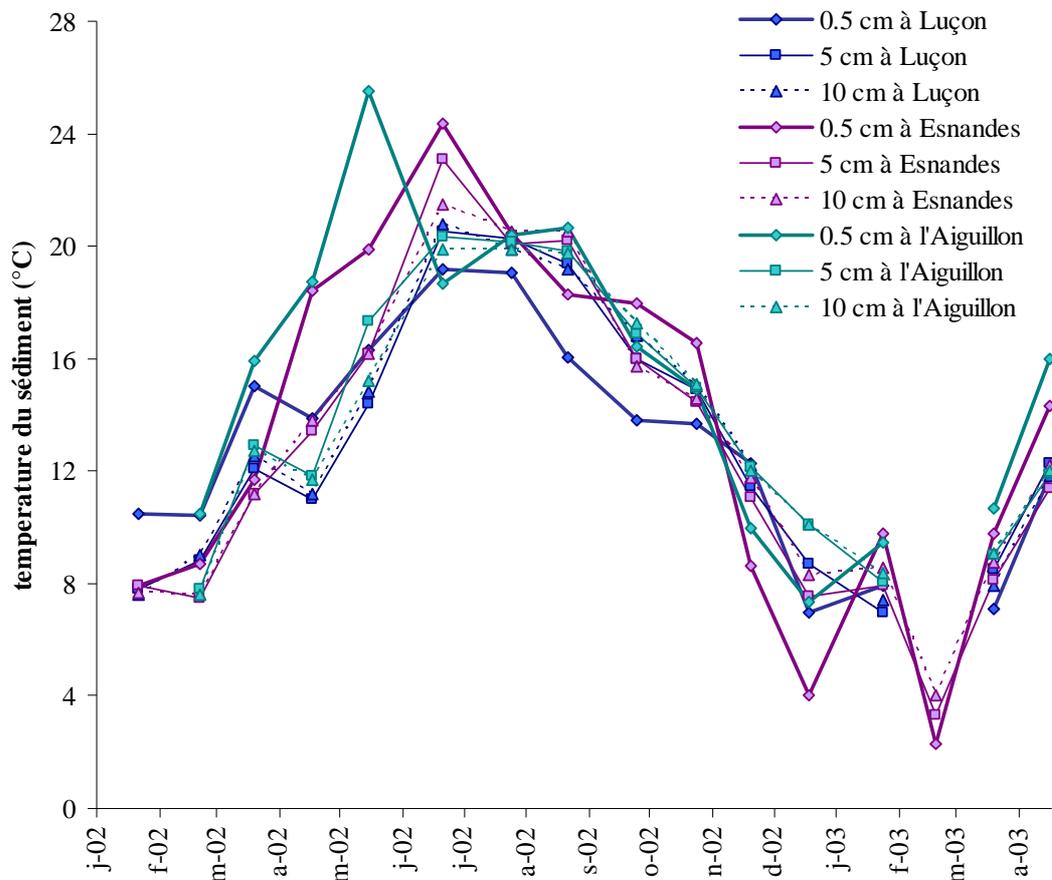


Figure 3-17 Dynamique mensuelle de la température du sédiment en surface (ronds) et jusqu'à 10 cm de profondeur (triangles et pointillés) dans les trois stations de suivi

3.5.1.2. Dynamique des paramètres des sédiments de surface

La **teneur en eau** des sédiments de surface (Figure 3-18, gauche) varie au cours du temps. Elle est maximale en hiver et au printemps, minimale en été. Les deux premières stations ont des teneurs en eau équivalentes, mais la station de l'Aiguillon a des teneurs en eau plus faibles, du fait de sa teneur en sable plus élevée.

Cette même saisonnalité est observée sur la **salinité** de l'eau interstitielle (Figure 3-18, droite). En effet, lorsque la teneur en eau est faible (en été), la salinité de celle-ci est alors plus élevée. De plus, la salinité de l'eau interstitielle est toujours plus élevée que la salinité de l'eau de surface. La salinité augmente significativement avec la température de l'air ($p < 0,001$ pour toutes les stations confondues, $p < 0,001$ pour l'Aiguillon et $p < 0,02$ pour Luçon).

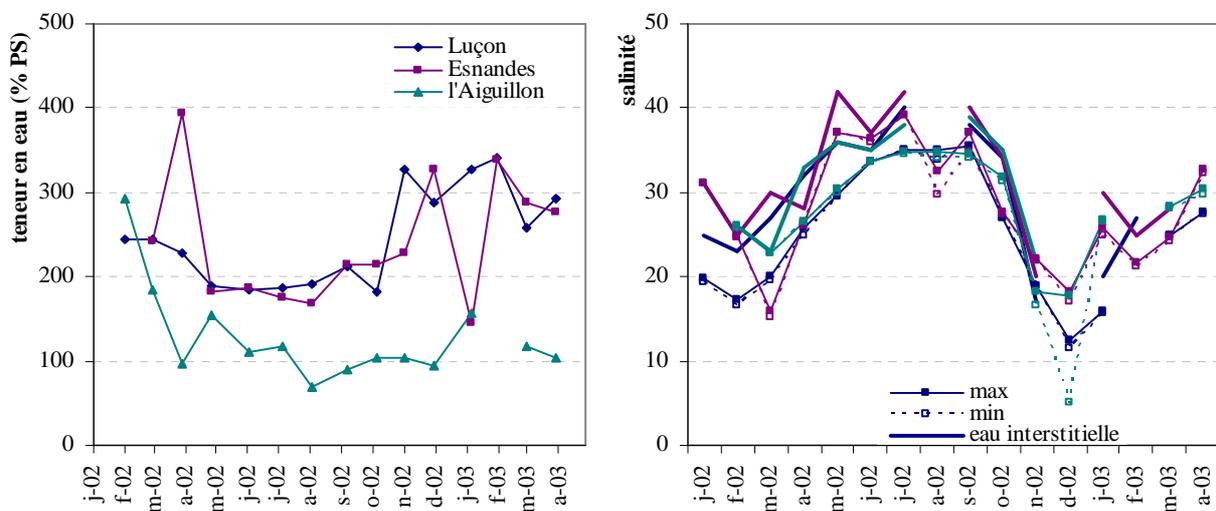


Figure 3-18 Dynamique mensuelle de la teneur en eau (en % de poids de sédiment sec) et de la salinité de l'eau interstitielle des sédiments des trois stations de la haute slikke

Les teneurs en **pigments** (Figure 3-19, droite) montrent également des variations saisonnières marquées. En effet, les blooms microphytobenthiques ont lieu de juin à septembre, lors des périodes de forte irradiance. Alors que dans la station sablo-vaseuse de la pointe de l'Aiguillon, les teneurs en phéopigments sont toujours inférieures aux teneurs en chloropigments, dans les stations vaseuses d'Esnandes et Luçon une saisonnalité du rapport Chl/Phé peut être observée. Ainsi, les teneurs en phéopigments sont supérieures aux teneurs en chloropigments de février à mai (notamment à Esnandes), puis de novembre à mars (notamment à Luçon). Pendant les blooms microphytobenthiques, les concentrations en chloropigments peuvent atteindre trois à quatre fois les valeurs des concentrations en phéopigments (Figure 3-19, droite).

Les teneurs en **matière organique** totale dans les sédiments de surface (Figure 3-19, gauche) varient à plus cours terme. Les sédiments vaseux, à Esnandes et à Luçon, sont plus riches en matière organique que les sédiments plus sablo-vaseux de l'Aiguillon.

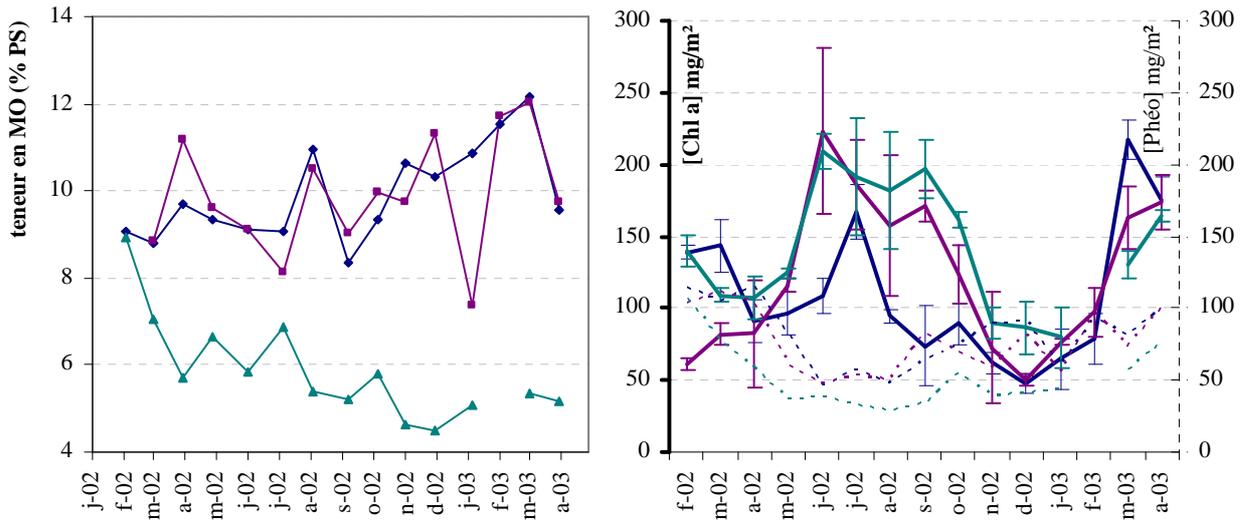


Figure 3-19 Dynamique mensuelle de la teneur en matière organique (MO en % de poids de sédiment sec) et de la teneur en Chloropigments (en gras, axe de gauche) et phéopigments (en pointillés, axe de droite) dans les sédiments de surface des trois stations de la haute slikke

En outre, **la teneur en chloropigments augmente significativement avec la salinité** de l'eau superficielle (comme celle de l'eau interstitielle) ($p < 0,001$ pour toutes les stations, pour l'Aiguillon et $p < 0,002$ pour Esnandes). En revanche, **la teneur en phéopigments diminue significativement avec la salinité** ($p < 0,001$ pour toutes les stations et $p < 0,05$ pour Luçon, mais non significativement à Esnandes et l'Aiguillon).

3.5.1.3. Dynamique des paramètres des sédiments selon la profondeur

Les teneurs en eau interstitielle et en matière organique des sédiments ont également été suivies mensuellement selon la profondeur (Figure 3-20).

La **teneur en eau interstitielle des sédiments diminue avec la profondeur** dans les deux stations à forte teneur en limons (Figure 3-20, gauche). Elle est maximale de novembre à avril dans les trois premiers centimètres de surface à Luçon et à Esnandes. Elle est minimale à 16 cm de profondeur dans ces deux stations vaseuses et sur toute la colonne sédimentaire dans la station sableuse de l'Aiguillon, où les variations saisonnières sont également moins marquées (Figure 3-20, gauche).

La **teneur en matière organique des sédiments diminue avec la profondeur** dans les deux stations à forte teneur en limons (Figure 3-20, droite). Elle est maximale en mars 2003 dans les trois premiers centimètres de surface à Luçon et à Esnandes. Des teneurs en matière organique supérieures 10 % ont également été relevées en surface de novembre à avril à Luçon, en avril, en août et en décembre 2002, en février 2003 à Esnandes.

La teneur en matière organique est inférieure à 8 % à partir de 16 cm de profondeur dans ces deux stations vaseuses et sur toute la colonne sédimentaire dans la station sableuse de l'Aiguillon, où les variations saisonnières sont également moins marquées.

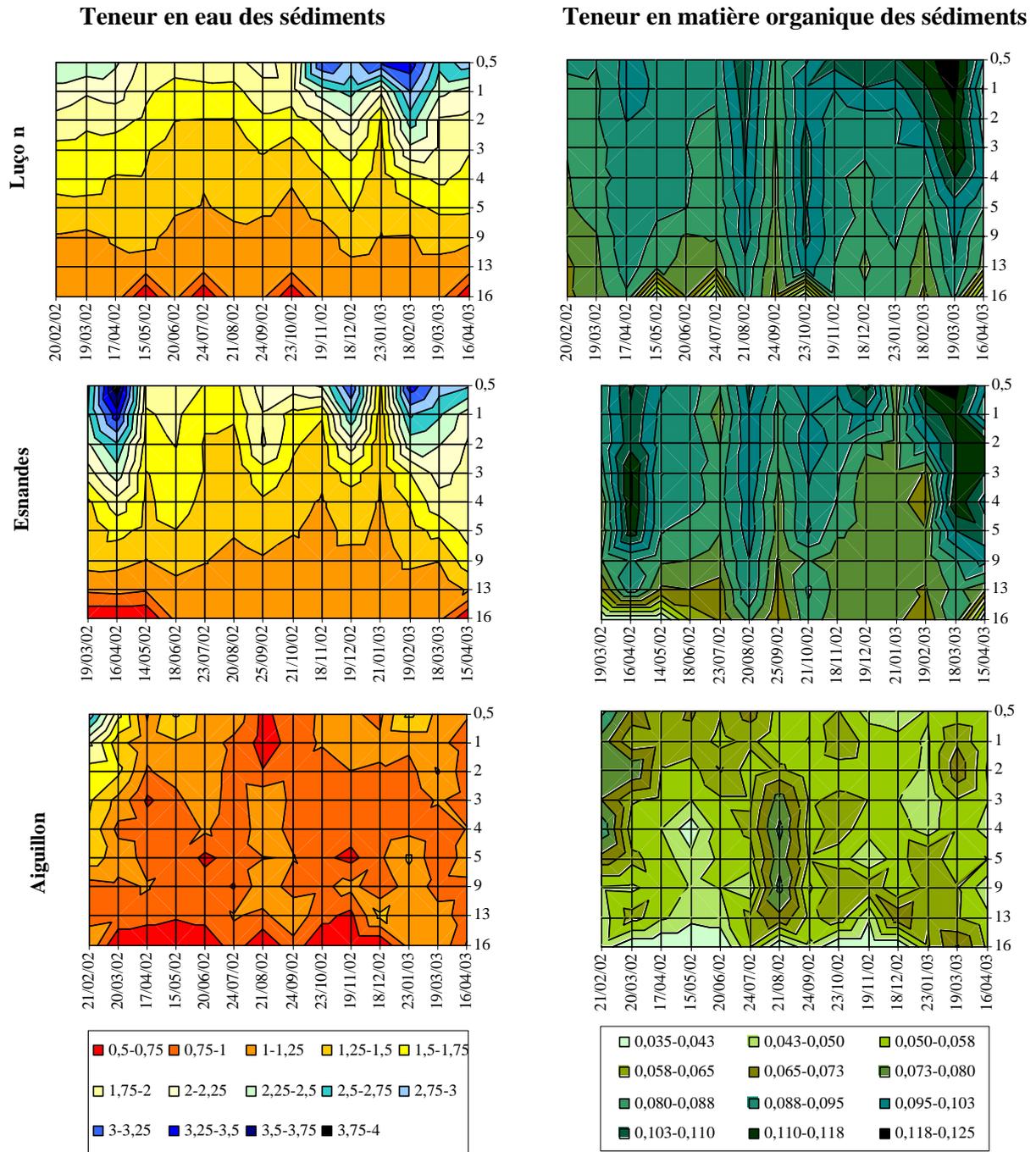


Figure 3-20 Evolution mensuelle de la teneur en eau interstitielle (à gauche, de 50 g d'eau pour 100 g de sédiment sec en rouge, à 400 g d'eau pour 100 g de sédiment sec en bleu nuit) et de la teneur en matière organique (à gauche, de 3,5 g de matière organique pour 100 g de sédiment sec en vert clair, à 12,5 g de matière organique pour 100 g de sédiment sec en vert foncé) des sédiments de chaque station selon la profondeur en cm (axe vertical en cm)

La relation entre **teneur en eau** interstitielle et profondeur peut être étudiée plus finement. Par exemple à Luçon : la relation puissance décrivant la teneur en eau interstitielle des sédiments en fonction de la profondeur varie saisonnièrement d'un **minimum estival** de : $[\text{eau}] \% = 1,7 * \text{prof}^{-0,17}$ à un **maximum hivernal** de : $[\text{eau}] \% = 2,9 * \text{prof}^{-0,35}$ (Figure 3-21).

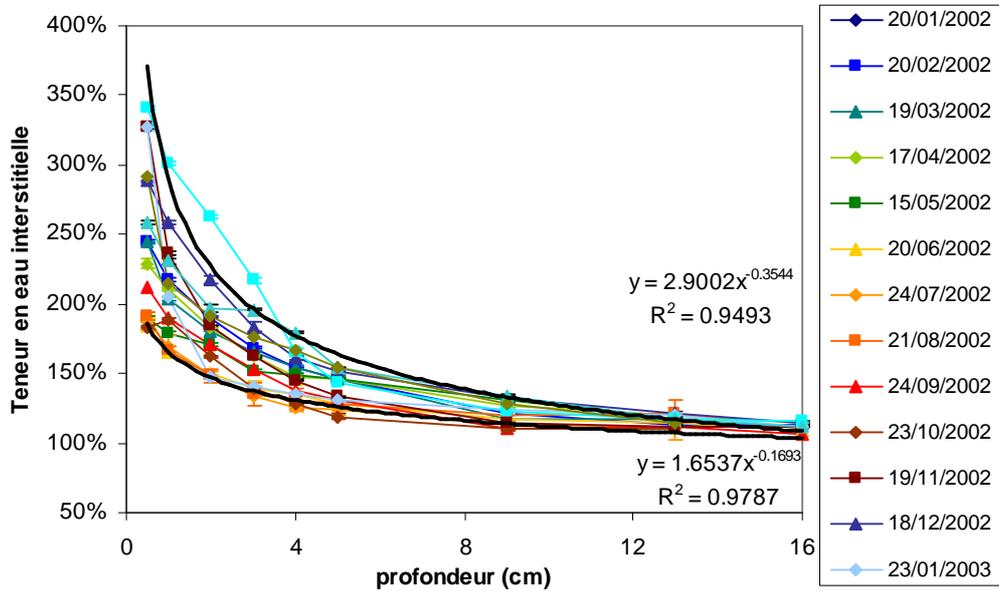


Figure 3-21 Courbes mensuelles de la teneur en eau interstitielle des sédiments (en % de masse de sédiment sec) à Luçon en fonction de la profondeur (en cm) et relations puissances maximale (en février) et minimale (en juillet)

De même, toujours à Luçon : la relation puissance décrivant la **teneur en matière organique** des sédiments en fonction de la profondeur varie saisonnièrement d'un **minimum printanier** de : $[\text{MO}] \% = 0,12 * \text{prof}^{-0,09}$ à un **maximum automnal** de : $[\text{MO}] \% = 0,08 * \text{prof}^{-0,05}$ (Figure 3-22).

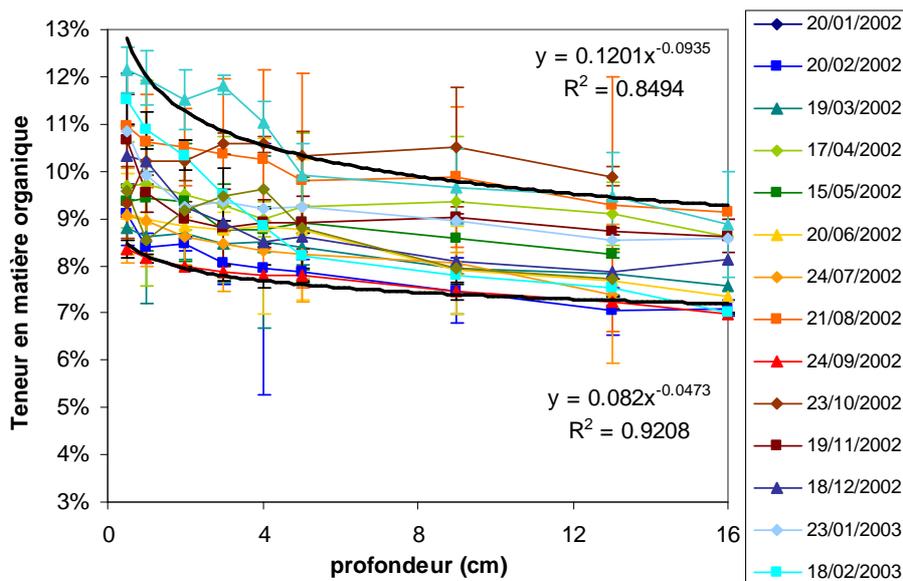


Figure 3-22 Courbes mensuelles de la teneur en matière organique des sédiments (en % de masse de sédiment sec) à Luçon en fonction de la profondeur (en cm) et relations puissances maximale (en mars) et minimale (en septembre)

Nous avons pu vérifier qu'il n'existait aucune corrélation entre les teneurs en eau et en matière organique des sédiments et la température des sédiments. En revanche, teneur en eau et teneur en matière organique sont corrélées positivement. Sur l'exemple de la station d'Eslandes, cette relation est très significative pour l'ensemble des données ou pour les sédiments de surface (entre 0 et 0,5 cm et entre 0,5 et 1 cm), peu significative entre 2 et 5 cm de profondeur, mais non significative au delà de 12 cm de profondeur.

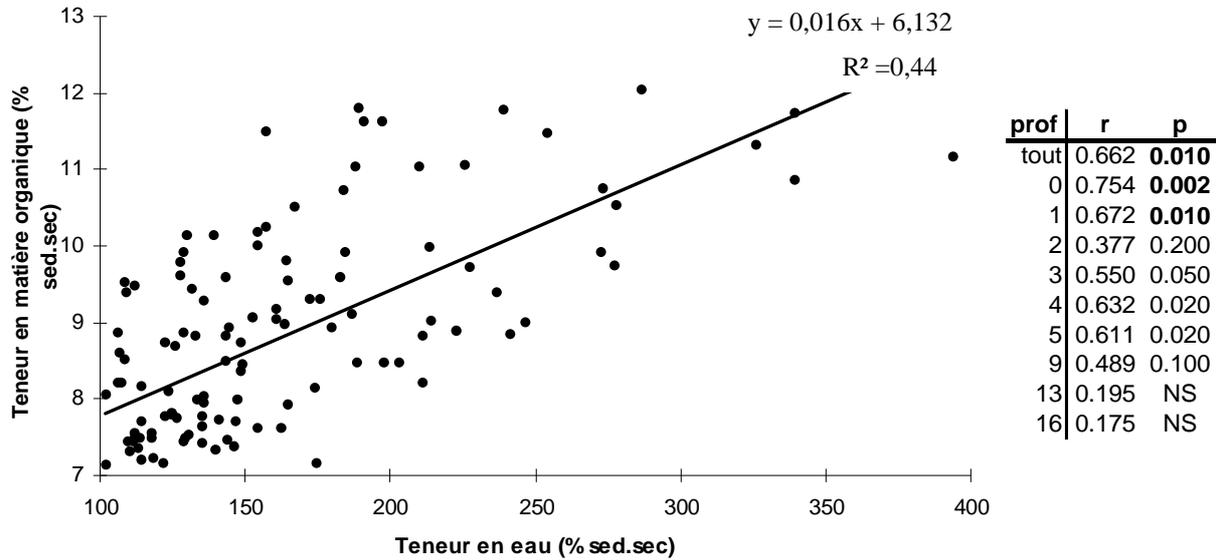


Figure 3-23 Relation linéaire entre les teneurs en eau et en matière organique des sédiments d'Eslandes, graphiquement pour toutes les tranches de profondeur (gauche) et coefficients de corrélation et significativité pour chaque tranche de profondeur (droite)

3.6. Discussion

3.6.1. Granulométrie fine, homogène dans l'espace et le temps

La granulométrie des sédiments de l'anse de l'Aiguillon est **homogène et fine**. En effet, le diamètre moyen est d'environ 15 μm et la teneur en limon, argile et sable atteint respectivement 80, 15 et 5 % ; ce qui correspond en majorité à la classe texturale EII des limons peu argileux (Flemming 2000). Ces sédiments fins résultent de l'envasement naturel de l'anse de l'Aiguillon avec des matériaux cohésifs issus soit des apports fluviaux (Verger 1968a), soit de l'érosion des falaises et des crochons de sable (Lorin 1970) ou des sédiments océaniques profonds (Welsch 1919, Enjalbert 1960) et homogénéisés par le brassage marin (Verger 1968a). Du fait de leur érodabilité, ces sédiments fins peuvent être facilement remis en suspension par les marées, les vents forts et les crues, et peuvent ainsi contribuer à l'augmentation de la turbidité et par conséquent à la **remontée bathymétrique des espèces benthiques** (Hily 1976).

En 1968, Verger constatait déjà une **grande homogénéité de la vase sur toute l'anse, à quelques exceptions près**. De même, Lorin (1970) observait une majorité de sédiments de type I : sédiments bien classés inférieurs à 125 μm et facilement remis en suspension, mais quelques zones localisées à sédiments de charriage moins classés et inférieurs à 125 μm : type II. Ces sédiments **les moins fins étaient localisés soit à proximité de la pointe de l'Aiguillon, soit près de la pointe Saint-Clément**. Ils avaient un indice arénique compris entre 30 et 70 % sur la haute slikke, entre 10 et 30 % sur la moyenne slikke et entre 4 et 10 % sur la basse slikke à proximité de la pointe de l'Aiguillon, et compris entre 10 et 30 % en haute slikke et entre 4 et 10 % en moyenne slikke à proximité de la pointe Saint-Clément. Ces indices aréniques correspondent à l'heure actuelle à la classe texturale DII, des vases très limoneuses et peu sableuses (Flemming 2000) observées dans nos échantillons prélevés près de la pointe de l'Aiguillon en mars et octobre 2002. Ces sédiments les moins fins proviendraient des secteurs littoraux encadrant l'anse de l'Aiguillon au nord et au sud (Verger 1968a), et plus particulièrement des pointes sableuse (Aiguillon) ou rocheuse (Saint-Clément) encadrant l'entrée de l'anse (Lorin 1970).

Outre cette apparente homogénéité spatiale des sédiments de l'anse de l'Aiguillon, nous pouvons donc constater une relative **homogénéité dans le temps**. En effet, les teneurs actuelles en sable **des vasières et des chenaux de l'anse de l'Aiguillon** ne semblent donc pas avoir changé depuis une trentaine d'années, et correspondent toujours aux sédiments de type I, définis par Lorin (1970). En outre, ce type de sédiment est peu différent de ceux observés à l'échelle **géologique**. En effet, le **brimarin**, formant l'assise des vases marines qui ont comblé les anses du littoral depuis la fin du quaternaire et les ont transformées en marais maritimes, est lui-même constitué de 30 à 60 % d'argile, avec du limon et un peu de sable fin (Verger 1968a) et s'est accumulé sur une dizaine de mètres

d'épaisseur, localement 28 m, grâce à une lente remontée du niveau marin (Papy 1941 *in* Verger 1968a). Humide, sa teinte est grise à bleue parfois légèrement verdâtre, devenant gris-olive à l'état sec. Relativement imperméable, il ne renferme cependant pas de sources ni de nappes d'eau et peut se crevasser considérablement lors de sécheresse (Welsch 1919). Autrement appelé « **argile à Scrobiculaires** », du fait de l'extension de l'aire de distribution, du caractère ubiquiste et euryhalin et de l'habitat vaseux de *Scrobicularia plana* (Welsch 1919, Gruet & Sauriau 1994), ce bri marin correspond donc aux vases actuelles de l'anse de l'Aiguillon.

3.6.2. Teneur en eau des sédiments

La **teneur en eau** de la vase est une notion très importante, car elle influe sur l'oxygénation et parallèlement sur la richesse biologique du sédiment. Dans l'anse de l'Aiguillon, nous avons relevé des teneurs en eau de 50 à 350 % de sédiment sec selon la position hypsométrique et la teneur en sable, mais de 186 % en moyenne. En outre, cette teneur varie de 170 à 350 % dans les stations de Luçon et Esnandes et de 70 à 300 % dans la station de l'Aiguillon selon la saison. Les sédiments de l'anse sont donc relativement **fluides**. En 1970 (Lorin 1970), la teneur en eau des sédiments de surface (0-10 cm) variait de 100 à 260 % depuis les hautes jusqu'aux basses slikkes. Les valeurs les plus faibles ont été relevées par Lorin (1970) à proximité de la pointe de l'Aiguillon (100 et 110 %) et au centre des grandes étendues de vasières nues et dépourvues de chenaux de la rive gauche de la Sèvre Niortaise (110 %). Sur la haute slikke, les teneurs en eau les plus élevées, observées sur la rive droite, peuvent résulter selon Lorin (1970) de dépôts plus récents de vases fluides. Ces résultats semblent illustrer une certaine pérennité des sédiments fluides sur l'anse de l'Aiguillon.

Cependant, des travaux antérieurs réalisés dans le pertuis Breton (Hily 1976), ont montré que la vase y est plus ou moins fluide, avec une **vase molle** et peu compacte dans les zones de décantation, et une **vase rigide**, cohérente, plastique, réduite et pratiquement imperméable dans les zones à forts courants, où la surface molle a été enlevée (Hily 1976). En outre, nous avons pu observer sur la station d'Esnandes de fortes variations de la fluidité de la vase entre deux échantillonnages mensuels consécutifs. En effet, la vase paraissait parfois collante et plus rigide, et quelques jours plus tard elle devenait glissante et plus molle.

3.6.3. Teneur en carbonates des sédiments

Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon apparaissent **pauvres en carbonates** (seulement 17 % du sédiment sec en moyenne et jusqu'à 24 % à proximité de la pointe de l'Aiguillon). Ces valeurs, mesurées en octobre 2002, sont très inférieures à celles observées par Lorin (1970) et aux teneurs observées dans des sables à foraminifères (environ 68 % selon Balsam *et al.* 1998). La teneur en carbonates des sables de l'anse était maximale sur les mizottes (> 70 %) et sur la haute et moyenne

slikke Nord (60 à 70 %), (Planche III, Lorin 1970). Elle diminuait (entre 50 et 60 %) à proximité des chenaux de la Raque et du Curé et sur la basse slikke de l'anse. Les teneurs minimales en carbonates des sables étaient observées à proximité immédiate (< 40 %) et étendue (40 à 50 %) de la pointe de l'Aiguillon, sur la moyenne slikke charentaise et dans la rivière de Marans (Planche III, Lorin 1970). Verger (1968a) considérait également que les vases de l'anse de l'Aiguillon étaient **chargées en carbonates**. Ainsi, les fonds plats de la rivière de Marans étaient constitués d'une vase gorgée d'eau dont la teneur en **carbonates** était relativement élevée, souvent supérieure à 15 % (Verger 1968a), du même ordre que les teneurs mesurées dans notre étude.

3.6.4. *Température et salinité*

Température des sédiments et salinité de l'eau interstitielle et de l'eau de surface des sédiments sont les paramètres les plus variables saisonnièrement.

Ainsi, au cours du suivi mensuel nous avons relevé des **températures** de l'air variant entre -4°C (en janvier-février 2003) et 21°C (en juillet-août 2002) le matin des prélèvements, ainsi que des températures des sédiments variant de 2,3 à 25,5 °C en surface et de 4 à 21,5 °C à 10 cm de profondeur. D'après les suivis du réseau REPHY et de la banque RAZLEC de l'IFREMER (Faury *et al.* 1999), la moyenne thermique annuelle est de l'ordre de 15,5 à 16,2 °C dans le pertuis Breton (du large vers les côtes), avec un minimum moyen de 7 °C en janvier / février et un maximum moyen de 20 à 22 °C en août. Sur la côte, par petit fond, la température peut dépasser 25 °C (août 1995). Les minima ont été mesurés en février 1993 (6 °C au large, 4,5 °C à la côte) et janvier 1997 (5,5 °C et 4,5°C). Letaconnoux (1952) observait de grandes variations de la température des eaux de surface du pertuis Breton au cours de l'année, des températures des eaux de surface de l'anse de l'Aiguillon entre 7°C à 20°C et des variations atténuées en profondeur. En effet, Callame (1961) a montré que les vases ont une conductivité thermique faible. Le rôle tampon des sédiments fins est encore plus apparent dans notre étude au cours de laquelle l'amplitude thermique atteint 25 °C dans l'air, 23,2 °C à 0,5 cm de profondeur et seulement 17,5 °C à 10 cm de profondeur dans les sédiments.

En ce qui concerne la **salinité**, elle était plus élevée dans l'eau d'imbibition des sédiments que dans l'eau de surface (au minimum 5). Elle variait entre 20 (entre novembre et février 2003), 23 (en février-mars 2002) et 42 (en mai et juillet 2002). Cette saisonnalité était également très marquée entre les deux cartographies (24 en octobre 2002 à 39 en mars 2002, en moyenne dans l'eau interstitielle des sédiments de l'ensemble de l'anse). En effet, la salinité des eaux d'imbibition est une moyenne entre les eaux douces et salées qui passent en surface, les variations étant tamponnées par les sédiments, on peut s'attendre à de fortes variations de salinité des eaux de l'anse de l'Aiguillon et du pertuis Breton (comme observé par Letaconnoux 1952, Faury *et al.* 1999).

3.6.5. Teneur en matière organique et en pigments des sédiments

Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon sont riches en matière organique (Verger 1968a). Calculée selon la méthode de la perte au feu, la **teneur en matière organique** atteint en moyenne 7,7 % du sédiment sec en mars, contre 10,2 % en octobre. Elle varie entre 8 et 12 % en surface sur les stations vaseuses et entre 5 et 9 % sur les stations sablo-vaseuses, en surface et diminue avec la profondeur. Ces valeurs de perte au feu correspondent à des teneurs en carbone organique total entre 15 et 36 mg.g⁻¹ (Hyland *et al.* 2005). Or, des teneurs en carbone organique total supérieures à 35 mg.g⁻¹ peuvent avoir pour conséquence une réduction de la richesse spécifique de la macrofaune (Hyland *et al.* 2005).

Les **apports fluviaux** représentent la principale source de matière organique. La source endogène de matière organique est représentée principalement par la dégradation des **microalgues et les bactéries**, dont les taux de renouvellement sont élevés. Mais les foraminifères et la méiofaune peuvent constituer une part importante de la matière organique dans les vases, qu'il convient d'estimer.

C'est sur la surface des pélites que sont adsorbées la matière organique et les bactéries (Hily 1976). Ces sédiments étant facilement remis en suspension par les marées, ils enrichissent le pertuis Breton en **matière détritique** mais augmentent sa **turbidité** (Ryckaert *et al.* 2000).

Les fleuves et chenaux sont également les principales sources de sels nutritifs, dont les teneurs sont particulièrement élevées sur l'anse de l'Aiguillon (Barillé 1994 (Ryckaert *et al.* 2000)). Du fait de ces teneurs en sels nutritifs, le **phytoplancton** et le **microphytobenthos** peuvent se développer dans l'anse de l'Aiguillon et le pertuis Breton, puis se déposer sur le fond pour être dégradés. Ainsi, au cours des deux campagnes de prélèvement, nous avons relevé des concentrations moyennes en chloropigments de 72 mg.m⁻² en mars et 110 mg.m⁻² en octobre à la surface des sédiments. Le suivi mensuel a permis de mettre en évidence des maxima de chloropigments (jusqu'à 220 mg.m⁻²) de mai à août 2002 et en mars 2003. Les maxima de phéopigments ont été observés en février-mars, et la proportion de phéopigments par rapport aux chloropigments atteint 70,7 % en moyenne sur l'anse de l'Aiguillon en mars 2002. Ces valeurs sont semblables à celles observées dans le bassin de Marennes-Oléron par Guarini *et al.* (1998), Blanchard *et al.* (1998) ou Guarini *et al.* (2000b), et très supérieures à celles mesurées dans une vasière méditerranéenne (Rossi *et al.* 2001). Dans le pertuis Breton, les concentrations en chlorophylle *a* sont caractérisées par un gradient décroissant de la côte vers le large (Fauray *et al.* 1999). Cependant, les teneurs restent limitées à 3 – 4 µg/l de chlorophylle *a*, avec les valeurs les plus fortes au niveau de la Sèvre Niortaise de mars à mai (6 µg/l). Les blooms phytoplanctoniques s'observent en avril / mai et à la fin de l'été, et reprennent parfois en octobre, avec un remplacement successif d'espèces (Fauray *et al.* 1999).

3.7. Conclusion

Les cartographies bio-sédimentaires de l'anse de l'Aiguillon réalisées en 2002 ont mis en évidence une forte **homogénéité spatiale et saisonnière de la granulométrie**. En effet, les sédiments de l'anse de l'Aiguillon appartiennent à seulement deux classes texturales (selon la classification définie par Flemming 2000). Ce sont des limons peu argileux, présents sur la majorité des stations d'échantillonnage, et des vases très limoneuses et peu sableuses à proximité de la pointe de l'Aiguillon et de la pointe Saint-Clément. Ils correspondent aux sédiments fins bien classés et facilement remis en suspension et aux sédiments de charriage moins bien classés mesurés par Lorin (1970). La similitude de nos résultats avec ceux de Lorin (1970) permet de proposer un **suivi vicennal ou tricennal de la granulométrie**. Toutefois, il est nécessaire de mieux comprendre les **mouvements des sables** (provenance, récurrence, agents de transport ...), qui eux semblent avoir une périodicité plutôt saisonnière, voire journalière.

En outre, la comparaison des structures spatiales de l'ensemble des paramètres biosédimentaires en deux périodes de l'année montre bien l'**intérêt de prendre en compte la saisonnalité** de certains facteurs.

En effet, le suivi mensuel des sédiments a permis de mettre en évidence des différences saisonnières de la **teneur en eau et en matière organique** des sédiments, ainsi que des différences de texture entre deux visites consécutives sur les stations d'échantillonnage. En outre, les **sédiments les plus fins sont les plus riches en eau et en matière organique**, mais ces teneurs diminuent avec la profondeur en relation avec le tassement sédimentaire. Des études complémentaires sur la mobilité des vases devraient être entreprises pour mieux comprendre les variations spatio-temporelles non seulement des paramètres sédimentaires, mais aussi de la biocénose qui leur sont associés. En effet, les mouvements de vase peuvent fortement influencer d'une part sur la production microphytobenthique et sa remise en suspension et, d'autre part, sur le recrutement des espèces benthiques et leur migration post-larvaire.

Le paramètre physicochimique qui varie le plus selon la saison est la **salinité** de l'eau interstitielle. Elle est faible et croissante le long d'un **gradient Sèvre Niortaise - Pertuis Breton en mars** (de 5,5 à 31,5), et forte et croissante le long d'un **gradient hypsométrique Rivière de Marans - Mizottes en octobre** (de 23,5 à 47,5).

Il apparaît donc essentiel de mesurer régulièrement la salinité de l'eau interstitielle des sédiments, pour pouvoir comprendre quels **assemblages d'espèces** sont capables de vivre sous ces **fortes contraintes**. En effet, la forte variabilité de la salinité peut être à l'origine de la sélection d'espèces vasicoles extrêmement euryhalines et/ou de la succession d'installation d'espèces vasicoles

supportant des salinités de 30 à 40 entre mai et novembre puis d'autres supportant des salinités inférieures à 30 de décembre à avril.

Enfin, les analyses multivariées ont permis de proposer une typologie de stations en fonction de l'ensemble des paramètres biosédimentaires étudiés.

Le **type 1** est représenté par les stations plus ou moins influencées par les **apports en sables** de la pointe de l'Aiguillon et de la pointe Saint-Clément. Son étendue est plus large en fin d'hiver qu'au début de l'automne.

Le **type 2** est constitué des stations **subtidales** de la Sèvre-Niortaise et du chenal de Marans. Elles sont plus dissemblables en mars qu'en octobre, en raison du fort gradient de dessalure en fin d'hiver.

Le **type 3** représente la majorité des stations. Localisées sur les **slikkes** Vendéennes et Charentaises, leurs seules différences résident dans une plus grande influence de la Sèvre Niortaise en Vendée (dessalure et apports de matière organique) et une plus forte biomasse chlorophyllienne en Charente-Maritime.

Le **type 4** rassemble les stations les plus variables dans le temps. En effet, les stations du fond de l'anse (schorre et haute slikke) sont **associées au type 2 en mars, et au type 3 en octobre**.

Notre étude peut donc servir d'**état de référence** à un suivi des types sédimentaires de périodicité vicennale pour les stations les plus stables, et saisonnière pour les stations les plus variables. La mise en place de sondes mesurant quotidiennement la **salinité** permettrait d'évaluer les apports d'eau douce par la Sèvre Niortaise et les principaux chenaux jusqu'à présents méconnus, ainsi que leurs conséquences sur les assemblages d'espèces et la productivité des communautés faunistiques (endofaune et épifaune) et floristiques (phytoplancton, microphytobenthos et macrophytes) de l'anse de l'Aiguillon.

Partie 2 :

La malacofaune

benthique

Chapitre 4 :

*Diversité et structure spatiale des
stocks de malacofaune benthique*

4. Diversité et structure spatiale de la malacofaune sur l'anse de l'Aiguillon

4.1. Introduction

Les **suis à long terme** de la macrofaune benthique (Beukema *et al.* 1999, Beukema *et al.* 2000, Williams *et al.* 2004) permettent de mettre en évidence une érosion de la qualité des milieux soit par des pollutions (Warwick 1986, Nikitik & Robinson 2003, De Mora *et al.* 2004, Guerra-Garcia & Garcia-Gomez 2004) ou un enrichissement anormal en matière organique (Pearson & Rosenberg 1978, Mucha & Costa 1999, Austen & Widdicombe 2006), soit par des aménagements (Meire *et al.* 1994b) ou des exploitations (Ferns *et al.* 2000, Blanchard *et al.* 2004) non raisonnés d'un site ou de ses ressources, soit par l'introduction d'espèces étrangères devenues invasives (Afli & Chenier 2002), soit encore par des changements globaux tels que le réchauffement climatique (Glémarec 1988) et la remontée des eaux marines (Beukema 2002). La multiplication, dans le monde, des sites suivis permet de comparer leur qualité au moyen d'indices tels que les indices de diversité (Ellingsen 2002) ou les indices de qualité biologique (Quintino *et al.* 2006). Ces indices sont des outils précieux pour tenter de répondre aux questions posées par les scientifiques et les autorités politiques quant à l'érosion de la biodiversité (Loreau 2005) et en particulier de la biodiversité marine (Gray 1997, Snelgrove 1998, Snelgrove *et al.* 2000). Toutefois, encore trop peu de sites sont étudiés et certains, comme l'**anse de l'Aiguillon**, manquent encore d'**état de référence** quant à la diversité de la faune benthique non cultivée (de Montaudouin & Sauriau 2000). Cet état de référence est indispensable à la mise en place de suivi. Cependant, les suivis sur l'ensemble de la biocénose sont souvent lourds et coûteux et les réseaux de suivi de la **macrofaune benthique** (par exemple le REBENT en France) sont encore peu étendus. Il est toutefois possible de ne choisir qu'une seule **taxocénose** pour étudier l'évolution d'un écosystème car, le plus souvent, les différentes taxocénoses d'une biocénose montrent des fluctuations parallèles (Frontier & Pichod-Viale 1991).

Dans ce chapitre nous avons choisi d'étudier le taxon des **mollusques**. En effet, les mollusques sont connus pour être de bons indicateurs de la qualité d'un milieu (Dame 1996, Guerra-Garcia & Garcia-Gomez 2004). En outre, ils ont un rôle **majeur dans les réseaux trophiques benthiques**. En effet, ils participent au recyclage des nutriments (Dame 1996, Herman *et al.* 1999) et constituent une ressource alimentaire essentielle pour les juvéniles de poissons plats ou de crustacés et surtout pour les limicoles (Moreira 1997).

Le but de cette étude est de décrire 1- la **diversité de la malacofaune benthique** sur l'anse de l'Aiguillon et 2- la **structure spatiale et saisonnière des stocks de mollusques**. Pour y répondre, deux cartographies saisonnières ont été réalisées et des analyses multivariées et spatiales ont été effectuées. Les stocks de mollusques ont été exprimés en **fraction disponible**, c'est-à-dire présente dans l'unité d'échantillonnage, mais également en **fraction ingestible et profitable**, selon leur taille, pour leurs principaux prédateurs les limicoles.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Cartographies de la malacofaune benthique

4.2.1.1. Stratégie d'échantillonnage

Au cours des deux campagnes d'échantillonnage systématique (91 points espacés de 750 m ou 250 m) effectuées à bord d'une barge mytilicole en mars et octobre 2002, deux unités d'échantillonnage de 1/10^{ème} m² de sédiment ont été prélevées par benne Smith-McIntyre en chaque station, puis tamisées sur des tamis de 1 mm de vide de maille, afin d'en récolter toute la macrofaune et de la conserver dans du formol dilué à 4 % dans de l'eau de mer.

4.2.1.2. Paramètres étudiés et représentation cartographique

La macrofaune benthique a ensuite été triée par groupes taxonomiques afin d'en déterminer d'une part la richesse et la diversité spécifique, et d'autre part les abondances, les biomasses et les mensurations par espèce. Seul le peuplement de mollusques est présenté dans ce chapitre. Les cartes ont été réalisées grâce à un Système d'Information Géographique sous le logiciel ARCVIEW GIS 3.2.

4.2.1.3. Stratification de l'anse selon les niveaux hypsométriques

Afin d'étudier les caractéristiques spatiales des associations de mollusques, nous avons défini *a priori* (voir chapitre 1) 6 strates hypsométriques : le schorre (SH), la haute slikke (HS), la moyenne slikke (MS), la basse slikke (BS), la Sèvre Niortaise (s) et le domaine subtidal (SB). L'hypsométrie en chaque station déterminée à partir des données d'altimétrie aéroportée (Populus *et al.* 2001) est résumée par le minimum et le maximum hypsométrique dans chaque strate (Tableau 4-1). L'hypsométrie moyenne pour l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon est de $3,27 \pm 1,69$ m. Le nombre de stations par strate est supérieur ou égal à 5. Les deux strates les mieux représentées par l'échantillonnage sont la haute et la moyenne slikke (respectivement 30 et 29 stations échantillonnées). Leurs superficies, mesurées par la fonction *return area* sous ARCVIEW GIS 3.2, atteignent respectivement 1424 et 1348 ha.

Enfin, le pourcentage d'émergence moyen a été calculé à partir des abaques du SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine) entre les hypsométries et le temps d'émergence (en heures décimales.jour⁻¹) pour un cycle jour-nuit de marée moyenne. Il atteint 98 % du temps sur le schorre, entre 10 et 66 % du temps sur la slikke et seulement 10 % dans la Sèvre Niortaise. Le domaine subtidal est par définition toujours immergé.

Tableau 4-1 Représentativité (en nombre de stations et en superficie) hypsométrie et émergence des 6 strates étudiées (SH = schorre, HS = haute slikke, MS = moyenne slikke, BS = basse slikke, s = Sèvre Niortaise et SB = domaine subtidal)

Strates bathymétriques	SH	HS	MS	BS	s	SB	Total moyenne
Nombre de stations	6	30	29	16	5	5	91
Superficie (ha)	494	1424	1348	612	100,7	260	4239
Superficie émergée/j	485	936	489	60	10	0	1979
Hypsométrie minimale (m)	5,5	4,0	2,5	0,0	-1,0	-2,0	
Hypsométrie maximale (m)	6,0	5,5	4,0	2,5	4,0	0,0	3,27 ± 1,69
Pourcentage de temps d'émergence	98	66	36	10	10	0	42

4.2.2. Indices de fréquence, de richesse spécifique et de diversité

4.2.2.1. Taxonomie et richesse spécifique

Les différentes espèces de mollusques ont été déterminées et leur classification taxonomique a été rappelée sur la base des données librement utilisables de l'association nationale des Etats Unis d'Amérique ITIS (ou **Integrated Taxonomic Information System**, <http://www.itis.usda.gov/>), qui fournit des références standardisées sur les noms scientifiques et vernaculaires valides, leurs synonymes et leur statut de conservation. Lorsque l'information était incomplète la liste CLEMAM des mollusques européens réalisée par le Muséum d'Histoire Naturelle (ou **Check List of European Marine Mollusca**, <http://www.mnhn.fr/base/malaco.html>). La richesse spécifique est définie comme le nombre total d'espèces observées. Elle peut être calculée sur toute l'anse ou sur chaque station.

4.2.2.2. Diagrammes rang-fréquence (DRF)

Lors d'inventaires spécifiques, non seulement la **richesse spécifique** est décrite, mais également les **associations régulières d'espèces** ou **communautés**, afin de mettre en évidence d'éventuels changements de la qualité du milieu (disparition d'espèces indicatrices, apparition d'espèces « aberrantes ») (Frontier & Pichod-Viale 1991). Ainsi, une classification, originellement phytosociologique, peut être établie entre : une liste limitée **d'espèces caractéristiques** (régulièrement représentées, mais non toujours les plus abondantes), un cortège **d'espèces accompagnantes** (souvent

présentes en même temps que les précédentes, mais dont la présence n'est pas obligatoire pour définir l'association) et une liste d'**espèces occasionnelles** (Frontier & Pichod-Viale 1991). Du point de vue de leur fréquence, les espèces peuvent également être classées en 5 groupes : les espèces **constantes** (présentes dans plus de 50 % des stations), les espèces **communes** (présentes dans 25 à 50 % des stations), les espèces **occasionnelles** (présentes dans 12,5 à 25 % des stations), les espèces **rares** (présentes dans 5 à 12,5 % des stations) et les espèces **exceptionnelles** (présentes dans moins de 5 % des stations).

La fréquence des espèces peut être illustrée sur un graphique où les espèces sont classées par ordre décroissant de fréquence le long des abscisses. Ce type de **diagramme rang-fréquence** (DRF) ayant toujours une forme hyperbolique, il est nécessaire de représenter également le logarithme des fréquences en fonction du logarithme des rangs pour pouvoir comparer différentes allures de diagramme rang-fréquence (Frontier & Pichod-Viale 1991). Le test non paramétrique utilisé pour comparer la distribution de plusieurs courbes rang-fréquence est le test du Chi² réalisé sous EXCEL.

4.2.2.3. Indices de diversité spécifique

La diversité spécifique tient compte non seulement du nombre d'éléments (richesse spécifique ou nombre d'associations d'espèces), mais aussi de leur régularité ou hétérogénéité. Différents indices de diversité ont été définis :

L'**indice de Gleason**, fondé sur l'hypothèse de la croissance logarithmique du nombre S d'espèces recensées en fonction du log du nombre N d'individus examinés, correspond à la pente de la droite, telle que plus la pente est élevée plus la diversité est grande (équation 1). Cependant, l'hypothèse de croissance logarithmique est rarement vérifiée, et la courbe est souvent convexe, telle qu'un certain nombre d'espèces soient recensées très vite (courbure) alors que les suivantes sont inventoriées plus lentement en suivant une droite dont l'ordonnée à l'origine A est supérieure à 1. L'indice corrigé par A correspond alors à l'équation 2.

$$(1) \quad I = \frac{S - 1}{\log N}$$

$$(2) \quad I = \frac{S - A}{\log N - \log A}$$

L'**indice de Shannon**, basé sur la théorie de l'information⁸, est un indice de diversité indépendant d'une hypothèse de distribution, mais fonction de la probabilité d'apparition p_i des N évènements. Il est exprimé sous la forme d'une entropie H (équation 3).

⁸ Un événement observé apporte d'autant plus d'information qu'il était plus improbable *a priori*. La quantité d'information est donc fonction de l'inverse de la probabilité *a priori* de réalisation de l'événement.

Lorsque les évènements sont des espèces, l'entropie H' , exprimée en bits par individus, est fonction des fréquences d'apparition des espèces f_i (équation 4, **indice de Shannon-Weaver**) sensible à la richesse spécifique S .

$$(3) \quad H = -\sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i \quad (4) \quad H' = -\sum_{i=1}^S f_i \log_2 f_i = -\sum_{i=1}^S \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$$

où N_i est le nombre d'individus de l'espèce i et N le nombre total d'individus dans l'échantillon.

L'**entropie** maximale H'_{max} est réalisée par l'équifréquence des taxons inventoriés (équation 5). On appelle « **régularité** » R d'un échantillon (ou J'), le rapport de sa diversité à la diversité maximale pouvant être obtenue avec le même nombre de taxon S (équation 6). R est donc compris entre 0 et 1.

$$(5) \quad H'_{max} = \log_2 S \quad (6) \quad R = \frac{H'}{H'_{max}}$$

L'**indice de Simpson** D est un indice robuste de diversité pondéré par l'abondance de l'espèce dominante. Il repose sur la probabilité que 2 individus tirés aléatoirement d'un échantillon appartiennent à la même espèce (équation 7) et permet d'en déduire l'équitabilité E (équation 8).

$$(7) \quad D = \sum \frac{n_i \cdot (n_i - 1)}{n \cdot (n - 1)} \quad (8) \quad E_{1/D} = \frac{(1/D)}{S}$$

Afin de tester l'effet des strates hypsométriques sur la richesse, la diversité et la régularité des peuplements de mollusques, des analyses de variances ont été menées au moyen du logiciel MINITAB pour chacun des indices calculés sur les données de mars puis d'octobre 2002. Le nombre de stations par strate étant différent, des ANOVA univariées déséquilibrées ont été choisies. En outre, les stations de la basse slikke et de la Sèvre Niortaise ont été rassemblées en une seule strate s+SB. L'homoscédasticité des données a préalablement été vérifiée par le test de Bartlett (Annexe).

4.2.3. Définition des stocks disponibles, ingestibles et profitables

4.2.3.1. Dénombrement, mensuration et mesure des biomasses en mollusques

Pour chaque duplicat d'échantillon, les individus sont **déterminés** et **dénombrés**. Les résultats sont exprimés en abondance au mètre carré (ind.m²). Les individus sont **mesurés** selon la longueur de leur coquille (axe antéropostérieur pour les bivalves et de l'apex à l'ouverture pour les gastéropodes et scaphopodes). Les individus ont été **pesés** frais avec leur coquille, décoquillés, puis secs après 48 h à l'étuve à 50°C. La biomasse sèche sans cendres est calculée par la différence entre la masse des tissus secs et de leurs cendres obtenues après 4 h de crémation à 450°C dans un four à moufle.

Les résultats présentés sous forme **cartographique** (ARCVIEW 3.2) sont exprimés soit en nombre d'individus par m², soit en grammes de biomasse sèche sans cendres au mètre carré (g AFDW.m⁻²) pour la répartition spatiale des mollusques par station. Enfin, les stocks disponibles sont exprimés en tonnes de biomasse sèche sans cendres sur l'anse de l'Aiguillon (t AFDW).

4.2.3.2. *Évaluation des stocks de mollusques ingestibles et profitables pour les limicoles*

Les Bécasseaux maubèches *Calidris canutus* se nourrissent de moules entre 5 et 23 mm (Zwarts & Blomert 1992, Alerstam *et al.* 1992), de coques entre 4,8 et 12 mm (Goss-Custard *et al.* 1977, Zwarts & Blomert 1992), de tellines baltiques entre 5 et 16 mm (Davidson 1971, Goss-Custard *et al.* 1977, Zwarts & Blomert 1992) et de scrobiculaires entre 7 et 17 mm (Zwarts & Blomert 1992). Les Chevaliers gambettes *Tringa totanus* sélectionnent les mêmes classes de tailles de *Macoma balthica* que les Bécasseaux maubèches (Goss-Custard *et al.* 1977b). Les Barges rousses *Limosa lapponica* se nourrissent de juvéniles de coques (5-10 mm) (Meire, 1993), et peuvent sélectionner une large gamme de taille de *Macoma balthica* (7-20 mm) (Goss-custard *et al.* 1977b). Les Courlis cendrés *Numenius arquata* sélectionnent les mêmes classes de tailles de *Macoma balthica* que les Barges rousses (Goss-Custard *et al.* 1977b), ainsi que de larges *Scrobicularia plana* (15-50 mm) et *Mya arenaria* (15-90 mm) avec une préférence pour celles de longueur supérieure à 30 mm (Goss-Custard *et al.* 1977b, Zwarts & Wanink 1984).

Nous pouvons donc considérer que la **taille minimale profitable** est de 5 mm pour les bivalves de forme ronde (*Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Nucula nitida*, *Spisula subtruncata* et *Corbula gibba*), et de 6 mm pour les bivalves de forme oblongue mais aplatie (*Scrobicularia plana*, *Abra tenuis* et *Abra nitida*) et de 4,5 mm pour *Mytilus edulis*, longue mais replète.

Pour la **taille maximale ingestible**, elle atteint 20 mm pour les barges et 50 mm pour le Courlis cendré. Ainsi, les plus gros mollusques récoltés étant des individus de 35 mm de *Scrobicularia plana*, nous pouvons estimer que tous les mollusques sont ingestibles par les limicoles de grande taille (les Courlis cendrés *Numenius arquata*, les Barges à queue noire *Limosa limosa* et les Barges rousses *Limosa lapponica*). En revanche, pour les limicoles de petite taille, qui sont les plus abondants, nous avons donc considéré que la **taille maximale ingestible** atteignait 12 mm pour les formes très rondes (*Cerastoderma edule*), 16 mm pour les formes moins rondes (*Macoma balthica*, *Nucula nitida*, *Spisula subtruncata* et *Corbula gibba*), 19 mm pour les formes plates (*Scrobicularia plana*) et 21 mm pour les moules.

La Figure 4-1 illustre les symboles utilisés dans les cartographies pour exprimer les fractions de biomasses en mollusques disponibles ingestibles et profitables aux limicoles.

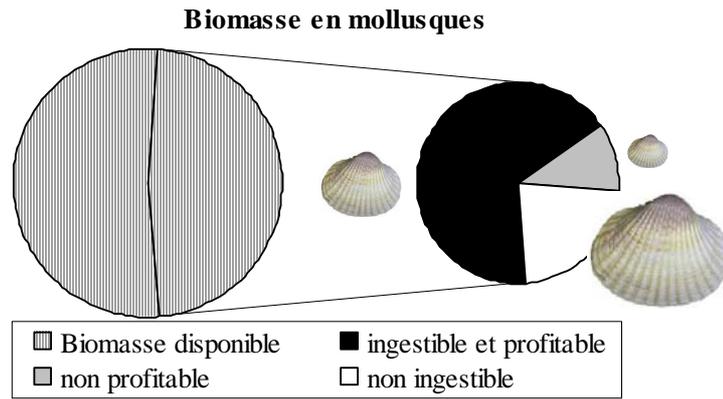


Figure 4-1 Schéma représentant les biomasses en mollusques : la part de la biomasse disponible qui est à la fois ingestible et profitable à tous les limicoles est illustrée en noir, celle des mollusques non profitables à aucun limicole est en gris et celle des mollusques non ingestibles par les limicoles de plus petite taille est en blanc

4.2.4. Analyses des données

Afin de déterminer quelles sont les associations présentes sur l'anse de l'Aiguillon, quels sont les facteurs environnementaux qui les influencent et comment ils se répartissent spatialement, différentes analyses de données ont été menées successivement.

4.2.4.1. Analyse factorielle des correspondances

Tout d'abord, des analyses factorielles des correspondances entre les biomasses sèches sans cendres des différentes espèces de mollusques et les stations de prélèvement en mars, puis en octobre ont été réalisées. Ces premières analyses ont pour but exploratoire de mettre en évidence les **espèces le plus souvent associées entre elles** et les **espèces rares ou isolées**, et de mettre en relation les stations **ressemblantes en termes de distribution des biomasses** de chacune des espèces de mollusques. Les AFC ont été menées avec XLSTAT.

4.2.4.2. Analyse canonique des correspondances

Dans un second temps, une analyse canonique des correspondances a été menée simultanément sur les données de mars et octobre 2002. Cette seconde méthode permet d'un part de voir **l'influence des variables environnementales** (temps d'émersion, salinité, diamètre des sédiments, teneur en eau et en matière organique des sédiments) sur la répartition des **biomasses sèches sans cendres des principaux mollusques** (*Hydrobia ulvae*, *Scrobicularia plana*, *Abra tenuis*, *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica*), et d'autre part de visualiser les **différences saisonnières** d'associations de mollusques entre les prélèvements de mars et d'octobre. L'analyse a été réalisée au moyen du logiciel CANOCO (CANOCO Version 4.5 2003).

4.2.4.3. Analyse spatiale des données

Enfin, la troisième série d'analyses effectuées est basée sur les distances entre les stations d'échantillonnage et soit sur les données brutes de biomasse par espèce, soit sur une analyse multivariée préliminaire. Ces analyses spatiales, réalisées au moyen du logiciel libre PASSaGE (PASSaGE 2006), ont pour but de **déterminer si la répartition spatiale des biomasses en mollusques est dépendante des distances et des directions dans l'espace.**

Tout d'abord, par une **approche univariée, l'indice I de Moran** a été utilisé pour calculer l'autocorrélation entre les distances géographiques entre les stations de prélèvement et chacune des variables « biomasses en espèce de mollusques » par station prélevée en mars, puis en octobre.

$$I = \frac{\sum_{ij} w_{ij} (y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y})}{\sum_{ij} w_{ij}} \times \frac{n}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}$$

L'indice I est une mesure de covariance, des données pondérées par le poids de la connexion entre les localités, sur la variance. Il se comporte donc comme un coefficient de Pearson et varie entre -1 et +1. Il peut être utilisé pour la construction de corrélogrammes (corrélogramme de Moran), telle que pour chaque classe de distance géographique entre les stations nous ayons autant de valeurs de I, et autant de significativité de l'autocorrélation. De même, des roses des vents peuvent être construites de manière à avoir autant de valeurs de l'indice de Moran que de classes de direction et de distance.

L'indice I, calculé, à chacune des classes de distance, est significatif ($p < 0,05$) lorsqu'il porte une étoile * (** hautement significatif, *** très hautement significatif). Celui du corrélogramme unidimensionnel, calculé pour l'ensemble des classes de distance, est significatif lorsqu'il porte une croix X. De même, l'indice de Moran calculé pour la construction de la rose des vents est significatif lorsqu'il porte une croix X. Sur les roses des vents les rectangles clairs indiquent des autocorrélations négatives, les rectangles foncés des autocorrélations positives, les rectangles entiers des indices I significatifs ($p \leq 0,05$), les demi-rectangles des indices I non significatifs et les rectangles en pointillés des secteurs contenant moins de 20 paires de points.

Puis, l'utilisation d'un **indice synthétique, Z de Mantel**, permet une **approche multivariée** de l'autocorrélation des données. En effet, le test de Mantel permet une comparaison 'statistique' de deux matrices d'association symétriques. Il s'agit d'associer une matrice de **distances géographiques** (distance en m séparant deux stations) à une matrice de **distances de « biomasses relatives »** : des distances euclidiennes calculées à partir d'une analyse multivariée, par exemple une classification ascendante hiérarchique (CAH en mars, puis CAH en octobre). Ainsi, nous pouvons savoir si deux stations proches d'un point de vue géographique le sont aussi d'un point de vue des biomasses relatives en mollusques et s'il existe une relation entre certaines classes de distances et les biomasses relatives observées, et ce pour chacune des saisons. Pour cela, l'hypothèse nulle d'indépendance linéaire entre les distances de la matrice des distances géographiques x_{ij} et celles correspondantes dans la matrice des distances de biomasse y_{ij} est posée. La valeur de la statistique Z normalisée r_z est calculée et comparée aux valeurs théoriques de r_z sous H_0 .

$$Z_{xy} = \sum_{i \neq j} x_{ij} \cdot y_{ij} \quad \text{et} \quad r_{z,xy} = \frac{1}{n-1} \sum_i \sum_{i \neq j} \left[\frac{x_{ij} - \bar{x}}{s_x} \right] \left[\frac{y_{ij} - \bar{y}}{s_y} \right]$$

Le r_z mesure l'écart réduit entre les distances mesurées entre voisins et la distance moyenne. Il se comporte donc comme un indice de Moran, et peut également être utilisé pour la construction de corrélogrammes (corrélogramme de Mantel). Pour chaque classe de distance géographique entre les stations, nous avons autant de valeurs r_z , et autant de significativité de l'autocorrélation, telle que lorsque r_z est proche de 1, les stations soient similaires dans la classe de distance étudiée ; lorsque r_z est proche de -1, les stations soient dissimilaires dans la classe de distance étudiée ; et lorsque r_z est proche de 0, il n'existe pas d'autocorrélation.

4.3. Résultats

4.3.1. Diversité en mollusques sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon

4.3.1.1. Liste des espèces de macrofaune observées sur la réserve naturelle

Si un **scaphopode** a été observé (*Dentalium novemcostatum*) en fréquence accidentelle, les autres mollusques rencontrés sur l'anse de l'Aiguillon appartiennent aux classes des bivalves et des gastéropodes (Tableau 4-2).

En effet, la majorité des mollusques sont des **bivalves (13 espèces)** : parmi les 9 espèces hétérodontes, 8 se répartissent dans **7 familles appartenant à l'ordre des Veneroidea** et 1 espèce de la famille des *Corbulidae* appartient à l'ordre des *Myoidea*. Nous avons également observé des individus de *Nucula nitidosa*, des Nuculidés de l'ordre des *Nuculoida* et de l'infraclasse des *Protobranchia*. Les mollusques cultivés *Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis* sont quant à eux des ptérobranches (Tableau 4-2).

La classe des **gastéropodes** est représentée par **5 espèces** appartenant à trois infra-classes. Les 3 apogastéropodes prosobranches sont représentés par des caenogastéropodes appartenant aux ordres des Rissooidea et Buccinoidea. Nous avons également observé des individus de *Retusa obtusa*, des Retusidés de l'ordre des *Cephalaspidea* et de l'infraclasse des *Opisthobranchia*⁹, ainsi que de rares individus de *Turbonilla acuta*, des Pyramidellidés de l'ordre des *Pyramidelloidea* et de l'infraclasse des *Heterobranchia* (Tableau 4-2).

⁹ Quatre autres **Opisthobranches** (Milne-Edwards 1848) ont été observés exceptionnellement, mais n'ont pas été intégrés à l'analyse. Ce ne sont pas des proies communes des limicoles. Il s'agit du Cephalaspidé (Fischer 1883) de la famille des Philinidés (Gray, 1850) *Philine aperta* (Linnaeus, 1767) et des Nudibranchanches (Blainville, 1814) des familles des Facelinidés (Bergh, 1889) *Facelina bostoniensis* (Couthouy, 1838), des Flabellinidés (Dall and Simpson, 1901) *Coryphella pedata* (Montagu, 1815) ou *Flabellina pedata* (Montagu, 1815) et des Onchidorididés (Gray, 1854) *Onchidoris depressa* (Alder and Hancock, 1842).

Tableau 4-2 Taxonomie des espèces de mollusques observées sur la réserve naturelle, leurs synonymes, leur numéro de série taxonomique (selon les classifications de l'Integrated Taxonomic Information System ITIS et de la Check-List of European Marine Mollusca CLEMAM) et leur code utilisé dans ce chapitre

Classe	Infra-Classe	Ordre	Super-Famille	Famille	Genre	Espèce	Synonyme(s)	N° de série ITIS ou CLEMAM	Code			
Bivalvia (Linnaeus 1758)	Heterodonta (Neumayr 1884)	Veneroidea (Adams & Adams 1856)	<i>Cardioidea</i> (Lamarck 1809)	<i>Cardiidae</i> (Lamarck 1809)	<i>Cerastoderma</i> (Poli 1795)	<i>edule</i> (Linnaeus 1758)	<i>Cardium edule</i> (Linnaeus 1758)	80901	Cedu			
					<i>Cardium</i> (Linnaeus 1758)	<i>echinatum</i> (Linnaeus 1758)	<i>Acanthocardia echinata</i> (Linnaeus 1758)	80926	Aech			
					<i>Mactroidea</i> (Lamarck 1809)	<i>Mactridae</i> (Lamarck 1809)	<i>Spisula</i> (Gray 1837)	<i>subtruncata</i> (da Costa 1778)		80950	Ssub	
					<i>Veneroidea</i> (Rafinesque 1815)	<i>Veneridae</i> (Rafinesque 1815)	<i>Ruditapes</i> (Chiamenti 1900)	<i>philippinarum</i> (Adams & Reeve 1850)	<i>Venerupis philippinarum</i> (Adams & Reeve 1850)	81477	Tphi	
					<i>Galeommatoidae</i> (Gray 1840)	<i>Lasaoidae</i> (Gray 1847)	<i>Mysella</i> (Angas 1877)	<i>bidentata</i> (Montagu 1803)		<i>Tapes japonica</i> (Deshayes 1853)	80659	Mbid
					<i>Tellinoidea</i> (Blainville 1814)	<i>Scrobiculariidae</i> (Adams & Adams 1856)	<i>Scrobicularia</i> (Schumacher 1815)	<i>plana</i> (Costa 1778)		<i>Venerupis japonica</i> (Deshayes 1853)	81320	Spla
					<i>Tellinoidea</i> (Blainville 1814)	<i>Tellinidae</i> (Blainville 1814)	<i>Macoma</i> (Leach 1819)	<i>balthica</i> (Linnaeus 1758)		<i>Tapes semidecussata</i> (Reeve 1864)	567846	Mbal
					<i>Tellinoidea</i> (Blainville 1814)	<i>Semelidae</i> (Stoliczka 1870)	<i>Abra</i> (Lamarck 1818)	<i>tenuis</i> (Mueller 1776)		<i>Venerupis semidecussata</i> (Reeve 1865)	81314	Aten
								<i>nitida</i> (Montagu 1818)		81307	Anit	
					Myoidea (Goldfuss 1820)	<i>Myoidea</i> (Lamarck 1809)	<i>Corbulidae</i> (Lamarck 1818)	<i>Corbula</i> (Bruguere, 1797)	<i>gibba</i> (Olivi 1792)	<i>Varicorbula gibba</i> (Grant & Gale 1931)	81743	Cgib
		Ostreida (de Ferussac 1822)		<i>Ostreidae</i> (Rafinesque 1815)	<i>Crassostrea</i> (Sacco 1897)	<i>gigas</i> (Thunberg 1793)		79868	Cgig			
	Pteromorpha (Beurlen 1944)	Mytiloidea (de Ferussac 1822)		<i>Mytilidae</i> (Rafinesque 1815)	<i>Mytilus</i> (Linnaeus 1758)	<i>edulis</i> (Linnaeus 1758)		79454	Medu			
	Protobranchia (Pelseneer 1889)	Nuculoidea (Dall 1889)		<i>Nuculidae</i> (Gray 1824)	<i>Nucula</i> (Lamarck 1799)	<i>nitidosa</i> (Winckworth 1930)		79151	Nnit			
Gastropoda (Cuvier 1797)	Prosobranchia (Milne-Edwards 1848)	Apogastropoda (Salvini-Pawen & Haszprunar 1987)	<i>Rissooidea</i> (Gray 1847)	<i>Hydrobiidae</i> (Simpson 1865)	<i>Hydrobia</i> (Hartmann 1821)	<i>ulvae</i> (Pennant 1777)	<i>Hydrobia stagnorum</i> (Pennant 1777)	70498	Hulv			
						<i>reticulatus</i> (Linnaeus 1758)	<i>Hinia reticulata</i> (Linnaeus 1758)	74123	Nret			
		Caenogastropoda (Cox 1952)		<i>Buccinoidea</i> (Rafinesque 1815)	<i>Nassariidae</i> (Iredale 1916)	<i>Nassarius</i> (Dumeril 1806)	<i>pygmaeus</i> (Lamarck 1822)	<i>Hinia pygmaea</i> (Lamarck 1822)	74125	Npyg		
	Opisthobranchia (Milne-Edwards 1848)		<i>Cephalaspidea</i> (Fischer 1883)	<i>Retusidae</i> (Thiele 1926)	<i>Retusa</i> (Brown 1827)	<i>obtusa</i> (Montagu 1803)	<i>Retusa pertenuis</i> (Mighels 1843)	76279	Robt			
	Heterobranchia (Gray 1840)	Heterostropha (Fischer 1885)	<i>Pyramidelloidea</i> (Gray 1840)	<i>Pyramidellidae</i> (Gray 1840)	<i>Turbonilla</i> (Risso 1826)	<i>acuta</i> (Donovan 1804)		18426	Tacu			
Scaphopoda (Bronn 1862)		Dentaliida (da Costa 1776)		<i>Dentaliidae</i> (Children 1834)	<i>Dentalium</i> (Linnaeus 1758)	<i>novemcostatum</i> (Lamarck 1818)	<i>Antalis novemcostata</i> (Lamarck 1818)	27434	Dnov			

4.3.1.2. Fréquence des différentes espèces de mollusques

L'analyse des diagrammes rang-fréquence des différentes espèces de mollusques inventoriés permet de classer les espèces en **7 groupes** (Figure 4-2) :

- 1- les **espèces constantes** quelque soit la période étudiée (*Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*),
- 2- les espèces communes en mars mais constantes en octobre (*Abra tenuis*),
- 3- les **espèces communes** quelque soit la période étudiée (*Cerastoderma edule*),
- 4- les espèces rares en mars et communes en octobre (*Retusa obtusa* et *Abra nitida*) ou rares en mars et occasionnelles en octobre (*Nucula nitida* et *Spisula subtruncata*),
- 5- les **espèces rares** quelque soit la période étudiée (*Tapes philippinarum* et *Mytilus edulis*),
- 6- les espèces exceptionnelles en mars et rares en octobre (*Crassostrea gigas* et *Corbula gibba*) ou exceptionnelles en mars et occasionnelles en octobre (*Mysella bidentata*)
- et 7- les **espèces uniquement observées en octobre** (dont les rares *Nassarius reticulatus*, *Crepidula fornicata*, *Acanthocardia echinata* et *Turbonilla acuta*, et les exceptionnelles *Nassarius pygmaeus* et *Dentalium novemcostatum*).

En outre, nous pouvons constater que les diagrammes rang-fréquence ont une forme hyperbolique, plus accentuée en mars qu'en octobre.

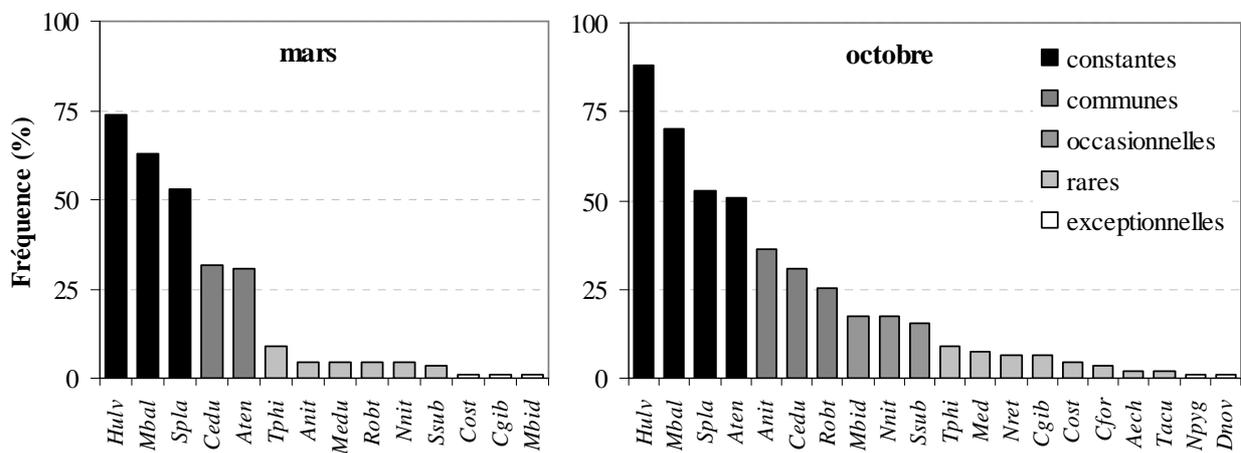


Figure 4-2 Diagrammes rang-fréquence des différentes espèces de mollusques inventoriés en mars et octobre 2002 (codes identiques au Tableau 4-2)

Les deux courbes de rang-fréquence ont une allure plutôt **convexe**, mais celle observée en mars est plus convexe que celle observée en octobre (Figure 4-3). En outre, elles forment quelques **paliers**, plus marqués en mars qu'en octobre.

Le logarithme du rang maximal est supérieur en octobre par rapport à mars (Figure 4-3), correspondant aux 20 et 14 espèces inventoriées respectivement en octobre et en mars (Figure 4-2). Enfin, en extrapolant la pente de la courbe logarithmique rang-fréquence (Figure 4-3), une estimation du nombre total réel d'espèces sur le site peut être donnée : soit 17 espèces en mars ($x = 6,7664 / 2,4158$ et $e^x = 16,5$) et 31 espèces en octobre ($x = 7,182 / 2,1055$ et $e^x = 30,3$).

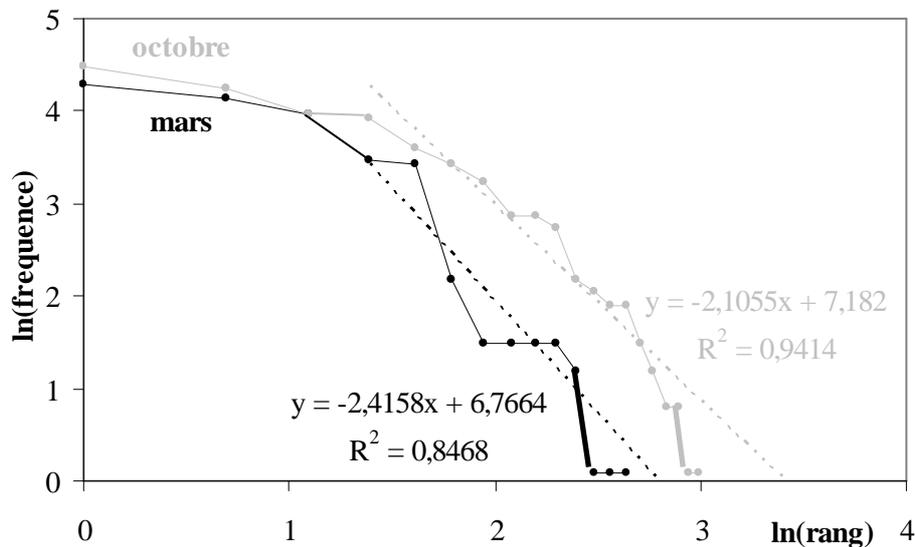


Figure 4-3 Diagrammes des logarithmes rang-fréquence des inventaires de mollusques en mars et octobre 2002

Le test de comparaison des distributions des ln (rangs-fréquences) entre mars et octobre montre que les distributions ne sont pas significativement différentes entre les deux périodes d'échantillonnage ($\chi^2_{\text{calc}} = 12,39$ et $\chi^2_{\text{crit, ddl} = 19, \alpha = 0,05} = 30,14$, donc H_0 est acceptée avec $p = 0,868$).

4.3.1.3. Structure spatiale de la richesse spécifique en mollusques

La richesse spécifique en octobre est supérieure (en moyenne 4,5 espèces par station) **par rapport à celle relevée en mars** (en moyenne 2,85 espèces par station) (Figure 4-4, S sur le Tableau 4-4 et le Tableau 4-5). En outre, **S est maximale sur la moyenne slikke**. En effet, en mars elle atteint 6 espèces dans les stations 44 et 56 ; en octobre, S varie de 3 à 11 espèces différentes par station.

Sur la **haute slikke, la richesse spécifique est moyenne et stable** entre les deux saisons. Avec une moyenne de 3,53 espèces par station en mars et 4 en octobre, S reste comprise entre 1 et 6 espèces par station aux deux périodes d'échantillonnage (Figure 4-4, S sur le Tableau 4-4 et le Tableau 4-5).

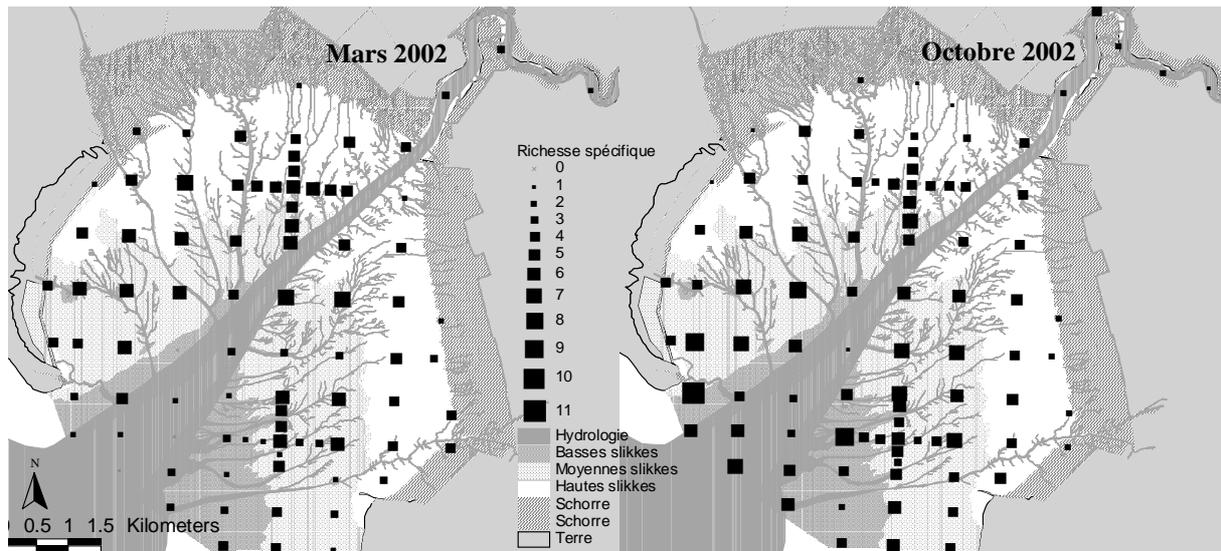


Figure 4-4 Cartographies de la richesse spécifique en mollusques en mars et octobre 2002

La basse slikke et le domaine subtidal s'enrichissent fortement en espèces de mollusques entre mars et octobre. En effet, S varie de 0 à 5 espèces en mars et de 2 à 9 espèces en octobre sur la basse slikke et de 0 à 2 espèces en mars et de 1 à 7 espèces en octobre sur le domaine subtidal. En revanche, les stations du schorre et de la Sèvre Niortaise restent pauvres en espèces aux deux périodes d'échantillonnage : respectivement [0-3] et [0-2] en mars, puis [1-2] et [1-4] en octobre (Figure 4-4, S sur le Tableau 4-4 et le Tableau 4-5).

4.3.1.4. Stratification hypsométrique de la diversité en mollusques

Les analyses de variance mettent en évidence des différences significatives de diversité selon les strates hypsométriques quelque soit la période d'échantillonnage (Tableau 4-3). En effet, $p < 0,05$ pour les indices de diversité H' et $1-D$ en mars et $1-D$ en octobre. Ainsi, la **diversité spécifique en mollusques est significativement plus élevée sur la basse slikke et le domaine subtidal en octobre 2002** ($I > 0,75$; $H' > 1,5$ et $1-D > 0,5$), puis sur la moyenne slikke aux deux périodes d'échantillonnage ($I > 0,45$; $H' > 0,8$ et $1-D > 0,3$) (Tableau 4-4 et Tableau 4-5). Elle est **significativement plus faible sur le schorre** en octobre 2002 (I et $1-D < 0,1$ et $H' < 0,2$) et en moindre mesure sur le schorre et le domaine subtidal en mars 2002 (I et $1-D \leq 0,2$ et $H' < 0,3$). ($> 1,5$ et $1-D > 0,5$).

Les écarts de diversité sont plus marqués avec l'indice de Shannon-Weaver (H' compris entre 0 et 3,17) qu'avec celui de Gleason (I compris entre 0 et 1,95) et celui de Simpson ($1-D$ compris entre 0 et 0,88).

De même, les analyses de variance mettent en évidence des différences significatives de régularité selon les strates hypsométriques quelque soit la période d'échantillonnage (Tableau 4-3). En effet, $p < 0,05$ pour les indices de régularité E et R en mars et en octobre. Ainsi, la **régularité des espèces de mollusques est significativement plus élevée sur le domaine subtidal et dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise** (R et $E > 0,8$) quelque soit la richesse spécifique (Tableau 4-4 et Tableau 4-5). En effet, en mars 2002, dans le chenal de Marans la richesse spécifique est faible ($S_{\text{moy}} = 0,8$) mais les espèces caractéristiques de cette strate subtidale y sont régulièrement représentées ($R = 1$ et $E = 1,04$). En octobre, la richesse spécifique a augmenté dans le chenal de Marans ($S_{\text{moy}} = 4$) mais leur présence reste régulière sur les cinq stations subtidales ($R = E = 0,87$). En revanche, sur **la haute et la moyenne slikke, la régularité est faible** en octobre (R et $E \leq 0,39$) et moyenne en mars (R et $E \leq 0,53$) (Tableau 4-4 et Tableau 4-5), traduisant la **dominance** de *Scrobicularia plana* et *Hydrobia ulvae* sur les autres espèces présentes sur la slikke.

Tableau 4-3 Résultats des ANOVA effectuées sur les données d'indices de richesse, de diversité et de régularité, dont les variances sont homogènes entre les strates hypsométriques (6 ANOVA pour mars et 4 ANOVA pour octobre)

Source	Facteur	MARS			OCTOBRE		
		Erreur	Total	Facteur	Erreur	Total	
<i>ddl</i>	4	86	90	3	81	84	
S	σ	94,67	155,17	249,85	80,04	198	278,05
	σ/ddl	23,67	1,80		26,68	2,44	
	F	13,12	p	<0,001	10,91	p	<0,001
H	σ	4,34	25,20	29,54			
	σ/ddl	1,09	0,29				
	F	3,70	p	0,008			
<i>ddl</i>	4	78	82	4	86	90	
I	σ	0,85	3,58	4,43			
	σ/ddl	0,21	0,05				
	F	4,63	p	<0,001			
1-D	σ	0,13	4,03	4,15	2,0113	3,9282	5,9394
	σ/ddl	0,03	0,05		0,5028	0,0457	
	F	0,61	p	0,655	11,01	p	<0,001
E	σ	2,29	3,75	6,04	3,5354	3,5862	7,1216
	σ/ddl	0,57	0,05		0,8838	0,0417	
	F	11,89	p	<0,001	21,2	p	<0,001
<i>ddl</i>	4	63	67	4	80	84	
R	σ	0,98	3,16	4,14	3,3459	3,9434	7,2893
	σ/ddl	0,25	0,05		0,8365	0,0493	
	F	4,90	p	<0,001	16,97	p	<0,001

Tableau 4-4 Richesse spécifique et indices de diversité dans chaque strate hypsométrique et sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon en mars 2002 ([min-max] sur la première ligne et moyenne sur la seconde)

Indices	SH	HS	MS	BS	s	SB	Moyenne	Total
S	[0-3] 1,17	[1-6] 3,53	[0-6] 3,59	[0-5] 2,06	[0-2] 1,00	[0-2] 0,80	[0-6] 2,85	14
I	[0-0,26] 0,12	[0-0,61] 0,35	[0-1,18] 0,45	[0-0,59] 0,26	[0-0,26] 0,16	[0-0,43] 0,14	[0-1,18] 0,34	1,15
H'	[0-0,94] 0,29	[0-1,47] 0,85	[0-2,25] 0,86	[0-1,67] 0,58	[0-0,98] 0,39	[0-1,00] 0,20	[0-2,25] 0,71	2,25
1-D	[0-1,46] 0,20	[0-0,60] 0,34	[0-0,80] 0,32	[0-0,65] 0,27	[0-0,49] 0,33	[0-0,56] 0,19	[0-0,80] 0,31	0,57
R	[0,51-0,94] 0,72	[0,14-0,83] 0,50	[0,11-0,97] 0,49	[0,23-1,00] 0,69	[0,97-0,98] 0,97	[1-1] 1,00	[0,11-1,00] 0,55	0,59
E	[0,50-1,00] 0,86	[0,29-1,00] 0,51	[0,23-1,02] 0,53	[0,43-1,13] 0,81	[0,98-1,00] 0,99	[1,00-1,13] 1,04	[0,23-1,13] 0,62	0,16

Tableau 4-5 Abondance, richesse spécifique et indices de diversité dans chaque strate hypsométrique et sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon en octobre 2002

Indices	SH	HS	MS	BS	s	SB	Moyenne	Total
S	[1-2] 1,5	[1-6] 4,0	[3-11] 5,8	[2-9] 5	[1-4] 2,2	[1-7] 4	[1-11] 4,5	20
I	[0-0,18] 0,08	[0-0,55] 0,35	[0,23-1,95] 0,68	[0,33-1,76] 0,84	[0-0,68] 0,31	[0-1,63] 0,75	[0-1,95] 0,54	1,52
H'	[0-0,60] 0,16	[0-1,25] 0,66	[0,22-3,17] 0,96	[0,30-2,60] 1,66	[0-1,78] 0,90	[0-2,75] 1,53	[0-3,17] 0,96	3,17
1-D	[0-0,25] 0,06	[0-0,52] 0,25	[0,06-0,88] 0,32	[0,08-0,79] 0,60	[0-0,69] 0,41	[0-0,87] 0,54	[0-0,88] 0,34	0,23
R	[0,05-0,60] 0,31	[0,08-0,70] 0,34	[0,08-0,93] 0,39	[0,15-1,00] 0,75	[0,81-0,97] 0,90	[0,67-0,98] 0,87	[0,05-1,00] 0,48	0,73
E	[0,51-1,00] 0,79	[0,21-1,00] 0,39	[0,12-0,91] 0,33	[0,27-1,19] 0,64	[0,80-1,00] 0,91	[0,57-1,06] 0,87	[0,12-1,19] 0,50	0,06

4.3.2. Structure spatiale des stocks de mollusques

4.3.2.1. Stratification hypsométrique des stocks de mollusques

La structure spatiale des stocks de mollusques montre également une stratification hypsométrique, telle que **plus de la moitié du stock**, en terme d'abondance, et les $\frac{3}{4}$ en terme de biomasse, soient présents **sur la haute slikke** (HS en noir sur la Figure 4-5). En effet, en mars 2002, 64,2 % du stock d'individus disponibles, soit 58,3 % du stock d'individus ingestibles et profitables, était présent sur la haute slikke. De même, en octobre 2002, 55,6 % du stock d'individus disponibles, soit 54,7 % du stock ingestibles et profitables, était présent sur la haute slikke.

En termes de biomasse, la fraction disponible sur la haute slikke atteignait 78 à 84 % de la biomasse en mollusques estimée sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon en mars 2002 et 69 à 74 % en octobre 2002. De même, 70 à 77 % de la biomasse ingestible et profitable était présente sur la haute slikke en mars 2002 et 60 à 66 % en octobre 2002.

La **moyenne slikke contenait près du quart du stock de mollusques** en terme d'abondance (25,6 % et 38,5 % du stock d'individus disponibles, soit 29,2 % et 39,7 % du stock d'individus ingestibles et profitables, respectivement en mars et en octobre 2002) (MS en gris foncé sur la Figure 4-5). En terme de biomasse, la fraction présente sur la moyenne slikke atteignait 10 à 16 % et 11 à 17 % de la biomasse disponible, soit 17 à 22 % et 29 à 34 % de la biomasse ingestible et profitable sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon, respectivement en mars et en octobre 2002. **La moyenne slikke contenait donc des mollusques moins gros que sur la haute slikke, mais de taille plus souvent ingestible.**

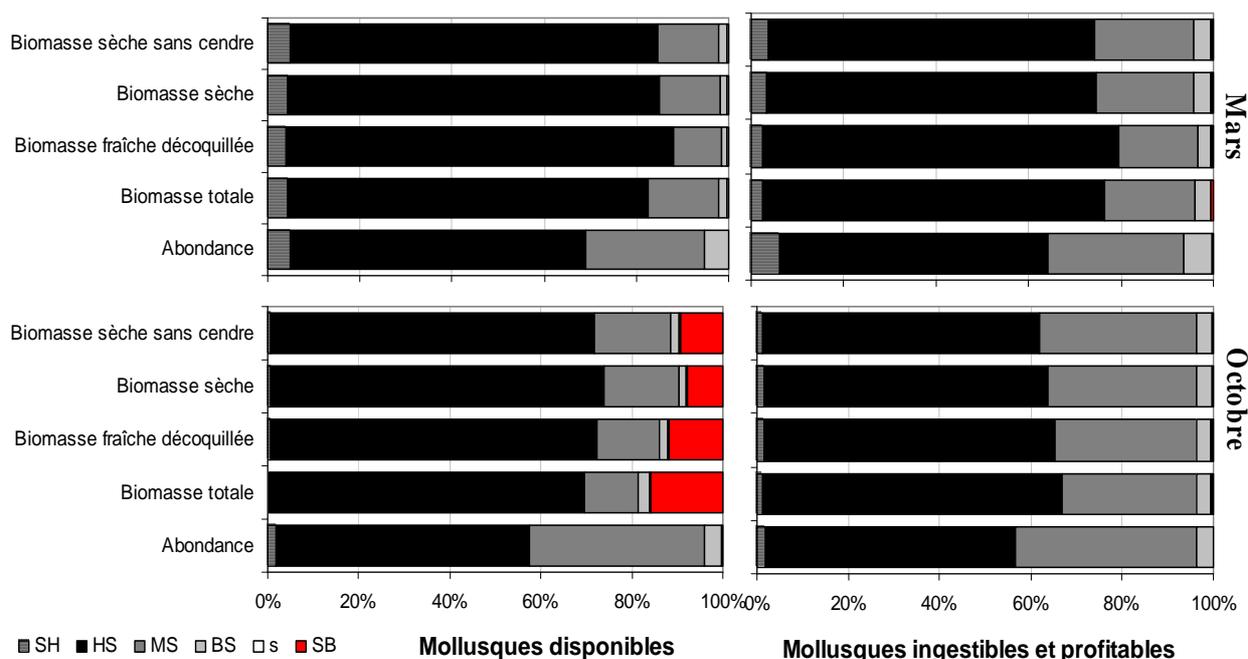


Figure 4-5 Proportion des abondances et des biomasses (fraîche totale, fraîche décoquillée, sèche et sèche sans cendre) en mollusques (totaux disponibles ou ingestibles et profitables) dans les différentes strates hypsométriques (SH = Schorre, HS = Haute Slikke, MS = Moyenne Slikke, BS = Basse Slikke, s = Sèvre Niortaise, SB = domaine Subtidal)

La **basse slikke contenait environ 2% de la biomasse disponible en mollusques et 3 % de celle ingestible et profitable** (soit 5,1 % et 3,8 % du stock d'individus disponibles, ou 6,3 % et 3,6 % du stock d'individus ingestibles et profitables, respectivement en mars et en octobre 2002) (BS en gris clair sur la Figure 4-5)

Dans l'estuaire de la **Sèvre Niortaise** (s en blanc sur la Figure 4-5) et le **chenal de Marans** (SB en rouge sur la Figure 4-5) **moins de 1 % du stock de mollusques** sont présents en abondance comme en biomasse aux deux périodes d'échantillonnage, excepté en octobre 2002. En effet, si moins de 1 % des individus se trouvaient dans le chenal de Marans en octobre 2002, leur biomasse atteignait 16 % de la biomasse fraîche totale et près de 10 % de la biomasse sèche sans cendre. Il s'agissait de gros individus de *Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas* et *Crepidula fornicata*, dont la biomasse non ingestible et non émergée a été observée de manière exceptionnelle dans la station subtidale n° 20.

Enfin, la proportion de mollusques disponibles présents sur **le schorre est inférieure à 5 % des effectifs et des biomasses disponibles en mars** et à 2 % des effectifs et 0,5 % des biomasses en octobre (SH en hachuré sur la Figure 4-5). Ainsi, environ 3 % en mars 2002 et 1,4 % en octobre 2002 des biomasses ingestibles et profitables en mollusques sont localisées sur le schorre de l'anse de l'Aiguillon.

4.3.2.2. Structure des stocks de mollusques par strate et par groupe trophique

La **haute slikke** étant la strate hypsométrique contenant la plus grande proportion du stock de mollusques, elle contient près de 24 milliards d'individus, soit environ 293 tonnes de masse sèche sans cendre en mars 2002 et près de 69 milliards d'individus, soit environ 260 tonnes de masse sèche sans cendre en octobre 2002. Le peuplement malacologique de la haute slikke est donc composé de plus gros individus en mars qu'en octobre. En effet, **l'abondance en hydrobies a plus que quadruplé entre mars et octobre 2002**, entraînant une forte augmentation des effectifs de déposivores (de 13 à 60 milliards d'individus de 'dsf' en noir sur la Figure 4-6), et une élévation de leur biomasse disponible (de 8,5 à 35,6 tonnes de masse sèche sans cendres). En revanche, les effectifs de suspensivores-déposivores ont légèrement diminué entre mars et octobre 2002 (de 11,2 à 8,5 milliards d'individus de 'sds' en gris foncé sur la Figure 4-6), de même que leur biomasse (de près de 284 à près de 225 tonnes de masse sèche sans cendres). Ainsi, la **haute slikke** est donc caractérisée par la **dominance des déposivores**, représentés par *Hydrobia ulvae*, en termes d'**effectifs**, mais bien plus encore par la **dominance des déposivores-suspensivores**, représentés par *Scrobicularia plana*, en termes de **biomasses disponibles**. Les effectifs et les biomasses en carnivores et suspensivores y sont anecdotiques (moins de 12 millions de carnivores, soit 9 kg de matière sèche sans cendres, et moins de 76 millions de suspensivores, soit 563 kg de matière sèche sans cendres).

Le peuplement malacologique de la **moyenne slikke** (de 9 à 48 milliards d'individus, soit 49 à 61 tonnes de masse sèche sans cendres entre mars et octobre 2002) est caractérisé par des **régimes alimentaires plus variés**. En effet, les quatre principaux régimes trophiques y sont représentés. **Les déposivores y dominant en termes d'abondance** (7 à 44 milliards d'individus entre mars et octobre

2002). Mais en terme de biomasse sèche sans cendres disponible, les **mollusques suspensivores dominant en mars** (près de 35 tonnes, 'sus' en blanc sur la Figure 4-6) et les **mollusques déposivores ou mixtes constituent la majorité de la biomasse disponible en octobre** (respectivement 28 et 20 tonnes).

Le peuplement malacologique de la **basse slikke** est plus réduit (de 1,9 à 4,7 milliards d'individus, soit 6,2 à 6,8 tonnes de masse sèche sans cendres entre mars et octobre 2002). Il est dominé par 1,5 à 4 milliards de mollusques **déposivores**, soit 1 à 2,3 tonnes de masse sèche sans cendres entre mars et octobre 2002. Les effectifs et biomasses en mollusques **suspensivores y sont stables** entre mars et octobre 2002 (environ 250 millions d'individus pour 3 tonnes de masse sèche sans cendres). La basse slikke héberge également un stock moyen en mollusques déposivores-suspensivores (176 à 289 millions d'individus pour 2,1 à 1,3 tonnes de masse sèche sans cendres entre mars et octobre 2002) et faible en carnivores en octobre 2002 (40 millions d'individus pour 86 kg de masse sèche sans cendres, 'car' en gris clair sur la Figure 4-6).

Les peuplements de mollusques disponibles dans l'estuaire de la **Sèvre Niortaise** et le **chenal de Marans** constituent un stock commun de 47 millions d'individus en mars et 378 millions en octobre, soit 1,1 tonnes en mars jusqu'à 35,5 tonnes en octobre. Cette biomasse disponible élevée en octobre est dominée par les 34 tonnes de mollusques **suspensivores** récoltés dans la station 20, probablement à proximité d'un crassat de mollusques anciennement cultivés ('sus' en blanc sur la Figure 4-6).

Enfin, le stock de mollusques disponibles présents sur le **schorre** atteint 1,8 à 2,2 milliards d'individus (soit 18,3 à 1,9 tonnes de masse sèche sans cendres entre mars et octobre 2002) (Figure 4-6). Il est dominé par les **déposivores en termes d'effectifs** (1,5 à 2,1 milliards d'individus) et par les **suspensivores-déposivores en termes de biomasse** (17,45 tonnes en mars mais seulement 1,72 tonne en octobre). En outre, **aucun mollusque suspensivore ou carnivore** n'est présent sur cette strate trop rarement immergée.

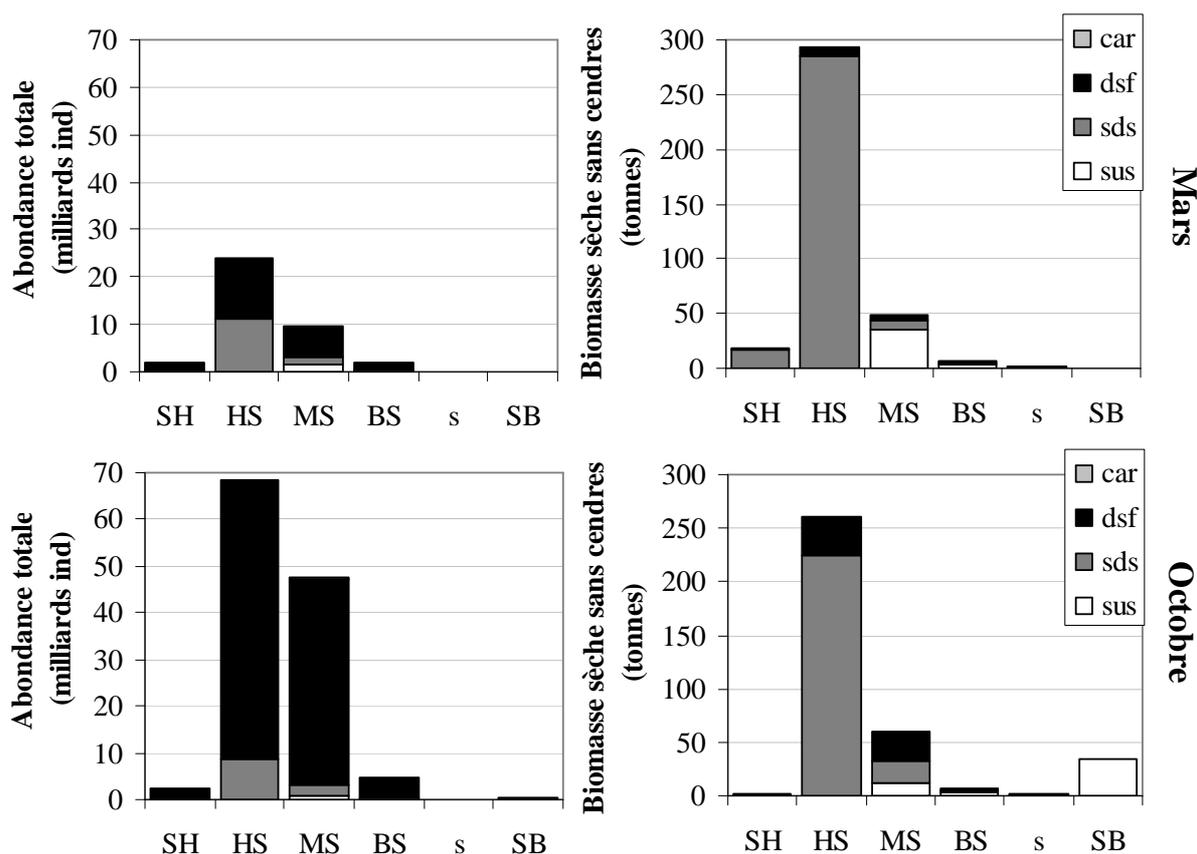


Figure 4-6 Abondances cumulées des mollusques par groupes trophiques (car= carnivores, dsf= déposivores, sds= déposivores-suspensivores, et sus= suspensivores) selon la strate hypsométrique (abréviations identiques aux figures précédentes)

4.3.2.3. Bilan des stocks de mollusques sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon

Estimé en abondance, le stock de mollusques atteint en mars 37 milliards d'individus sur toute la surface de l'anse de l'Aiguillon, soit 862 ± 1020 individus.m⁻², et en octobre 123 milliards d'individus, soit $2\,883 \pm 3\,138$ individus.m⁻² (Tableau 4-6). Les mollusques sont en effet plus de **trois fois plus abondants en octobre** qu'en mars 2002, notamment par le recrutement de nombreuses hydrobies, principalement sur la haute et la moyenne slikke (Figure 4-7). Quelque soit la période d'échantillonnage, les mollusques sont **plus abondants sur la haute slikke** (environ 64 % du stock en mars et 56 % en octobre), puis environ deux fois moins sur la **moyenne slikke** (environ 26 % du stock en mars et 39 % en octobre). La basse slikke et le schorre contiennent chacun moins de 5 % du stock en terme d'abondance et la Sèvre Niortaise et le chenal de Marans moins de 5 %. En outre, les mollusques présents dans ces deux dernières strates ne sont pas ou peu accessibles aux limicoles, car ils sont immergés plus de 90 % du temps (Tableau 4-6). Seulement 67 % et 88 % du stock d'individus disponibles sont de taille ingestible et profitable aux limicoles, soit 25 milliards d'individus en mars et 109 milliards en octobre.

Tableau 4-6 Stocks de mollusques (abondances en milliards d'individus et biomasses en tonnes) par strate hypsométrique (Tableau 4-1) et sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon (total)

		Strates bathymétriques	SH	HS	MS	BS	s	SB	Total
Stock en mars 2002	Mollusques disponibles sur l'anse en tonnes	Abondance (milliards ind)	1,85	23,93	9,56	1,90	0,03	0,01	37,28
		Biomasse totale	485,80	9078,71	1782,97	198,70	28,76	4,14	11579,08
		Biomasse fraîche	133,48	2776,74	345,47	41,21	7,05	0,87	3304,82
		Biomasse sèche	24,74	463,17	75,42	9,44	1,32	0,18	574,28
		Biomasse sèche sans cendre	18,30	293,04	48,79	6,19	1,02	0,12	367,46
	Mollusques ingestibles et profitables en tonnes	Abondance (milliards ind)	1,50	14,64	7,32	1,58	0,02	0,06	25,11
		Biomasse totale	26,21	761,76	202,07	33,11	0,69	6,77	1030,62
		Biomasse fraîche	8,19	247,07	55,38	9,10	0,21	1,45	321,39
		Biomasse sèche	2,45	52,61	15,60	2,75	0,05	0,33	73,80
		Biomasse sèche sans cendre	1,79	34,04	10,23	1,81	0,04	0,21	48,12
Stock en octobre 2002	Mollusques disponibles sur l'anse en tonnes	Abondance (milliards ind)	2,21	68,55	47,52	4,65	0,04	0,34	123,31
		Biomasse totale	46,17	7856,74	1317,98	268,74	47,47	1799,55	11336,65
		Biomasse fraîche	12,99	1574,39	296,28	41,45	8,35	256,67	2190,13
		Biomasse sèche	2,94	385,17	85,93	8,65	1,44	40,56	524,69
		Biomasse sèche sans cendre	1,97	260,77	60,75	6,80	1,16	34,31	365,75
	Mollusques ingestibles et profitables en tonnes	Abondance (milliards ind)	2,10	59,40	43,07	3,93	0,02	0,04	108,56
		Biomasse totale	20,26	1069,30	481,25	51,17	3,84	6,29	1632,11
		Biomasse fraîche	5,94	268,52	131,21	13,28	0,84	1,16	420,96
		Biomasse sèche	2,20	95,81	50,26	4,93	0,26	0,30	153,76
		Biomasse sèche sans cendre	1,47	64,21	36,08	3,67	0,19	0,21	105,82

Estimé en **biomasse totale** fraîche avec coquilles, le stock de mollusques atteint 11 579 tonnes en mars et 11 337 tonnes en octobre sur toute la surface de l'anse de l'Aiguillon (Tableau 4-6). La biomasse fraîche décoquillée représente 28,5 % de la biomasse totale en mars et 19,3 en octobre. La biomasse sèche décoquillée représente, quant à elle, 5 % de la biomasse totale en mars et 4,6 % en octobre. La **biomasse sèche sans cendres** atteint 367,46 tonnes en mars et 365,75 tonnes en octobre soit environ 3,2 % de la biomasse totale (Tableau 4-6). Elle est maximale sur la **haute slikke**, avec 293 tonnes en mars et 261 tonnes en octobre, soit entre **70 et 80 % de la biomasse sèche sans cendres disponible sur l'anse de l'Aiguillon**. Toutefois, seuls 11,6 % et 24,6 % de cette biomasse sèche sans cendres sont représentés par des mollusques de taille ingestible et profitable aux limicoles respectivement en mars et en octobre 2002. La haute slikke est émergée pendant 66 % du temps en moyenne, mais elle est découverte à chaque marée donc reste toujours accessible au moment de la basse mer aux limicoles. De même, la moyenne slikke, émergée pendant 36 % du temps, contient près de 49 tonnes de mollusques en mars et 61 tonnes en octobre, dont seulement 21 % sont ingestibles et profitables en mars mais jusqu'à 59 % en octobre.

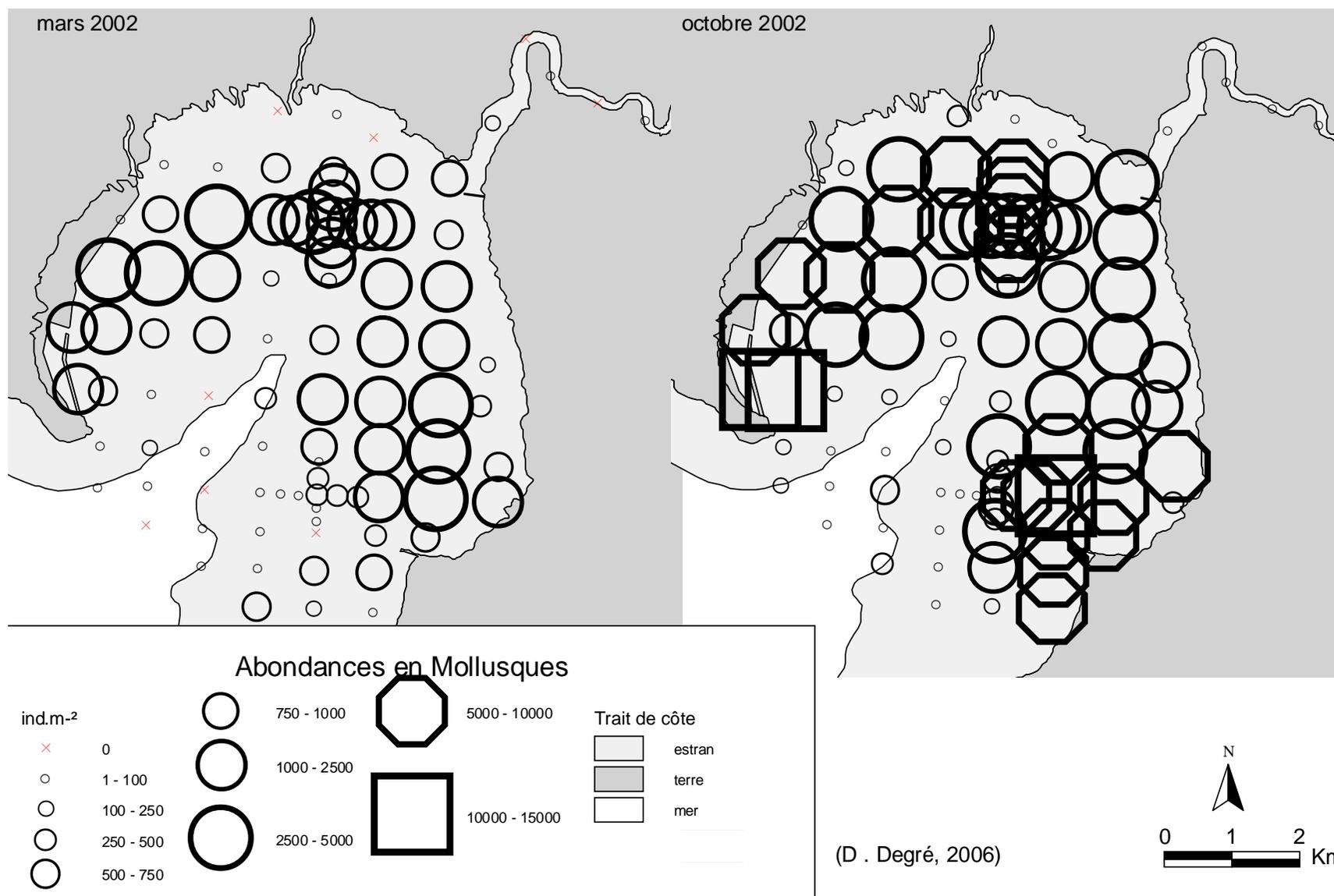


Figure 4-7 Cartographies saisonnières des abondances totales en mollusques sur l'anse de l'Aiguillon en ind.m²

4.3.2.4. Cartographie des biomasses disponibles ou ingestibles et profitables

Au sein du stock de mollusques disponibles sur l'anse de l'Aiguillon, 82,7 % de la biomasse sèche sans cendres sont représentés par des **scrobiculaires** en mars et 63,2 % en octobre (Figure 4-8). Alors que l'**hydrobie** représente 4 % de la biomasse disponible en mars et 17,4 % en octobre, la **coque** représente 10,1 % de la biomasse disponible en mars et 3 % en octobre. La biomasse sèche sans cendres en **tellines baltiques** représente 2,5 % de la biomasse disponible en mars et 4,7 % en octobre.

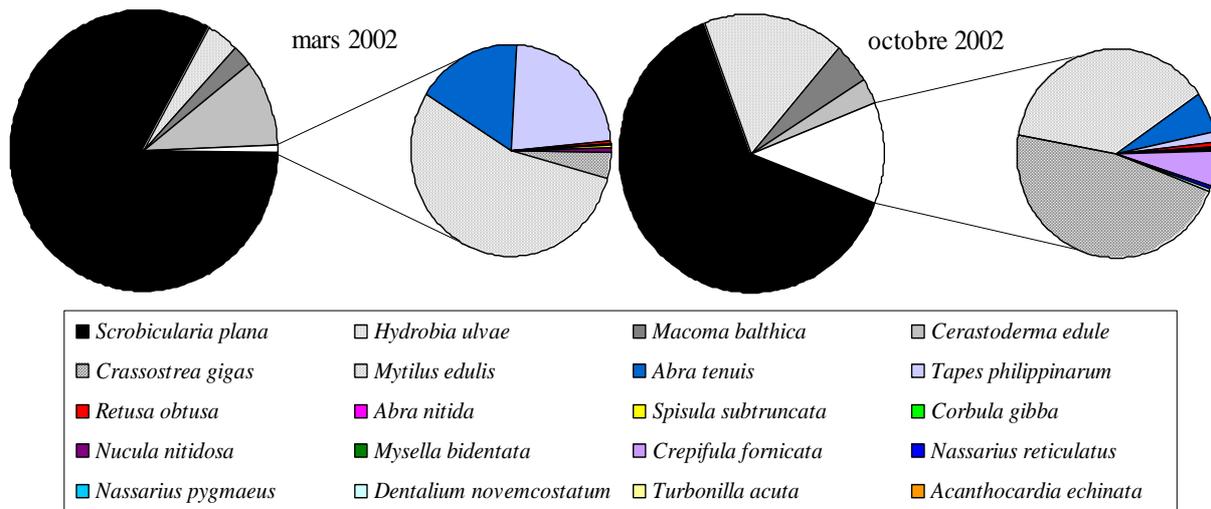


Figure 4-8 Proportion des différentes espèces de mollusques dans la biomasse sèche sans cendre disponible

En octobre, la présence d'huîtres et de moules, dans quelques échantillons de la basse slikke et du domaine subtidal, se traduit par une augmentation de la biomasse disponible dans ces strates hypsométriques (Tableau 4-6). Ces deux espèces de mollusques représentent respectivement 5,5 et 4,5 % de la biomasse sèche sans cendres en mollusques disponibles sur l'anse de l'Aiguillon en octobre (Figure 4-8).

Etant donné la faible représentativité des biomasses sèches sans cendres des autres espèces de mollusques (Figure 4-8), seuls les stocks disponibles, ingestibles et profitables des quatre espèces dominantes sont présentés sous forme cartographique. La même légende est utilisée pour les huit cartes (Figure 4-9).

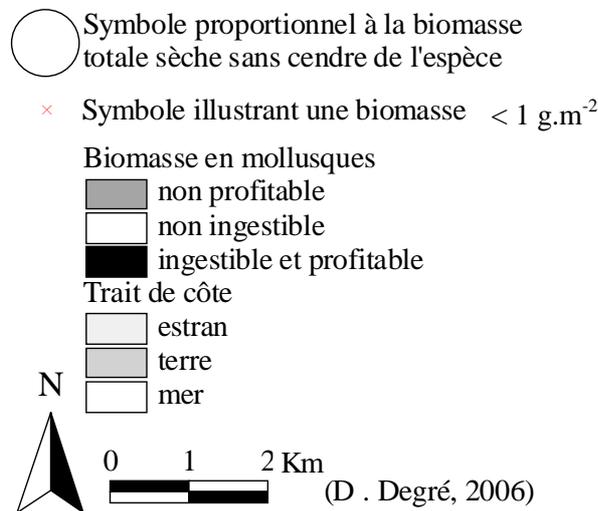


Figure 4-9 Légende des cartographies des biomasses disponibles, ingestibles et profitables des principales espèces de mollusques (de la Figure 4-10 à la Figure 4-13)

Les cartographies de la biomasse sèche sans cendres en coques *Cerastoderma edule* mettent en évidence la localisation particulière de cette espèce de bivalve, uniquement sur la **moyenne slikke**, **la basse slikke et le chenal de Marans**, dans une zone sous l'influence des apports en sables par la pointe de l'Aiguillon (Figure 4-10). Alors qu'en octobre toutes les coques sont de taille supérieure à la taille ingestible par les plus petits limicoles, en mars, la biomasse sèche sans cendres ingestible et profitable atteint jusqu'à 1 g.m^{-2} localement, soit une biomasse moyenne de $0,05 \text{ g.m}^{-2}$ sur toute l'anse. Etant donné que peu d'individus de taille inférieure à la taille profitable ont été observés, la quasi-totalité de la biomasse disponible en coques est donc ingestible et profitable pour les limicoles à long bec, soit jusqu'à 31 g.m^{-2} localement en mars et jusqu'à 7 g.m^{-2} en octobre, c'est à dire un **stock d'environ 37 tonnes en mars et 11 tonnes en octobre**. Le stock ingestible et profitable aux limicoles à bec court atteint seulement 2,9 tonnes en mars et 0,3 tonne en octobre.

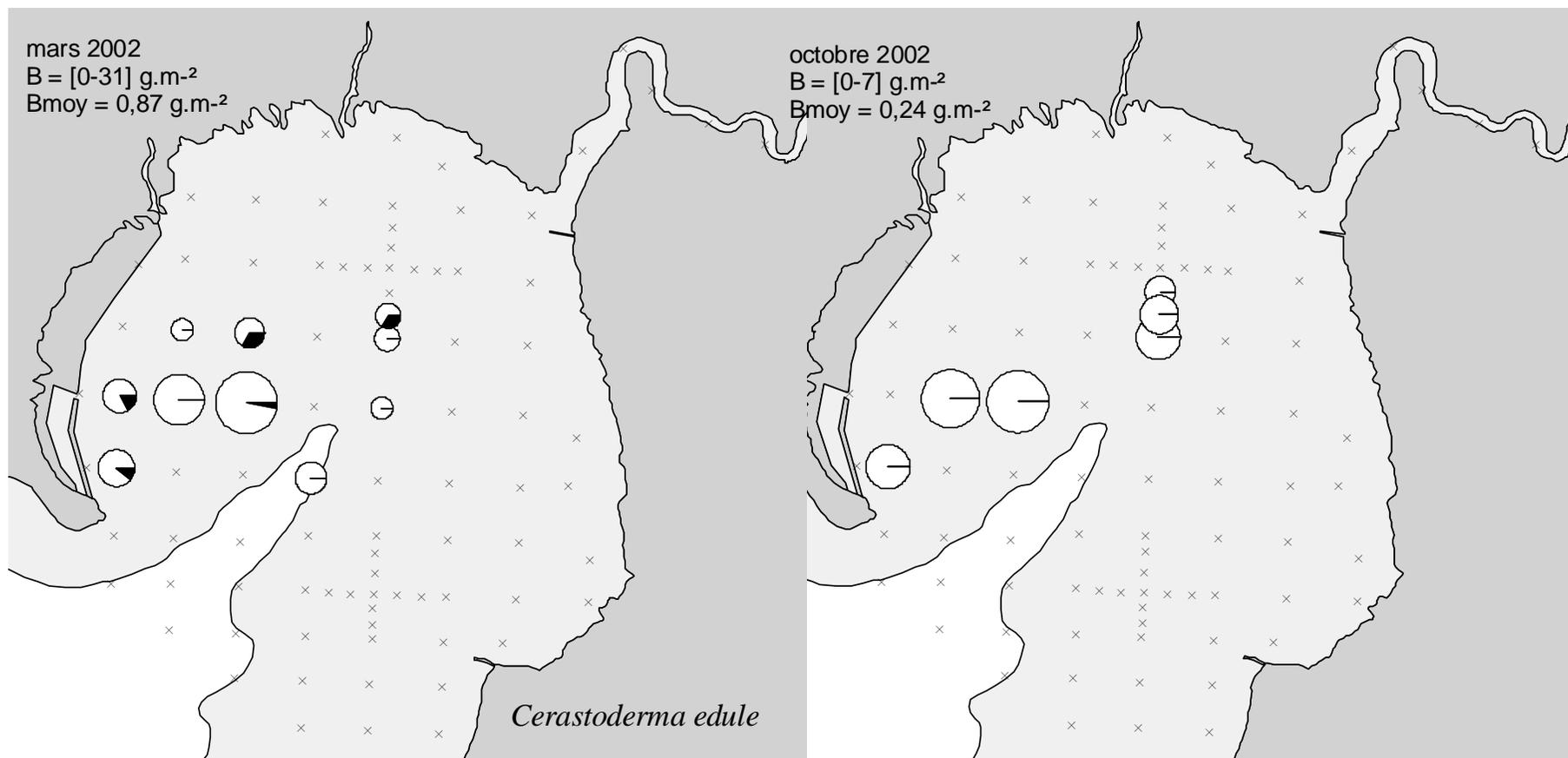


Figure 4-10 Cartographies saisonnières des biomasses disponibles, ingestibles et profitables en *Cerastoderma edule* (légende sur la Figure 4-9)

Les cartographies de la biomasse sèche sans cendres en hydrobies *Hydrobia ulvae* montrent en revanche une **répartition plus large** de ce petit gastéropode (Figure 4-11). En effet, alors qu'en mars, les hydrobies sont essentiellement localisées sur la haute slikke vendéenne et sur la haute à moyenne slikke charentaise, en octobre, elles sont dispersées **en arc de cercle sur toute la haute et la moyenne slikke** et sur la zone Nord de la basse slikke. Elles sont toujours de taille inférieure à la taille maximale ingestible par les plus petits limicoles et sont considérées comme profitables par tous les limicoles malgré leur petite taille en raison de leur facilité de détection. En outre, les individus les plus petits sont exclus de l'échantillonnage par l'utilisation de tamis de 1 mm de vide de maille. Ainsi, en mars, la biomasse sèche sans cendres ingestible et profitable atteint jusqu'à 2 g.m^{-2} localement, soit une biomasse moyenne de $0,3 \pm 0,5 \text{ g.m}^{-2}$ sur toute l'anse. De même, en octobre, la biomasse sèche sans cendres ingestible et profitable atteint jusqu'à 8 g.m^{-2} localement, soit une biomasse moyenne de $1,57 \pm 1,82 \text{ g.m}^{-2}$ sur toute l'anse. **Le stock d'hydrobies ingestibles et profitables par tous les limicoles atteint donc 14,5 tonnes en mars et 63,5 tonnes en octobre.**

Le bivalve *Macoma balthica* est également essentiellement localisé sur la haute slikke en mars et sur toute la **haute et la moyenne slikke** en octobre (Figure 4-12). La biomasse sèche sans cendres disponible en *Macoma balthica* atteint localement 2 g.m^{-2} , soit une biomasse moyenne de $0,15 \pm 0,42 \text{ g.m}^{-2}$ en mars et $0,41 \pm 0,55 \text{ g.m}^{-2}$ en octobre sur toute l'anse. La quasi-totalité de cette biomasse est ingestible et profitable pour tous les limicoles ($0,13 \pm 0,37 \text{ g.m}^{-2}$ en mars et $0,35 \pm 0,52 \text{ g.m}^{-2}$ en octobre). Seule la station 3, au nord de la pointe de l'Aiguillon, contient des individus de taille supérieure à celle ingestible par les plus petits limicoles, mais ces individus restent consommables pour les limicoles à long bec. Ainsi, **le stock de tellines baltiques disponible à tous les limicoles atteint 9 tonnes en mars et 17 tonnes en octobre**, tandis que celui ingestible et profitable aux limicoles à bec court atteint 7,7 tonnes en mars et 14,6 tonnes en octobre.

La **scrobiculaire** est le bivalve le plus abondant et souvent le plus grand observé sur l'anse de l'Aiguillon. Par conséquent son stock disponible est élevé. Il atteint **304 tonnes en mars et 231 tonnes en octobre**. Toutefois, en raison de cette taille élevée, de **nombreux individus ne sont pas ingestibles** pour les limicoles à bec court, réduisant ainsi le stock à 22,9 tonnes en mars et 22,2 tonnes en octobre. La répartition spatiale de *Scrobicularia plana* varie peu entre les deux saisons (Figure 4-13). Elle est localisée sur **toute la haute slikke**, avec localement jusqu'à 37 g de masse sèche sans cendres par m^2 en mars et jusqu'à 63 g en octobre. La biomasse sèche sans cendres moyenne disponible est de $5,35 \pm 9,39 \text{ g.m}^{-2}$ en mars et $6,90 \pm 13,05 \text{ g.m}^{-2}$ en octobre, celle ingestible et profitable atteint localement jusqu'à 6 g.m^{-2} et en moyenne $0,5 \pm 1,1 \text{ g.m}^{-2}$ aux deux saisons.

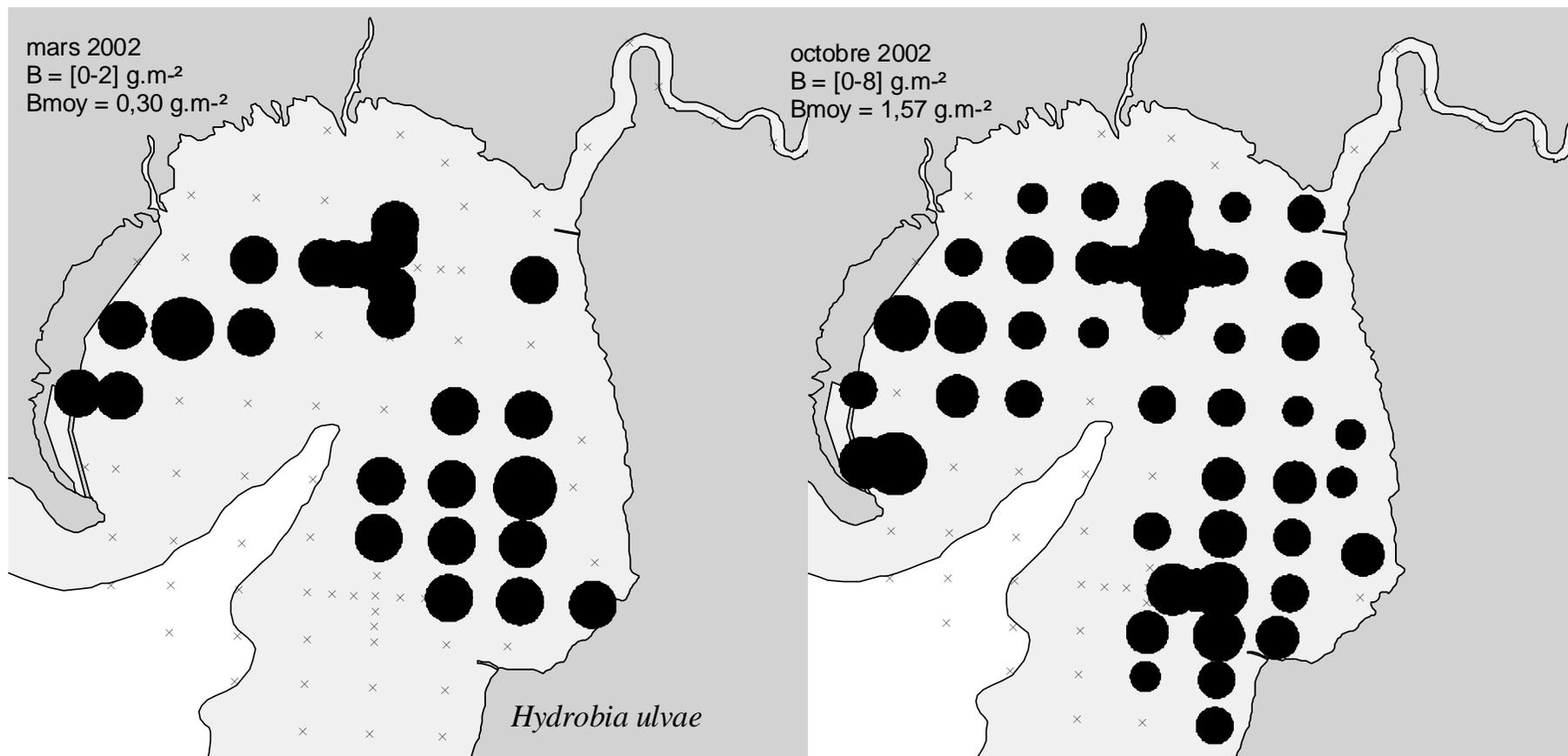


Figure 4-11 Cartographies saisonnières des biomasses disponibles, ingestibles et profitables en *Hydrobia ulvae* (légende sur la Figure 4-9)

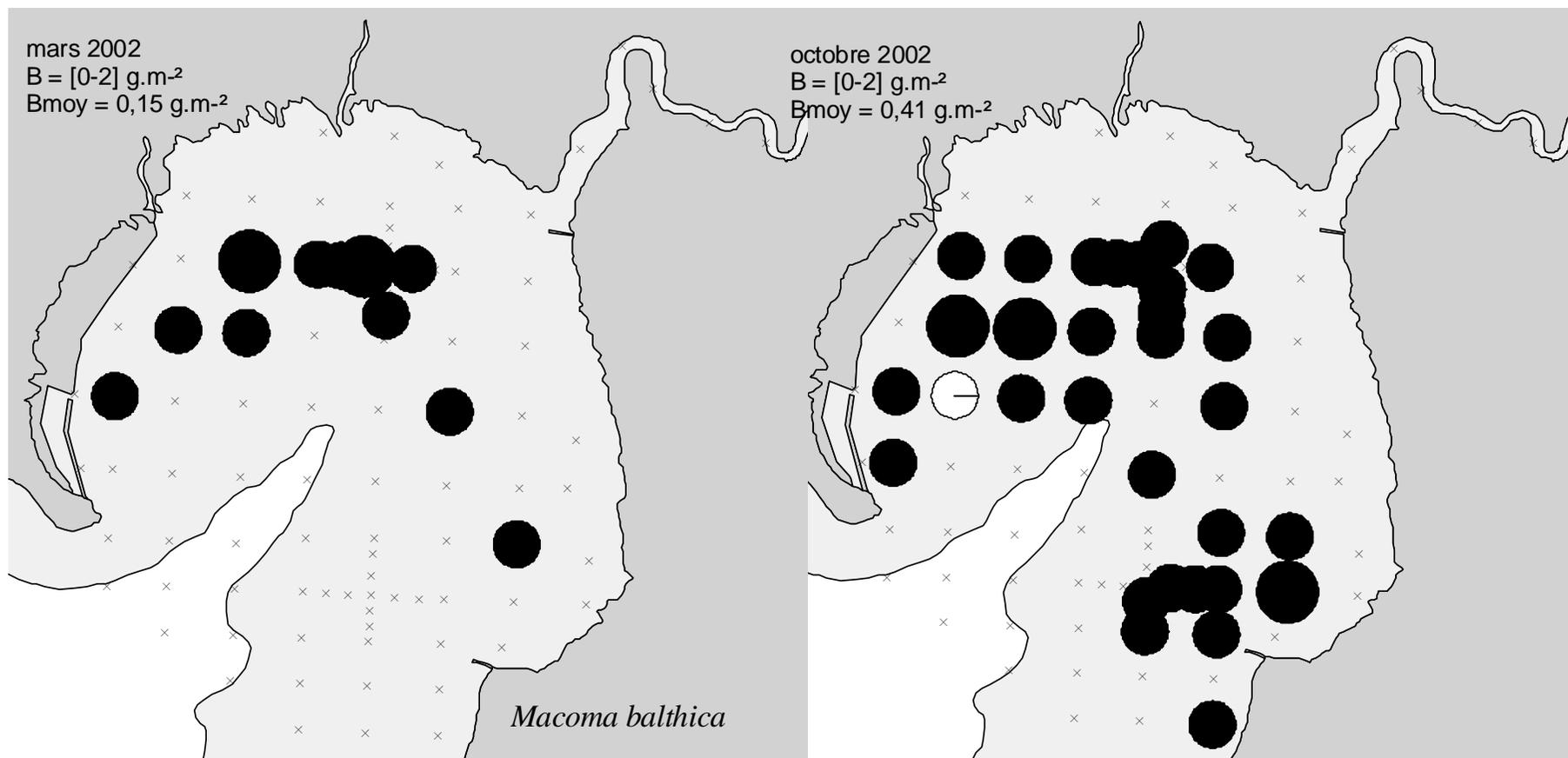


Figure 4-12 Cartographies saisonnières des biomasses disponibles, ingestibles et profitables en *Macoma balthica* (légende sur la Figure 4-9)

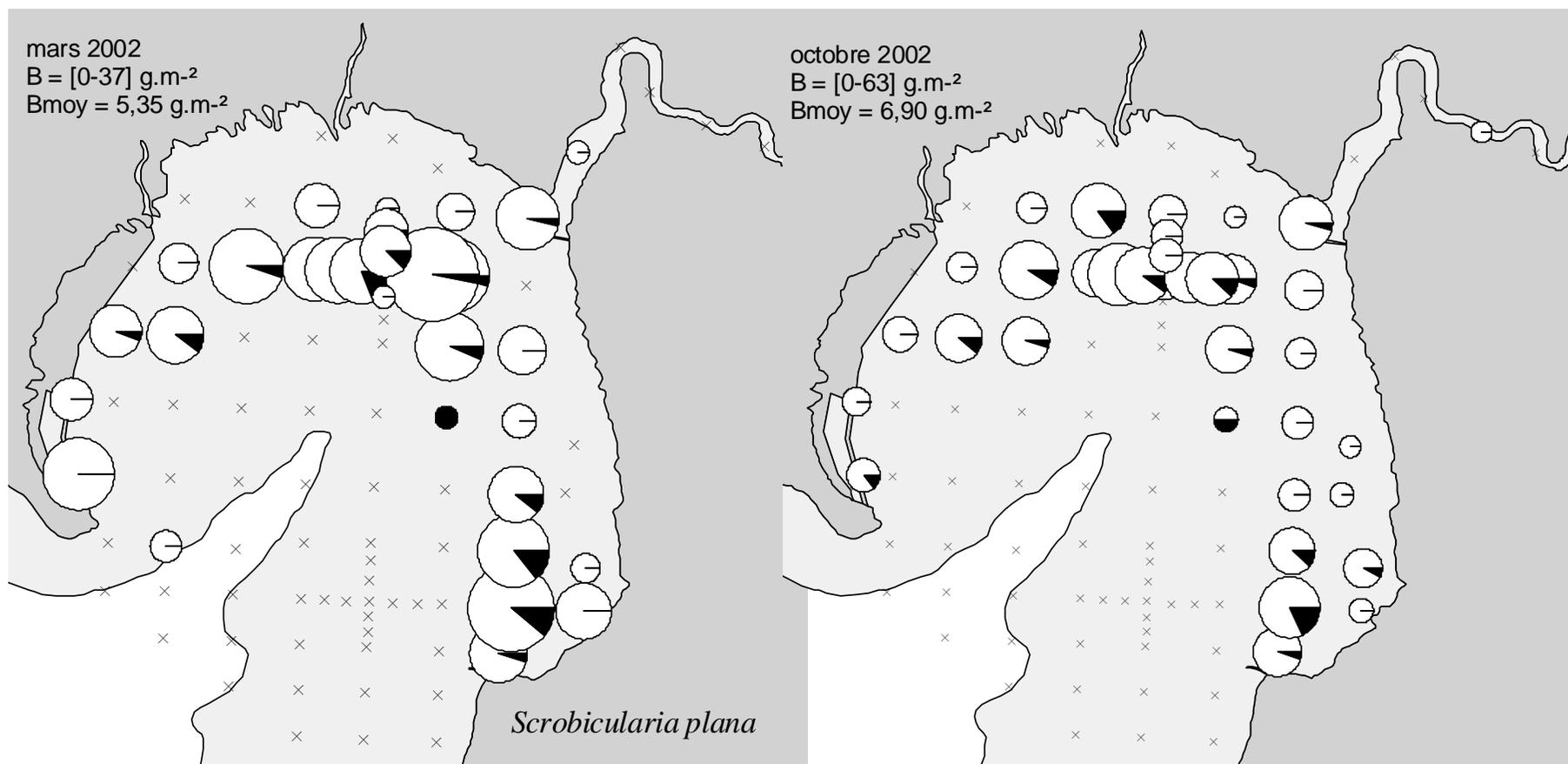


Figure 4-13 Cartographies saisonnières des biomasses disponibles, ingestibles et profitables en *Scrobicularia plana* (légende sur la Figure 4-9)

4.3.2.5. Analyse factorielle des correspondances des stocks de mollusques

En mars, les stations 10, 20, 22, 37, 40, 59, 98 et 100 étaient dépourvues de mollusques. Au seuil de significativité $\alpha=0,05$, l'hypothèse nulle d'indépendance entre les lignes et les colonnes est rejetée ($\chi^2_{\text{obs}}=3185 > \chi^2_{\text{calc}}=1143$), et la relation entre stations et biomasses des différentes espèces peut être étudiée.

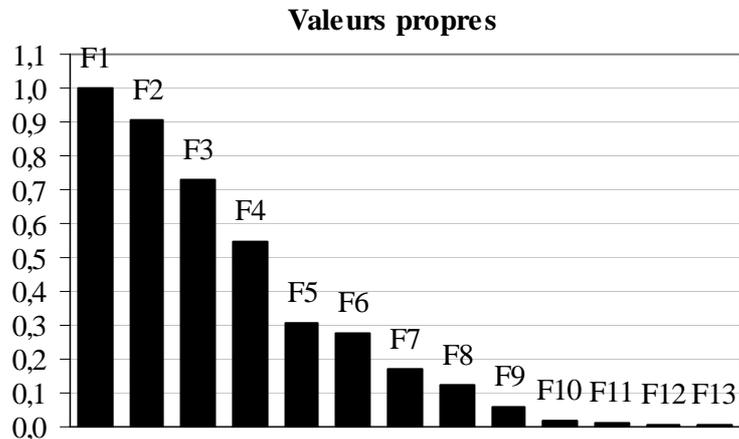


Figure 4-14 Valeurs propres portées par les différents axes factoriels de l'AFC sur les données de biomasse en mars

Si les deux premiers **axes factoriels** portent respectivement 24 et 22 % de la variabilité du nuage de points (Figure 4-14), il est nécessaire d'observer les 13 axes factoriels pour comprendre la répartition de toutes les espèces de mollusques (Tableau 4-7). En effet, seule la biomasse en *Crassostrea gigas* est exprimée sur l'axe F1. L'axe F2 représente la variabilité des biomasses en *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana*, les axes F3 et F4 respectivement celle des biomasses en *Mytilus edulis* et *Nucula nitidosa*.

Tableau 4-7 Contributions des biomasses des différentes espèces à la formation des axes factoriels en mars

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13
Aten	0,00	0,06	0,01	0,00	0,04	0,53	0,05	1,77	3,13	4,00	54,17	34,58	1,53
Spla	0,00	12,90	0,22	0,00	0,29	3,89	0,45	0,31	0,11	0,00	0,01	0,00	0,00
Anit	0,00	0,01	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,30	0,49	95,71	2,34	1,06	0,03
Cedu	0,00	85,29	1,18	0,00	0,19	1,93	0,11	0,58	0,17	0,00	0,01	0,00	0,00
Cgig	100,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Medu	0,00	0,77	98,35	0,07	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mbal	0,00	0,48	0,08	0,02	2,32	6,62	0,02	66,29	16,32	0,12	3,00	2,09	0,11
Hulv	0,00	0,01	0,08	0,00	2,12	65,32	18,61	7,90	1,17	0,05	0,43	0,30	0,02
Robt	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,37	0,29	0,06	0,01	0,02	38,01	61,16	0,05
Cgib	0,00	0,00	0,00	0,00	58,16	3,61	0,00	12,18	25,81	0,01	0,14	0,09	0,00
Mbid	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,26	0,01	0,00	0,01	1,32	0,39	97,89
Nnit	0,00	0,00	0,06	99,84	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01	0,05	0,00	0,00	0,00
Ssub	0,00	0,00	0,00	0,00	36,32	1,02	0,00	9,21	52,59	0,03	0,49	0,32	0,01
Tphi	0,00	0,47	0,02	0,00	0,54	16,55	80,21	1,37	0,20	0,01	0,07	0,00	0,35

Sur l'axe F5, la variabilité des biomasses en *Corbula gibba* et *Spisula subtruncata* est illustrée, tandis que sur l'axe F6 comme sur l'axe F7 (représentant respectivement 6,7 % et 4 % de variabilité du nuage de points), c'est la variabilité des biomasses en *Hydrobia ulvae* et *Tapes philippinarum* qui est illustrée. Sur l'axe F8, comme sur l'axe F9 qui représente moins bien la variabilité du nuage de points (1,4 % contre 2,9 %), la variabilité des biomasses en *Macoma balthica* est illustrée, de même que des informations redondantes sur la variabilité des biomasses en *Corbula gibba* et *Spisula subtruncata*. La variabilité des biomasses en *Abra nitida* n'apparaît que sur l'axe F10, celle des biomasses en *Abra tenuis* et *Retusa obtusa* sur les axes redondants F11 et F12, et celle des biomasses en *Mysella bidentata* sur l'axe F13. Cependant ces 4 derniers axes représentent moins de 5 % de la variabilité du nuage de points.

Seule une station se distingue sur l'axe F1 : la **station 85**, située sur la branche gauche de la croix des stations prélevées en aval de la pointe Saint-Clément, au niveau des anciens parcs mytilicoles. Ainsi, il est plus intéressant de représenter la dépendance entre stations et biomasses en mollusques sur le plan factoriel F2-F3 (Figure 4-15). Alors que, sur l'axe F3, la **station 96**, située après le premier méandre de la Sèvre Niortaise, apparaît comme la station contenant la biomasse la plus élevée en moules, la station 4, située sur la rive droite en sortie de l'anse de l'Aiguillon, est celle qui contient la biomasse la plus élevée en nucules. Dans la **station 12**, située sur la rive droite du chenal de Marans en aval de la pointe de l'Aiguillon, les biomasses en mollusques se partagent entre scrobiculaires, hydrobies, moules et nucules. Sur l'axe F2, se distinguent les espèces ayant le plus de poids dans l'analyse : *Scrobicularia plana* (poids de 0,818) avec une abscisse de -0,38, et *Cerastoderma edule* (poids de 0,105) avec une abscisse de 2,7. Sur les 83 stations contenant des mollusques, 34 ont une abscisse négative, illustrant une **grande proportion de stations contenant des biomasses élevées en *Scrobicularia plana***, et 35 ont une abscisse comprise entre 0 et 1, illustrant une grande proportion de stations contenant des biomasses élevées en un assemblage diversifié de mollusques. La **station 85**, caractérisée par sa biomasse en huîtres, est sur l'origine. Et seulement 13 stations ont une abscisse supérieure à 1. Il s'agit de la **station 13**, en aval de la pointe de l'Aiguillon, contenant essentiellement *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica*, et des **stations 7 et 80**, la première située au nord de la pointe de l'Aiguillon et la seconde située sur la branche haute de la croix des stations prélevées en aval de la pointe Saint-Clément, caractérisées par les biomasses les plus élevées en *Tapes philippinarum*. Les **stations 79 et 24**, situées sur la basse slikke vendéenne, sont dominées par des biomasses en *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica*. Les **stations 44 et 45**, localisées dans le chenal de Marans, contiennent des biomasses élevées en *Cerastoderma edule*.

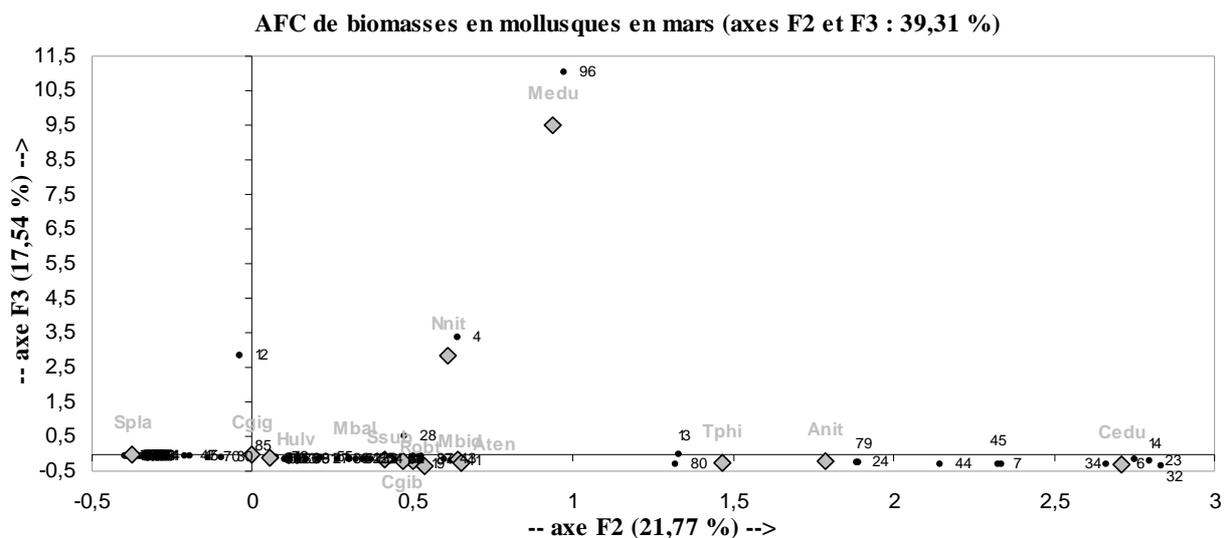


Figure 4-15 Ordination des stations prélevées en mars et des biomasses par espèce sur le plan factoriel F2-F3

De même, en **octobre**, les stations 59 et 48 étaient dépourvues de mollusques. Au seuil de significativité $\alpha=0,05$, l'hypothèse nulle d'indépendance entre les lignes et les colonnes est rejetée ($\chi^2_{\text{obs}} = 3649 > \chi^2_{\text{crit}} = 1768$), et la relation entre stations et biomasses des différentes espèces peut être étudiée.

Tous les **axes factoriels** sont nécessaires si l'on veut observer toutes les espèces de mollusques (Tableau 4-8). En effet, cinq espèces ne sont significativement exprimées que sur un seul axe : *Abra tenuis* sur F12, *Abra nitida* sur F13, *Retusa obtusa* sur F15, *Mysella bidentata* sur F17 et *Acanthocardia echinata* sur F19. En revanche, les deux premiers axes factoriels, qui portent respectivement 21 et 15 % de la variabilité du nuage de points (Figure 4-16), expriment correctement la répartition spatiale des biomasses de près de la moitié des espèces de mollusques. En effet, la biomasse de 4 espèces communes de mollusques est exprimée sur l'axe F1 : positivement pour les suspensivores *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Crassostrea gigas* et négativement pour le déposivore-suspensivore *Scrobicularia plana*. De même, la biomasse de 5 espèces moins abondantes de mollusques est exprimée positivement sur l'axe F2 : d'une part celle des nasses *Nassarius reticulatus* et *N. pygmaeus* et du dentale *Dentalium novemcostatum*, et d'autre part celle des bivalves *Corbula gibba* et *Spisula subtruncata*. Si les axes F3 et F5 apportent des informations redondantes à celles fournies par l'axe F2, l'axe F4 représente la variabilité des biomasses en *Cerastoderma edule* et *Hydrobia ulvae*, ainsi qu'en *Scrobicularia plana*. De même, l'axe F6 permet de représenter, outre la variabilité spatiale des biomasses en *N. reticulatus*, *D. novemcostatum*, et *S. subtruncata*, celles en bivalves *Tapes philippinarum* et *Nucula nitidosa*. Enfin, l'axe F7 exprime moins bien la variabilité des biomasses des espèces représentées sur F4 (6,4 % contre 12,6 %), mais permet de distinguer les stations où les biomasses en *Macoma balthica* sont élevées.

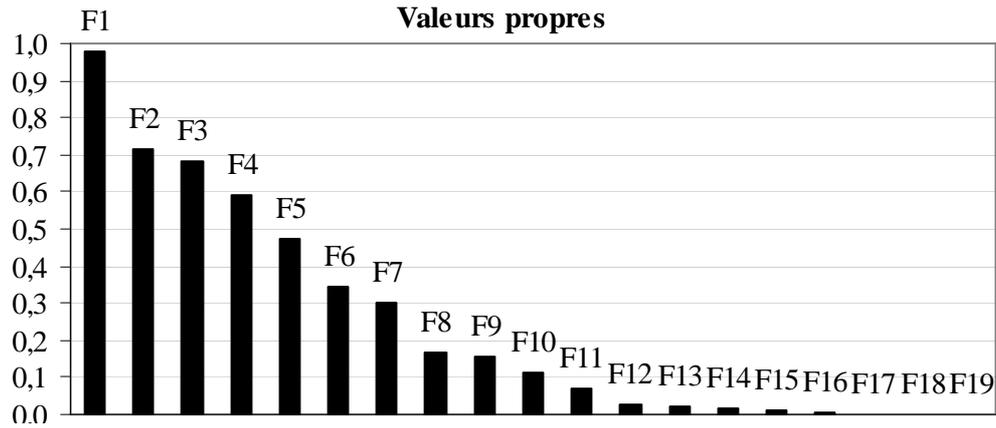


Figure 4-16 Valeurs propres portées par les différents axes factoriels de l'AFC sur les données de biomasse en octobre

Tableau 4-8 Contributions des biomasses des différentes espèces à la formation des axes factoriels en octobre

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19
Aten	0,08	0,01	0,00	0,26	0,01	0,02	0,53	0,02	0,01	0,04	3,60	90,19	3,82	0,28	0,35	0,01	0,02	0,02	0,00
Spla	7,54	0,44	0,02	16,39	0,00	0,02	12,40	0,38	0,09	0,00	0,01	0,13	0,03	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00
Anit	0,00	1,17	0,13	0,13	0,17	0,91	0,30	0,28	0,00	0,67	0,18	3,32	89,87	0,01	2,31	0,06	0,42	0,00	0,00
Cedu	0,32	0,22	0,02	67,95	0,99	0,11	26,47	0,04	0,00	0,05	0,56	0,13	0,02	0,00	0,01	0,01	0,10	0,01	0,00
Aech	0,00	0,01	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,00	0,05	99,66
Cgig	47,95	0,08	0,01	0,01	0,04	0,03	0,12	15,95	27,67	2,16	0,09	0,00	0,01	0,00	0,01	0,64	0,01	0,00	0,00
Cfor	5,56	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,54	1,54	0,34	0,14	0,00	0,04	0,01	0,58	87,77	2,65	0,01	0,19
Medu	36,16	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	17,60	31,40	2,38	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	7,58	0,31	0,00	0,02
Mbal	0,36	0,09	0,01	4,45	0,04	0,00	8,47	6,15	1,13	3,43	68,02	1,80	0,71	0,20	0,20	0,13	0,05	0,00	0,00
Nret	0,03	18,81	4,05	0,03	15,35	14,67	0,06	0,03	1,68	39,18	2,78	0,01	1,97	0,65	0,09	0,00	0,53	0,01	0,00
Npyg	0,00	18,55	80,44	0,04	0,08	0,26	0,01	0,00	0,01	0,03	0,00	0,01	0,54	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
Tacu	0,00	2,25	0,61	0,01	5,53	7,72	0,24	1,16	0,33	0,98	0,25	0,03	0,02	0,04	0,01	0,02	1,30	79,51	0,01
Dnov	0,00	9,42	2,56	0,00	23,53	32,53	1,15	4,26	1,21	3,87	1,82	0,01	0,15	0,14	0,00	0,00	0,01	19,22	0,11
Hulv	1,98	0,02	0,00	8,69	0,02	0,04	46,02	9,73	2,29	0,58	8,59	2,39	0,43	0,05	0,75	0,00	0,00	0,01	0,00
Robt	0,01	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,87	0,00	0,00	0,01	0,12	0,86	1,81	0,02	95,31	0,40	0,31	0,02	0,00
Cgib	0,00	36,56	10,64	1,22	47,99	3,37	0,01	0,01	0,00	0,02	0,00	0,01	0,01	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mbid	0,00	0,19	0,03	0,10	0,22	0,00	0,06	0,00	0,02	0,48	0,00	0,03	0,19	0,56	0,26	3,15	93,55	1,13	0,01
Nnit	0,00	4,31	0,57	0,02	0,58	12,42	0,02	0,01	0,86	9,06	0,51	0,40	0,14	70,78	0,00	0,00	0,29	0,01	0,00
Ssub	0,01	6,94	0,67	0,03	2,64	21,86	0,02	0,09	2,77	36,62	0,68	0,03	0,06	27,11	0,00	0,00	0,44	0,01	0,00
Tphi	0,00	0,91	0,23	0,47	2,78	6,01	3,17	43,74	28,98	0,12	12,54	0,64	0,18	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00

Sur le plan F1-F2, **trois groupes d'espèces et de stations** se distinguent :

- Les **mollusques suspensivores** *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Crassostrea gigas* localisés à droite du plan factoriel F1-F2 sont représentés par des biomasses non nulles uniquement dans les stations subtidales 11, 19, 20, 29, 30, sur une station de la Sèvre Niortaise 100, et sur une station de la basse slikke de la pointe Saint-Clément 85.
- Les autres **mollusques préférentiellement subtidaux** (se projetant sur F1, mais aussi sur F2), sont plus rares et localisés uniquement dans la station 10 (en sortie du chenal de Marans) pour *Nassarius reticulatus*, uniquement dans la station sableuse de la pointe de l'Aiguillon (station 5) pour *Dentalium novemcostatum*, uniquement dans les stations 5 et 6 ou 5 et 11 pour *Turbonilla acuta* et *Acanthocardia echinata* respectivement. Enfin, les bivalves *Abra nitida*, *Corbula gibba* et *Spisula subtruncata* sont répartis dans les stations subtidales 4, 5, 10, 12, 13, 18, 22, 27 et 31.

Ces premières analyses montrent l'influence des **espèces rares** dans l'ordination entre biomasses et stations. Afin de comprendre quelle est l'influence des variables environnementales sur la distribution des biomasses sèches sans cendres des mollusques sur l'anse de l'Aiguillon, il est nécessaire de ne prendre en compte que les principales espèces. Ainsi, une analyse canonique des correspondances entre les biomasses de *Hydrobia ulvae*, *Scrobicularia plana*, *Abra tenuis*, *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica* et les variables « temps d'émersion, teneur en pigments, en matière organique et en eau à la surface des sédiments, diamètre moyen des sédiments » a été effectuée.

4.3.2.6. Analyse canonique des correspondances

Du fait de l'utilisation d'une analyse de gradient direct, il peut exister une **corrélation entre les axes définis par la distribution des mollusques** (notamment entre SP F3 et SP F4) (A Tableau 4-9). Il existe également une corrélation décroissante entre les axes définis par la distribution des biomasses en mollusques (SP F1, SP F2, SP F3 et SP F4) et ceux définis par les variables environnementales (ENV F1, ENV F2, ENV F3 et ENV F4) (C Tableau 4-9). En outre, **les axes définis par les variables environnementales sont toujours indépendants** (D Tableau 4-9).

Tableau 4-9 Matrice des corrélations pondérées par le nombre total d'échantillons entre les différents axes canoniques et les différentes variables environnementales

	SP F1	SP F2	SP F3	SP F4		ENV F1	ENV F2	ENV F3	ENV F4	
SP F1	1				A					B
SP F2	-0,159	1								
SP F3	-0,207	0,034	1							
SP F4	0,074	-0,084	0,321	1						
ENV F1	0,633	0	0	0	C	1				D
ENV F2	0	0,499	0	0		0	1			
ENV F3	0	0	0,283	0		0	0	1		
ENV F4	0	0	0	0,162		0	0	0	1	
Tem	-0,567	-0,129	-0,077	0,017	E	-0,895	-0,257	-0,272	0,106	F
Pig	-0,059	0,049	0,023	-0,128		-0,094	0,098	0,081	-0,792	
Sal	0,036	0,413	-0,117	0,003		0,056	0,828	-0,412	0,017	
D	0,476	-0,180	-0,090	0,033		0,753	-0,362	-0,319	0,201	
W	-0,130	0,164	-0,042	0,009		-0,205	0,328	-0,149	0,053	
MO	-0,019	0,174	0,164	0,082		-0,031	0,348	0,581	0,505	

SP F = axes spécifiques liés aux biomasses en *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Abra tenuis* et *Hydrobia ulvae*

ENV F = axes environnementaux liés au temps d'émersion 'Tem', aux teneurs en pigments 'Pig', en matière organique 'MO' et en eau 'W' à la surface des sédiments et au diamètre moyen des sédiments 'D'

La variabilité de la répartition spatiale des biomasses en mollusques exprimée sur l'axe SP F1 est corrélée au **diamètre moyen des sédiments** et négativement au **temps d'émersion** et celle exprimée sur l'axe SP F2 est corrélée positivement à la **salinité de l'eau interstitielle** (E Tableau 4-9). En revanche, la variabilité de la répartition spatiale des biomasses en mollusques exprimée sur les axes SP F3 et SP F4 est peu corrélée aux variables environnementales étudiées.

Les **axes définis par les variables environnementales** expriment significativement la variabilité spatiale de certains facteurs. Ainsi, l'axe ENV F1 exprime négativement le temps d'émersion et positivement le diamètre moyen des sédiments, tandis que l'axe ENV F2 exprime surtout positivement la salinité de l'eau interstitielle (F Tableau 4-9). C'est sur l'axe ENV F3 que la variabilité des teneurs en matière organique est le mieux exprimée et sur l'axe ENV F4 que celle des teneurs en pigments est le mieux exprimée négativement.

En outre, l'analyse canonique permet, comme une ACP, de déterminer quelles variables environnementales sont corrélées entre elles. Ainsi, le **diamètre moyen des sédiments est corrélé négativement au temps d'émersion et à la teneur en eau des sédiments de surface**, tandis que la **teneur en pigments est positivement corrélée à la salinité de l'eau interstitielle** (Tableau 4-10).

Tableau 4-10 Matrice des corrélations entre les différentes variables environnementales

	Tem	Pig	Sal	D	W	MO
Tem	1					
Pig	0,057	1				
Sal	-0,093	0,246	1			
D	-0,397	-0,056	0,022	1		
W	0,193	-0,199	0,143	-0,310	1	
MO	-0,052	-0,052	0,202	-0,041	0,155	1

L'ACC permet également d'estimer le poids de chacune des variables dans l'analyse. Ainsi, les variables ayant le poids le plus élevé sont le diamètre moyen des sédiments, la teneur en eau et le temps d'émersion des stations (Tableau 4-11). Comme les facteurs d'inflation sont inférieurs à 20 et supérieurs à 1, les **variables ne sont pas ni complètement colinéaires ni mutuellement non-corrélées**, ce qui autorise l'analyse. L'option choisie pour présenter les données par la méthode de gradient direct étant focalisée sur les distances inter-stations, les écarts-types du poids des axes environnementaux ne sont pas pondérés à 1.

Tableau 4-11 Matrice des poids moyens et écarts-types des différents axes et des différentes variables trophiques et environnementales et leur facteur d'inflation

N	nom	poids moyen	ET	facteur d'inflation
1	SP F1	0	0,90	
2	SP F2	0	0,63	
3	SP F3	0	0,32	
4	SP F4	0	0,18	
5	ENV F1	0	0,57	
6	ENV F2	0	0,31	
7	ENV F3	0	0,09	
8	ENV F4	0	0,03	
1	Tem	14,09	3,39	1,22
2	Pig	278,92	58,14	1,18
3	Sal	31,40	8,53	1,18
4	D	17,93	4,42	1,29
5	W	179,30	31,80	1,26
6	MO	9,03	4,81	1,07

L'ACC permet de représenter l'inertie d'un nuage de points (Valeur propre totale de 1,335), dans un espace réduit, défini par des axes canoniques (Valeur propre de 0,43). Ainsi, **32 % de la variabilité spatiale des biomasses en mollusques sont expliqués par les variables environnementales exprimées sur l'ensemble des axes canoniques** (Tableau 4-12). Le premier axe canonique permet d'expliquer 24,2 % de la variabilité spatiale des biomasses en mollusques et 75,1 % de celle des variables environnementales. Si le deuxième axe est ajouté, 31,5 % de la variabilité spatiale des biomasses en mollusques et 97,8 % de celle des variables environnementales sont exprimés dans le plan F1-F2 (Figure 4-19).

Tableau 4-12 Valeurs propres portées sur chaque axe canonique, inertie totale des axes canoniques et inertie totale du nuage de points (premières lignes) et pourcentage de variance cumulée sur chaque axe canonique pour les espèces ou les variables (dernières lignes)

Axes	1	2	3	4	Inertie ACC	Inertie totale
Valeurs propres	0,323	0,098	0,008	0,001	0,43	1,335
Corrélations sp-env	0,633	0,499	0,283	0,162		
Pourcentage de variance cumulé					32	100
pour les espèces	24,2	31,5	32,1	32,2		
pour les variables env	75,1	97,8	99,8	100		

- La **station 7** est caractérisée par une biomasse élevée en *Hydrobia ulvae*, mais surtout par une forte salinité en octobre et par un diamètre plus élevé des sédiments et une biomasse en *Cerastoderma edule* plus élevée en mars.
- De même, la **station 6** se caractérise par un diamètre plus élevé des sédiments et une biomasse en *Cerastoderma edule* importante en octobre et plus encore en mars.
- Les **stations 17, 37, 68, 69, 70, 71** sont des stations du schorre et sont par conséquent caractérisées par un temps d'émersion très long et par la présence de seulement trois espèces : *Hydrobia ulvae* (aussi abondante aux deux périodes d'échantillonnage), *Scrobicularia plana* (plus abondante en mars, donc les stations sont représentées en bas à gauche du plan canonique F1-F2) et *Abra tenuis* (uniquement présente en octobre, donc les stations sont représentées en haut à gauche du plan canonique F1-F2).

Afin de tester la significativité de l'influence des variables environnementales sur la répartition des mollusques, 499 permutations non restreintes, sous modèle réduit, ont été réalisées (Tableau 4-13). La variance expliquée par toutes les variables atteint une valeur propre λ de 0,43 correspondant à 32 % de la variance totale, mais seuls **le temps d'émersion, le diamètre des sédiments et la salinité ont une influence significative** ($p= 0,002$). En effet, avec une valeur propre de 0,27, le temps d'émersion explique hautement significativement 20,2 % de la variabilité des biomasses en mollusques. De même, le diamètre des sédiments ($\lambda = 0,08$) et la salinité de l'eau interstitielle ($\lambda = 0,07$) expliquent hautement significativement respectivement 6 et 5,2 % de la variabilité des biomasses en mollusques (Tableau 4-13).

Tableau 4-13 Résultats des tests de permutation (effet significatif de la variable testée si $p < 0,05$) et part de la variance des données limicoles expliquées par les différentes variables trophiques et environnementales (Λ)

N°	Variable	Effet	Effet conditionné par la sélection des variables				
		marginal					
1	Tem	0,27					
2	Pig	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	Sal	0,07	0,07	0,06			
4	D	0,20	0,09				
5	W	0,02	0,01	0,01	0,00		
6	MO	0,02	0,02	0,01	0,01	0,00	
Variable testée		Tem	D	Sal	MO	W	Pig
p		0,002	0,002	0,002	0,224	0,452	0,834
F		38,79	13,77	10,77	1,09	0,76	0,22
Lambda absolu		0,27	0,08	0,07	0,00	0,01	0,00
Lambda cumulé		0,27	0,35	0,42	0,42	0,43	0,43

4.3.2.7. Analyse spatiale des données

L'analyse spatiale des biomasses en mollusques en **mars** permet de mettre en évidence une **autocorrélation spatiale significative** pour *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Hydrobia ulvae*, et dans une moindre mesure pour *Cerastoderma edule* et *Nucula nitidosa* (Tableau 4-14).

En effet, **en mars**, pour *Scrobicularia plana* l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 2 à 5, et significatif et négatif pour les classes de distances 10 à 11. Les biomasses en *S. plana* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 250 à 1500 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 3500 à 4500 m.

De même, pour *Macoma balthica* l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 2 à 6, et significatif et négatif pour les classes de distances 10 à 13. Les biomasses en *M. balthica* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 250 à 2000 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 3500 à 5500 m.

Pour *Hydrobia ulvae*, l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 3 à 5, significatif et négatif pour la classe 10, et à nouveau significatif et positif pour les classes de distances 17 et 19. Les biomasses en *H. ulvae* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 500 à 1500 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 4000 à 4500 m et à nouveau proches dans des stations distantes de 7000 à 7500 m puis de 8000 à 9000m.

Pour *Cerastoderma edule* et *Nucula nitidosa*, l'indice de Moran I est significatif et positif pour la classe de distance 4, telle que leurs biomasses soient significativement proches dans des stations distantes de 750 à 1000 m.

Enfin, bien que leurs corrélogrammes unidimensionnels ne soient pas significatifs, nous pouvons constater que les biomasses en *Abra tenuis* sont significativement différentes dans des stations distantes de 4000 à 4500 m, et que les biomasses en *Retusa obtusa* sont significativement proches dans des stations distantes de 750 à 1000 m.

L'analyse spatiale des biomasses en mollusques en **octobre** permet de mettre en évidence une **autocorrélation spatiale significative** pour *Abra tenuis*, *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae* et *Retusa obtusa*, et dans une moindre mesure pour *Mysella bidentata* et *Nassarius reticulatus* (Tableau 4-15).

En effet, **en octobre**, *Abra tenuis*, l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 2, 4 à 8, et significatif et négatif pour les classes 12, 13 et 15. Les biomasses en *A. tenuis* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 250 à 500 m et de 750 à 3000 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 4500 à 5500 m et de 6000 à 6500 m.

Tableau 4-14 Indice de Moran (I) calculé, à chacune des 20 classes de distance (Paires = nombre de paires de stations correspondant à chaque classe de distances d'intervalle [min-max]), pour chaque biomasse spécifique de mollusque en mars 2002, et pour une espérance $E(I)$ de -0,01.

Classes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Significativité de l'indice de Moran (I)		
Min	0	250	500	750	1000	1500	2000	2500	3000	3500	4000	4500	5000	5500	6000	6500	7000	7500	8000	9000	unidimensi onnel	rose des vents	
Max	250	500	750	1000	1500	2000	2500	3000	3500	4000	4500	5000	5500	6000	6500	7000	7500	8000	9000	9731			
Paires	6	34	80	162	258	407	292	411	417	352	448	354	287	212	122	87	54	41	56	15			
E(I)	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01		
Aten	0,29	-0,01	0,15	0,12	0,1	0,05	0,09	0,02	-0,09	-0,11	-0,11*	-0,08	-0,07	-0,03	-0,01	0,06	0,12	0,08	0,07	0,08		X	
Spla	0,27	0,69***	0,43***	0,18*	0,19***	-0,02	-0,03	-0,03	-0,03	-0,12*	-0,16**	-0,03	-0,11	-0,09	-0,03	0,03	0,17	0,23	0,16	0,16	X	X	
Anit	0,03	-0,03	-0,01	-0,03	0	-0,04	-0,02	-0,04	0,04	-0,04	-0,02	-0,03	0	0,02	0,02	0,03	0,03	-0,03	0,01	0,03		X	
Cedu	0,05	0,03	0,11	0,27***	0,07	0,04	-0,07	-0,07	-0,08	-0,08	-0,05	-0,02	0	0,02	0	0,01	-0,02	0,01	0	0,05	X	X	
Cgig	0,01	-0,14	-0,04	-0,01	-0,02	-0,01	-0,02	-0,01	-0,01	0	-0,02	-0,01	0	0	0	0,01	-0,03	-0,04	0,01	0,01		X	
Medu	0,02	0,02	-0,01	0	0	0,02	0	-0,01	-0,01	-0,02	-0,02	0	-0,02	-0,02	-0,01	-0,08	-0,21	-0,21	0,17	-0,07		X	
Mbal	0,1	0,40*	0,56***	0,22**	0,25***	0,11**	0,1	-0,07	-0,07	-0,19***	-0,20***	-0,19***	-0,13*	-0,05	0,06	0,12	0,18	0,18	0,2	0,26	X	X	
Hulv	0,24	0,17	0,47***	0,23**	0,22***	-0,02	0,02	-0,1	-0,07	-0,11	-0,18***	-0,07	-0,08	0	-0,04	0,13	0,25*	0,24	0,29*	0,36	X	X	
Robt	-0,19	-0,02	-0,04	0,20**	-0,03	-0,04	-0,04	-0,01	-0,05	-0,02	-0,02	-0,01	0,01	0,03	-0,01	-0,02	0,03	0,03	0,03	0,03		X	
Cgib	0,01	0,01	-0,01	0	-0,02	-0,01	-0,01	-0,02	0	-0,01	-0,01	-0,02	-0,02	0	-0,02	0,01	-0,01	0,01	-0,06	0,01		X	
Mbid	-0,33	-0,11	-0,04	-0,01	-0,02	-0,02	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,02	-0,01	0	0	0	0,01	-0,06	0,01	0,01	0,01		X	
Nnit	0,03	0,03	-0,03	0,25***	-0,01	0,04	-0,01	-0,01	-0,04	-0,04	-0,03	-0,04	-0,04	-0,05	-0,03	-0,04	0,03	-0,04	-0,04	-0,37	X	X	
Ssub	0,03	0,03	0,08	0	-0,02	-0,01	0,14**	-0,02	-0,02	-0,02	-0,02	-0,03	-0,05	-0,05	-0,03	-0,04	0	0	-0,08	-0,2		X	
Tphi	-0,34	0,21	-0,09	-0,04	-0,02	-0,01	0,07	-0,08	-0,02	0,04	-0,04	0,02	-0,03	-0,02	0,01	-0,02	0,01	-0,02	0,01	0,08		X	
Average	0,02	0,09	0,11	0,1	0,05	0,01	0,01	-0,03	-0,03	-0,05	-0,06	-0,04	-0,04	-0,02	-0,01	0,02	0,04	0,03	0,06	0,03	p<	0,05	

De même, pour *Scrobicularia plana* l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 2 à 5, puis 7, significatif et négatif pour les classes de distances 10 à 14 et à nouveau significatif et positif pour la classe 19. Les biomasses en *S. plana* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 250 à 1500 m, 2000 à 2500 et 8000 à 9000 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 3500 à 5500 m.

Pour *Macoma balthica* l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 3 à 5, significatif et négatif pour les classes de distances 8 à 9, et à nouveau significatif et positif pour les classes 19 et 20. Les biomasses en *M. balthica* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 500 à 1500 m et de 8000 à 9731 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 2500 à 3000 m.

Pour *Hydrobia ulvae*, l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 2 et 3, significatif et négatif pour les classes 8 à 10, et à nouveau significatif et positif pour les classes de distances 18 et 20. Les biomasses en *H. ulvae* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 250 à 750 m, de 7500 à 8000 m et de 9000 à 9731 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 2500 à 4000 m et à nouveau proches dans des stations distantes de 7000 à 7500 m puis de 8000 à 9000m.

Pour *Retusa obtusa*, l'indice de Moran I est significatif et positif pour les classes de distances 1, 3, 4 et 5, mais significatif et négatif pour la classe 8. Les biomasses en *R. obtusa* sont donc significativement proches dans des stations distantes de 0 à 250 à 750 m et de 500 à 1500 m, mais significativement différentes dans des stations distantes de 2500 à 3000 m.

Pour *Mysella bidentata* et *Nassarius reticulatus*, l'indice de Moran I est significatif et positif respectivement pour la classe de distance 2 et pour les classes 3 et 5, telle que leurs biomasses soient significativement proches dans des stations distantes soit de 250 à 500 m, soit de 500 à 750 m et de 1000 à 1500 m.

Enfin, bien que leurs corrélogrammes unidimensionnels ne soient pas significatifs, nous pouvons constater que les biomasses en *Cerastoderma edule*, *Acanthocardia echinata* et *Turbonilla acuta*, sont significativement proches dans des stations distantes de 750 à 1000 m. De même, les biomasses en *Abra nitida* sont significativement proches seulement dans des stations distantes de 2500 à 3000 m.

Tableau 4-15 Indice de Moran (I) calculé, à chacune des 20 classes de distance (Paires = nombre de paires de stations correspondant à chaque classe de distances d'intervalle [min-max]), pour chaque biomasse spécifique de mollusque en octobre 2002, et pour une espérance $E(I)$ de -0,01.

Classes																					Significativité de l'indice de Moran (I)	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	unidimensi onnel	rose des vents
Min	0	250	500	750	1000	1500	2000	2500	3000	3500	4000	4500	5000	5500	6000	6500	7000	7500	8000	9000		
Max	250	500	750	1000	1500	2000	2500	3000	3500	4000	4500	5000	5500	6000	6500	7000	7500	8000	9000	9731		
Paires	6	34	80	162	258	407	292	411	417	352	448	354	287	212	122	87	54	41	56	15		
E(I)	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01		
Aten	0,19	0,45**	0,08	0,15*	0,25***	0,13**	0,11*	0,12**	-0,05	-0,09	-0,08	-0,28***	-0,26***	-0,11	-0,20*	-0,06	0,16	0,22	0,1	0,22	X	X
Spla	0,27	0,89***	0,48***	0,34***	0,35***	0,01	0,11*	-0,02	-0,08	-0,15**	-0,24***	-0,11*	-0,17**	-0,17*	-0,09	-0,05	0,24	0,26	0,26*	0,27	X	X
Anit	0,04	-0,04	-0,03	0,1	0,02	-0,06	0	0,11**	-0,07	-0,02	0,04	-0,06	-0,1	-0,03	-0,01	-0,02	0,03	-0,05	-0,03	-0,01		X
Cedu	0,05	0,13	0,03	0,19**	0,03	0,03	-0,03	-0,03	-0,1	-0,06	-0,05	-0,03	0	0,03	0,02	0,01	-0,02	0,02	0,01	0,06		X
Aech	0,02	0,02	-0,03	0,19**	0	-0,01	-0,01	-0,02	-0,03	-0,02	-0,03	-0,02	-0,03	-0,03	-0,02	0	-0,01	0,02	-0,07	-0,1		X
Cgig	0,02	0,01	-0,01	0,08	-0,02	-0,03	-0,03	-0,01	-0,01	0	-0,03	-0,02	0	-0,01	0,01	0	0,01	-0,03	-0,05	0,02		X
Cfor	0,01	0,01	-0,02	0	-0,03	-0,02	-0,02	-0,01	-0,01	0	-0,02	-0,02	0	-0,01	0,01	-0,01	-0,01	-0,04	0,08	-0,01		X
Medu	0,01	0,02	-0,01	0,01	-0,03	-0,03	-0,03	-0,01	0	0	-0,03	-0,02	0	-0,01	0,01	-0,01	-0,01	-0,06	0,14	-0,03		X
Mbal	-0,22	0,27	0,35**	0,32***	0,22***	0,03	-0,03	-0,17***	-0,14**	-0,09	-0,08	-0,03	-0,04	-0,09	-0,07	0,1	0,1	0,08	0,36**	0,70**	X	X
Nret	0,06	0,06	0,33**	0,03	0,17**	0,08	0,05	-0,01	-0,09	-0,06	-0,05	-0,07	-0,08	-0,06	-0,06	-0,02	0,02	-0,1	-0,11	-0,4	X	X
Npyg	0,01	0,01	0	0	-0,01	0	-0,01	-0,02	-0,01	-0,01	0	-0,01	-0,03	-0,02	-0,01	-0,02	0,01	-0,01	-0,01	-0,19		X
Tacu	0,02	0	-0,02	0,22**	0	-0,01	0	-0,01	-0,03	-0,03	-0,03	-0,02	-0,03	-0,03	-0,02	0	0	0,02	-0,09	-0,06		X
Dnov	0,01	0,01	-0,01	-0,01	0	-0,01	0	-0,01	-0,02	-0,01	-0,02	-0,01	-0,02	-0,02	-0,01	0	-0,01	0,01	-0,04	-0,06		X
Hulv	0,45	0,53**	0,52***	0,08	0,1	0,04	-0,04	-0,14**	-0,11*	-0,14*	-0,02	0,08	-0,1	-0,07	0,01	-0,09	0,06	0,28*	0,18	0,56*	X	X
Robt	1,13**	0,27	0,28**	0,23**	0,23***	0,02	-0,04	-0,12*	-0,06	-0,07	-0,06	-0,07	-0,01	-0,04	-0,02	-0,1	-0,11	0,03	0,05	0,18	X	X
Cgib	0,03	0,03	0,04	0,01	0,04	-0,02	-0,03	0,03	0,03	-0,02	-0,02	-0,02	-0,03	-0,07	-0,06	-0,08	-0,06	-0,02	-0,05	-0,3		X
Mbid	0,08	0,72***	0,08	0,03	0,02	0	-0,06	0,04	-0,06	-0,11	-0,03	-0,05	-0,02	0,02	0,04	0,01	-0,02	0,01	-0,01	-0,01	X	X
Nnit	0,05	0,05	0,09	0,04	0,08	0,02	0,03	0,04	-0,04	-0,02	-0,03	-0,05	-0,08	-0,06	-0,05	-0,07	0,01	-0,09	-0,11	-0,3		X
Ssub	0,05	0,04	0,12	-0,01	0,04	0,09*	0,06	-0,03	-0,04	-0,05	-0,03	-0,03	-0,07	-0,06	-0,03	-0,07	-0,02	-0,05	-0,06	-0,38		X
Tphi	-0,06	-0,11	-0,06	0,1	-0,02	-0,05	0,13*	-0,1	-0,03	-0,04	-0,03	0	0	0,01	0,01	0,04	0,03	0,05	0,04	0,04		X
Average	0,11	0,17	0,11	0,11	0,07	0,01	0,01	-0,02	-0,05	-0,05	-0,04	-0,04	-0,05	-0,04	-0,03	-0,02	0,02	0,03	0,03	0,01	p<	0,05

La visualisation de ces corrélogrammes sur la Figure 4-20 et la Figure 4-21 permet de mettre en évidence leur forme non uniclinal. En effet, les **corrélogrammes ont une forme en dépression**, telle que **les stations très proches ou très éloignées se ressemblent**, tandis que les stations moyennement éloignées montrent des biomasses en mollusques très différentes. Ce phénomène traduit une forte anisotropie. En outre, nous pouvons constater que l'autocorrélation dans la classe de distances 0-250 m n'est jamais significative du fait d'un nombre de paires de stations trop faible (6 paires). Ainsi, sur un variogramme illustrant la variabilité au sein des paires de stations par classes de distances, l'effet pépité (ordonnée à l'origine) serait mésestimé.

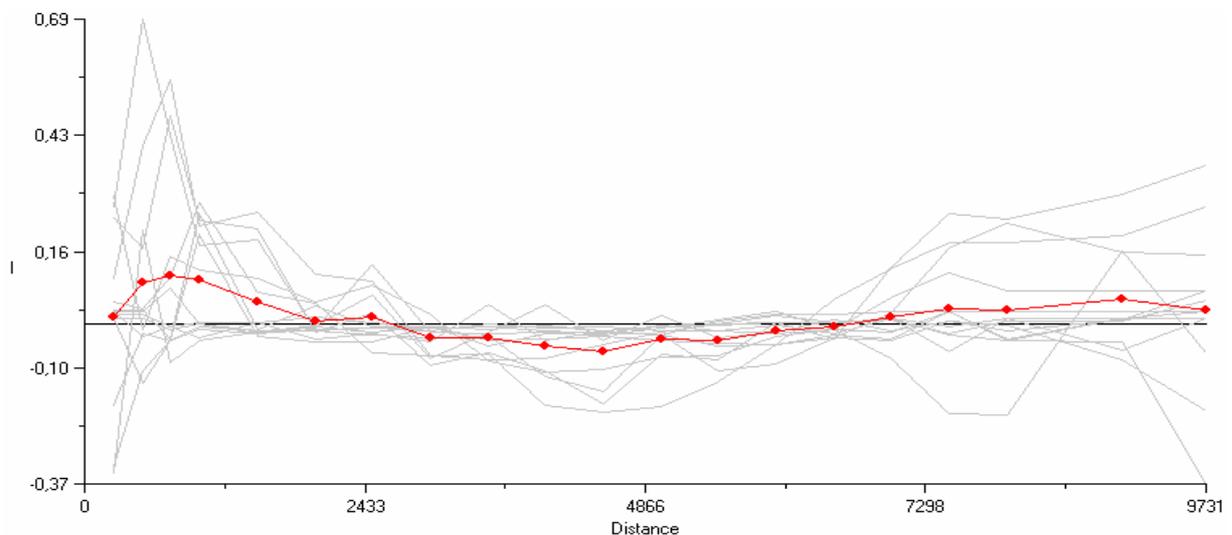


Figure 4-20 Corrélogramme de l'indice de Moran pour l'ensemble des biomasses en mollusques (courbe rouge) et pour chacune des espèces observées (courbes grises) en mars

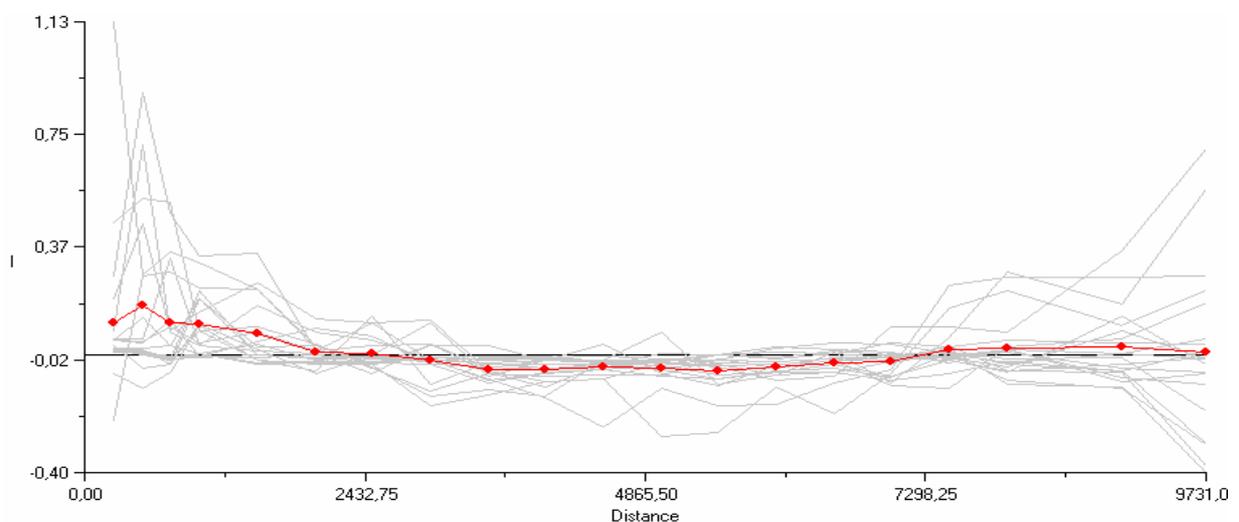


Figure 4-21 Corrélogramme de l'indice de Moran pour l'ensemble des biomasses en mollusques (courbe rouge) et pour chacune des espèces observées (courbes grises) en octobre

Afin de visualiser les valeurs de l'indice de Moran non plus sur une seule dimension, mais dans toutes les directions de l'espace, des **roses des vents** ont été construites (Figure 4-22, Figure 4-23).

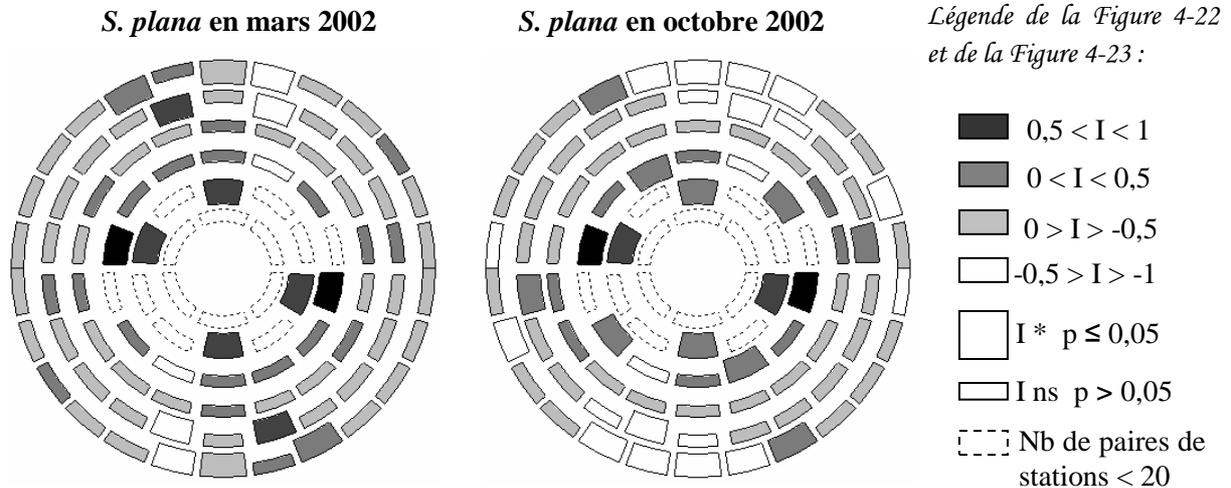


Figure 4-22 Représentation en des roses des vents des valeurs de l'indice de Moran par classe de distances et de directions pour les biomasses en *Scrobicularia plana* en mars et en octobre 2002

Les exemples des distributions des biomasses en *Scrobicularia plana* en mars et octobre montrent une autocorrélation préférentielle positive dans la direction NNO-SSE et négative dans la direction NNE-SSO (Figure 4-22).

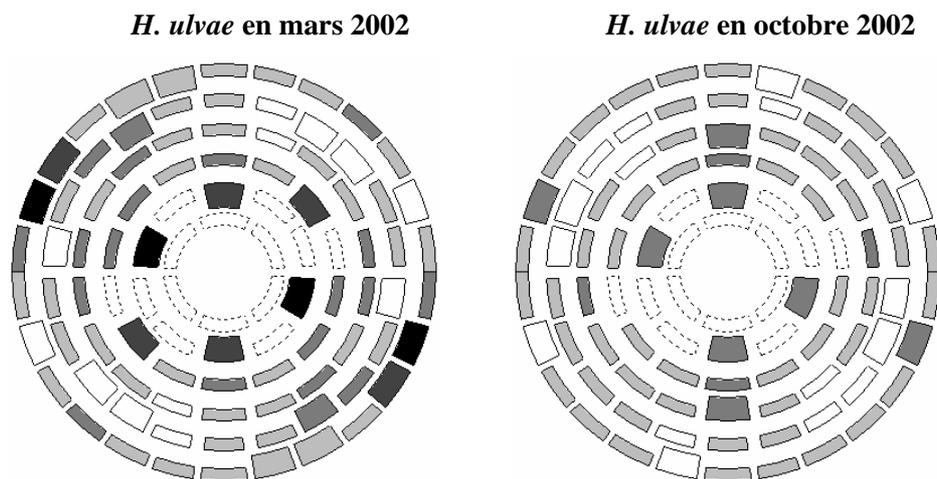


Figure 4-23 Représentation en des roses des vents des valeurs de l'indice de Moran par classe de distances et de directions pour les biomasses en *Hydrobia ulvae* en mars et en octobre 2002

En revanche pour *Hydrobia ulvae*, nous pouvons observer une autocorrélation préférentielle positive dans la direction ONO-ESE et négative dans la direction NNE-SSO en mars, et positive dans les directions N-S et ONO-ESE en octobre (Figure 4-23).

Après avoir étudié les autocorrélations des données de biomasses par espèce, nous avons utilisé une approche multivariée, basée sur la mesure des distances euclidiennes entre les stations en fonction de leurs biomasses en mollusques (obtenues par des CAH en mars, puis en octobre). Les résultats de ces CAH forment une matrice de distances de biomasses dont nous avons estimé la corrélation (Z de Mantel) avec la matrice des distances géographiques. Ainsi, nous pouvons accepter l'hypothèse nulle de l'absence de corrélation spatiale ($p > 0,05$). **Il n'existe pas de corrélation entre les distances de biomasses en mollusques et les distances géographiques** ($Z_{\text{mars}} = 109\ 667\ 246$ et $Z_{\text{oct}} = 119\ 187\ 101$).

En revanche, l'analyse des corrélogrammes de Mantel permet de montrer des ressemblances et des dissemblances significatives pour certaines classes de distances. Ainsi, en mars 2002, il existe une dissemblance significative entre les stations éloignées de 500 à 750 m et de 1500 à 2000 m, et une ressemblance significative entre celles éloignées de 4000 m et de 5500 à 6500 m. De même, en octobre 2002, il existe une dissemblance significative entre les stations distantes de 500 à 2500 m et une ressemblance significative entre celles distantes de 4000 à 4500 m ou de 6000 à 8000 m.

Tableau 4-16 Résultats du test de Mantel entre les matrices de distances géographiques et euclidiennes entre les peuplements de mollusques par classe de distances entre les stations échantillonnées en mars et en octobre 2002

n°	Classe de distance			CAH Bmars		CAH Boct	
	Min	Max	Paires	r	p	r	p
1	0.0	250	6	-0,013	0,208	-0,001	0,473
2	250	500	34	-0,004	0,407	-0,028	0,055
3	500	750	80	-0,054	<0,001	-0,028	0,040
4	750	1000	162	-0,021	0,086	-0,032	0,021
5	1000	1500	258	-0,014	0,182	-0,053	<0,001
6	1500	2000	407	-0,04	0,007	-0,04	0,008
7	2000	2500	292	-0,001	0,469	-0,035	0,016
8	2500	3000	411	-0,012	0,235	-0,015	0,190
9	3000	3500	417	-0,001	0,478	0,012	0,767
10	3500	4000	352	0,041	0,005	0,019	0,884
11	4000	4500	448	0,012	0,783	0,027	0,047
12	4500	5000	354	0,002	0,540	0,011	0,750
13	5000	5500	287	0,019	0,876	0,017	0,844
14	5500	6000	212	0,031	0,032	-0,004	0,411
15	6000	6500	122	0,032	0,029	0,037	0,02
16	6500	7000	87	-0,015	0,182	0,051	0,003
17	7000	7500	54	0,028	0,946	0,036	0,027
18	7500	8000	41	-0,008	0,326	0,036	0,03
19	8000	9000	56	-0,002	0,453	0,035	0,944
20	9000	9731	15	-0,011	0,264	0,031	0,049
		Zobs	rZ	1E+08	-0,0621	1E+08	-0,1207
Test bilatéral		t	p	-2,7055	0,996	-4,3904	1,000
Simulation avec 999 itérations				H0	acceptée	H0	acceptée

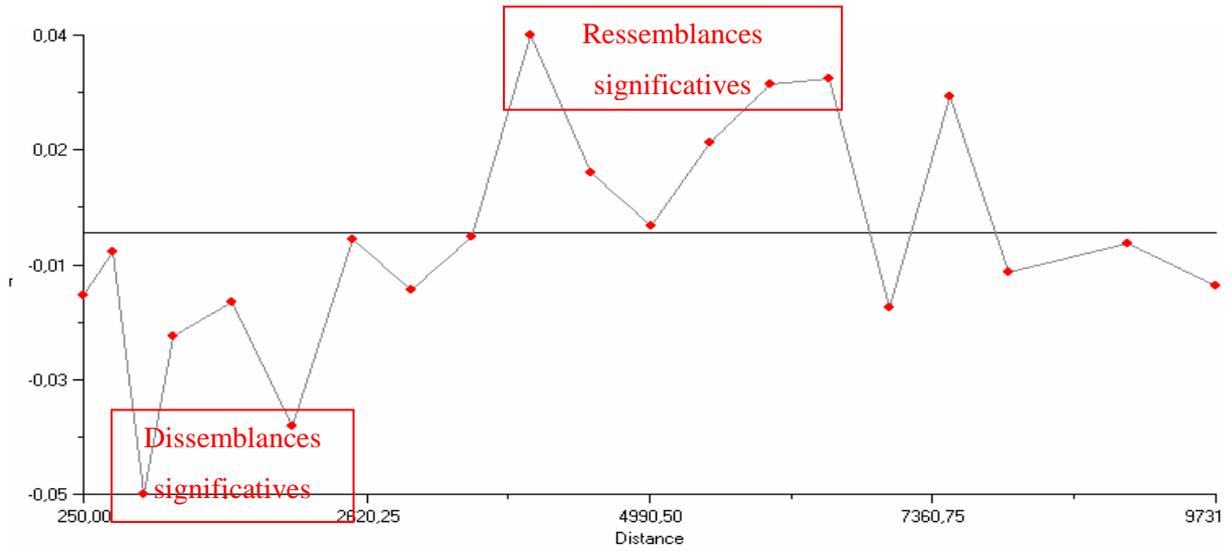


Figure 4-24 Corrélogramme de Mantel entre les distances géographiques et les distances euclidiennes des biomasses en mollusques en mars

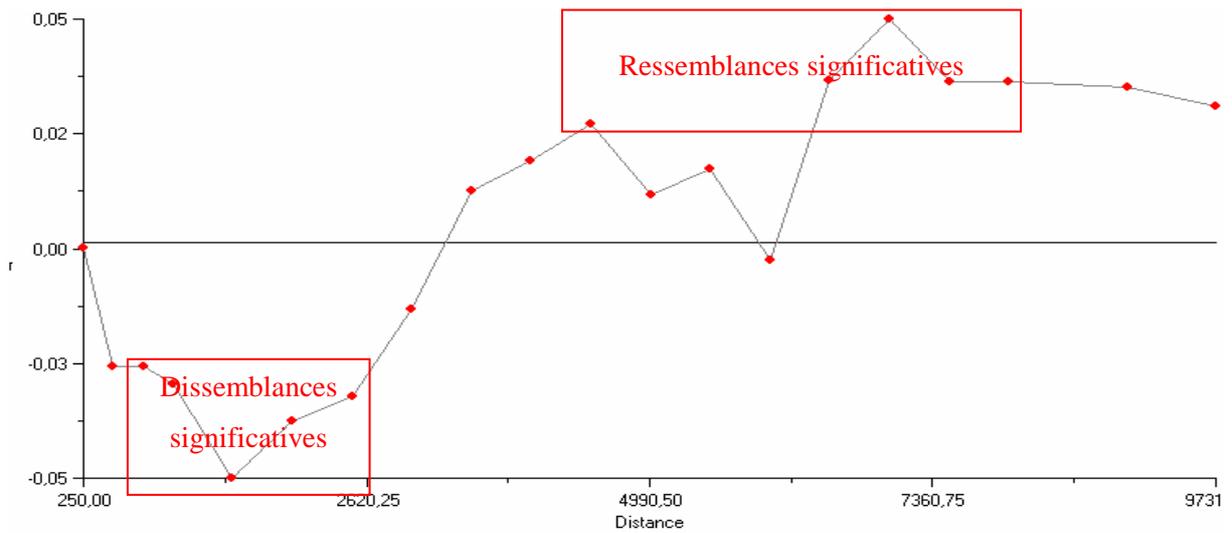


Figure 4-25 Corrélogramme de Mantel entre les distances géographiques et les distances euclidiennes des biomasses en mollusques en octobre

4.4. Discussion

4.4.1. Richesse et diversité spécifique des mollusques

Dans les estuaires ou les estrans sous influence estuarienne, les peuplements sont en général **pauci-spécifiques**, mais à forte abondance spécifique (Bachelet 1979, Bachelet *et al.* 1981, Robineau 1986). Selon Sanders & Grassle (*in* Glémarec 1969), le nombre d'espèces est contrôlé par le degré de stabilité du milieu. Dans les estuaires, le principal facteur responsable de cette faible richesse spécifique serait non pas la pollution ou la turbidité, souvent élevées dans les estuaires, mais plutôt l'instabilité de la salinité (Wolff 1973). Sur l'anse de l'Aiguillon, nous avons constaté de grands écarts saisonniers de la salinité de l'eau interstitielle ($23,9 \pm 5,5$ en mars à $38,8 \pm 3,6$ en octobre, sur la Figure 3-16). Les espèces présentes doivent donc être capables de supporter ces variations. Selon la théorie des biotopes extrêmes, seules les espèces les plus spécialisées subsistent et par compétition amoindrie explosent démographiquement (Glémarec 1969). C'est ce que nous avons constaté avec les **espèces très euryhalines** que sont *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* (Ysebaert & Meire 1999). Toutefois, le nombre d'espèces de gastéropodes (5 espèces + 4 observées exceptionnellement) et de bivalves (13 espèces) mesuré sur l'anse de l'Aiguillon est inférieur à celui mesuré sur un autre site d'importance internationale pour les limicoles : le banc d'Arguin en Mauritanie (20 espèces de gastéropodes et 15 espèces de bivalves) (Wijnsma *et al.* 1999).

La forme convexe des diagrammes rang-fréquence traduit une **diversité et une régularité élevée** (Frontier & Pichod-Viale 1991), comme c'était le cas en octobre 2002. En effet, il existe alors un nombre important d'espèces de moyenne abondance sans espèce fortement dominante (plus de dominance des espèces constantes dans l'inventaire de mars que dans celui d'octobre), mais avec toujours un contingent d'espèces rares. L'existence de paliers peut être due à la superposition de **plusieurs communautés ou faciès** d'une même communauté (Frontier & Pichod-Viale 1991). En effet, d'un faciès à l'autre des espèces d'un même ordre de grandeur de fréquence peuvent permuter, en particulier au niveau des premiers rangs, comme c'était notamment le cas en mars 2002.

Dans la nature, les indices de diversité sont généralement compris entre 0,5 (faible diversité) et 4,5 bits par individu (forte diversité) (Frontier & Pichod-Viale 1991). Dans notre étude, I varie entre 0 et 1,95 bits par individus et H' entre 0 et 3,17 bits par individus. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles observées sur le banc d'Arguin en Mauritanie (Wijnsma *et al.* 1999). Sur l'anse de l'Aiguillon, nous avons pu constater des **zones à faible diversité** spécifique (le schorre et le domaine subtidal) et des **zones à diversité élevée** (la moyenne et la haute slikke). En moyenne sur l'ensemble de l'anse, les diversités restent tout de même faibles (I = 0,34 en mars et 0,54 en octobre et H' = 0,71 et 0,96).

Lors de l'évolution d'un écosystème depuis la colonisation d'un nouveau biotope par un peuplement simple, jusqu'à l'établissement d'un écosystème complexe, la diversité, faible au début, augmente, peut passer temporairement par des valeurs élevées (>5), puis diminue pour se stabiliser autour de 3,5 bits par individu (Frontier & Pichod-Viale 1991). Les **faibles diversités en mollusques** relevées sur l'anse de l'Aiguillon peuvent être liées non seulement à un manque de maturité du système, mais surtout aux fortes contraintes régulant la survie des espèces.

Dans la nature, la diversité maximale H'_{max} n'est jamais atteinte, car il y a toujours un contingent d'espèces rares dans un assemblage d'espèces. Les régularités courantes sont de l'ordre de 0,8 à 0,9. Lorsque la **régularité** est inférieure à 0,6, les inventaires comprennent un **grand nombre d'espèces rares** (Frontier & Pichod-Viale 1991). Or, les indices de régularité des espèces de mollusques sur l'anse de l'Aiguillon sont en moyenne inférieurs à cette valeur. Toutefois, R est très variable. Sur la basse slikke, la Sèvre Niortaise et le chenal de Marans, ainsi que sur le schorre en mars, où le nombre d'espèces est faible, R est compris entre 0,05 et 1, traduisant des stations dominés par une seule espèce (par exemple *Hydrobia ulvae* domine dans les stations 71 du schorre et 51 de la basse slikke, tel que $R = 0,08$) et des stations où les quelques espèces présentes sont co-dominantes (par exemple 6 à 7 espèces présentes à des densités de 5 à 15 ind.m⁻² dans les stations subtidales 10 et 11, $R > 0,9$). De même, R est compris entre 0,08 et 0,97 sur la haute et la moyenne slikke, avec une forte dominance de *Hydrobia ulvae* dans les stations 2 et 52 ($R = 0,08$), et une co-dominance de l'ensemble des espèces de la slikke (par exemple dans la station 5, $R = 0,92$ car les 11 espèces présentes ont des abondances semblables entre 5 et 35 ind.m⁻²). Sur le banc d'Arguin, la régularité J' de l'ensemble de la macrofaune est moins variable que sur l'anse de l'Aiguillon et est comprise entre 0,27 et 0,86 (Wijnsma *et al.* 1999).

D'un point de vue **fonctionnel**, plus la diversité est grande dans un système, plus il y a de chemins possibles dans le réseau trophique et plus l'entropie est élevée. Ainsi, si le système n'est pas trop complexe, la diversité spécifique garantit la bonne régulation du système (Frontier & Pichod-Viale 1991). En effet, la diversité des proies assure la stabilité de la biomasse du prédateur et, réciproquement, la diversité des prédateurs assure la stabilité de la population de proies. Toutefois, la diversité du régime alimentaire reste toujours inférieure à la diversité constatée dans le milieu (Frontier & Pichod-Viale 1991). Une prédation peu spécialisée diminue la diversité des proies, tandis qu'une prédation spécialisée et diversifiée favorise les relations prédateurs - proies et stabilise le cycle d'abondance des partenaires.

4.4.2. Les peuplements malacologiques

Selon Frontier & Pichod-Viale (1991) le **peuplement** est l'ensemble des populations

monospécifiques vivant sur un même territoire. Souvent la notion de peuplement est utilisée pour parler d'un ensemble de populations vivant sur un même territoire et appartenant à un même taxon (par exemple le peuplement malacologique d'une vasière), tandis que celle de communauté est généralement utilisée pour des populations appartenant à des taxons différents susceptibles d'interagir entre elles. Mais les deux termes sont utilisés indifféremment par les benthologues et ne représentent qu'une partie de la biocénose (ensemble des phytocénoses, zoocénoses, microcénoses et mycocénoses colonisant un endroit déterminé). Selon Hily (1976), le **peuplement** est le groupement d'espèces ayant, devant des conditions de milieu semblables, des aires résultantes optimales communes ou très voisines.

Parmi les sept unités de peuplement que Hily (1976) a décrit dans les Pertuis Charentais celui des **vases pures** présente l'assemblage d'espèces le plus ressemblant à celui observé sur l'anse de l'Aiguillon. Il s'agit du **peuplement à *Abra nitida* – *Sternaspis scutata***. Il est présent aux niveaux bathymétriques compris entre 0 et 30 m (profondeur moyenne de 8,6 m) dans des sédiments de granulométrie médiane de 63 μm et composés de 60 à 99,8 % de pélites et 0,1 à 18,2 % de calcaire (Hily 1976). Sur l'ensemble des vases pures des Pertuis Charentais, les deux espèces leaders du peuplement atteignent des densités moyennes de 167 ind.m⁻² pour le bivalve et de 101 ind.m⁻² pour l'annélide polychète et sont accompagnées des bivalves *Nucula turgida* (104 ind.m⁻²) et *Spisula subtruncata* (24 ind.m⁻²) et du gastéropode prédateur des *Abra nitida* : *Philine aperta* (11 ind.m⁻²). Toutefois, à la sortie de l'anse de l'Aiguillon, le peuplement à *Abra nitida* – *Sternaspis scutata* est représenté par son faciès à *Macoma balthica* sur les zones non exondables.

Sur l'estran, en revanche, le peuplement à *Abra nitida* – *Sternaspis scutata* est remplacé par le **peuplement à *Macoma balthica*** ou « *Macoma community* » de Petersen (1918), dont les espèces leaders sont *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. D'après Thorson (1957 in Robineau 1986), lorsque la quantité de pélites augmente, la communauté à *Macoma* est dominée par *Arenicola* et *Corophium* et souvent par *Scrobicularia plana*. Selon la conception autoécologique de Elkaïm (1976), la communauté à *Macoma*, dominée par les pélicypodes, présente plusieurs faciès plus ou moins interférents en fonction d'interactions complexes sur une double écocline de mode (et ses conséquences sur la granulométrie) et de dessalure. Ainsi, un faciès à *Scrobicularia plana* sera caractérisé par une granulométrie moyenne à fine et une forte dessalure, un faciès à *Cerastoderma edule* par une granulométrie moyenne et une faible dessalure, un faciès à *Corophium volutator* par un milieu estuarien saumâtre et un faciès à *Abra nitida* par une granulométrie fine et des conditions de salinité et de profondeur plus marines.

Si *Macoma balthica* est présent quasiment sur toute l'anse de l'Aiguillon, il est généralement associé à l'une ou l'autre de ces espèces caractéristiques de la « *Macoma community* ». En outre, leur répartition spatiale est telle que les **différents faciès** peuvent être plus ou moins distingués sur une carte (Figure 4-26) :

- 1- Tout d'abord, nous avons pu observer le faciès à *Corophium volutator* très localisé dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise en mars 2002. De même Hily (1976) n'avait observé le faciès à *Corophium volutator* que dans l'estuaire de la Charente et Thorin *et al.* (2001) ont déterminé un faciès à *Corophium arenarium* et *Bathyporeia sp.* à proximité des embouchures du Couenon et de la Sélune à l'Est de la Baie du Mont-Saint-Michel.
- 2- Tout comme Hily (1976), nous avons localisé un faciès à *Abra nitida* sur le domaine subtidal de l'anse de l'Aiguillon et notamment au niveau du chenal de Marans.
- 3- Ensuite, un faciès à *Cerastoderma edule* a également pu être localisé en aval de la pointe de l'Aiguillon. Ce même type de faciès a été rencontré dans la zone sablo-vaseuse du centre de la Baie du Mont Saint-Michel (Thorin *et al.* 2001).
- 4- Enfin, l'ensemble de la slikke de l'anse de l'Aiguillon est caractérisée par le faciès à *Scrobicularia plana*. Ce faciès est beaucoup plus restreint dans la Baie du Mont-Saint-Michel, où il est localisé dans la zone Ouest, vaseuse et protégée par le port de Cancale et les parcs ostréicoles (Thorin *et al.* 2001). De même ce faciès est réduit sur le littoral charentais à un faciès à dessalure peu abondant (Faure 1969). En outre, cette espèce, très euryhaline, est présente dans les estuaires de la Loire (Robineau 1986) et de la Gironde (Bachelet 1979, Bachelet *et al.* 1981).

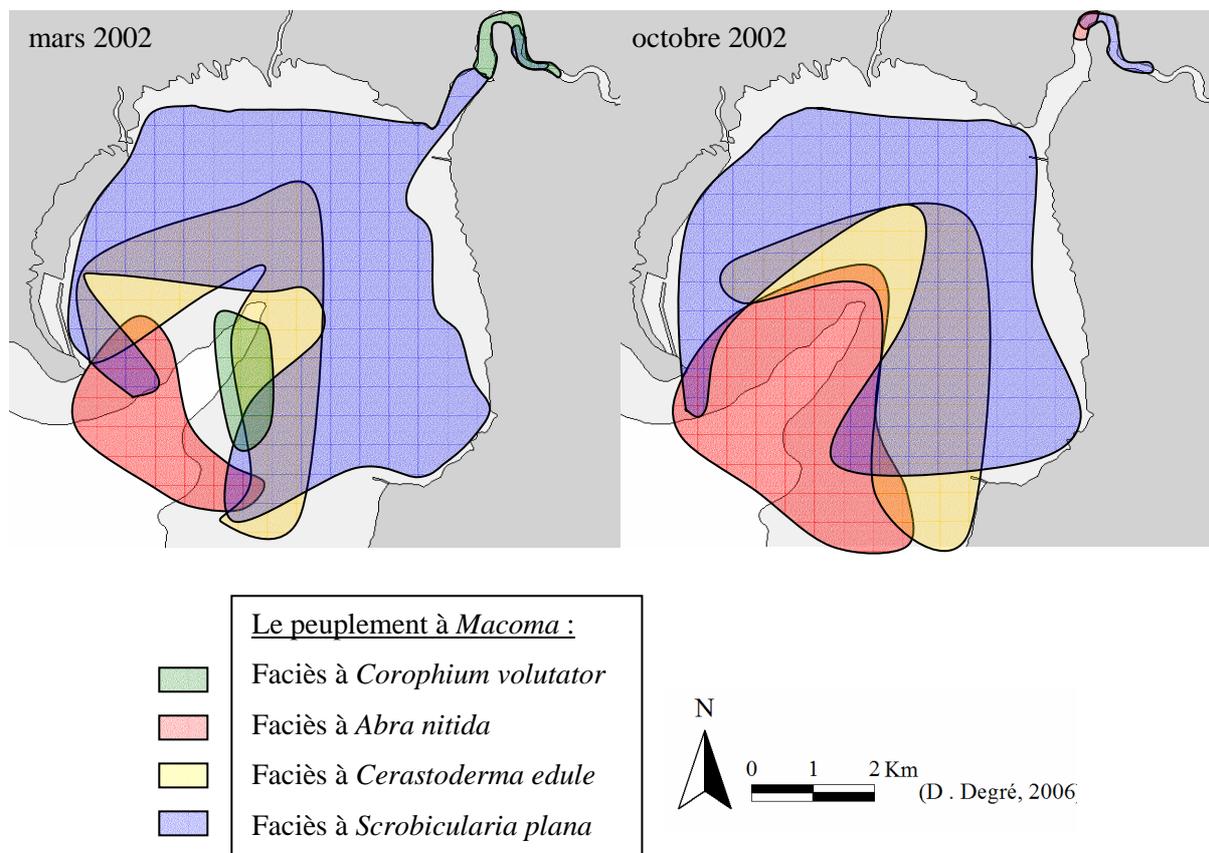


Figure 4-26 Délimitations des différents faciès du peuplement à *Macoma balthica* sur l'anse de l'Aiguillon en mars et octobre 2002 (zones vides = *Hydrobia ulvae* et/ou *Macoma balthica* seuls)

Les délimitations de ces faciès ne sont pas strictes, car les différents faciès peuvent se recouvrir partiellement (Figure 4-26). En outre, leur **localisation est dynamique**. Elle subit les variations saisonnières des paramètres bio-sédimentaires et plus encore les fortes variations de salinité (Chapitre 3) et dépend également des conditions de reproduction, de recrutement et de migration des juvéniles (Chapitre 5). En outre, certaines espèces n'ont pas les mêmes capacités de tri des particules entre leurs différentes écophases. Par exemple, les adultes de *Cerastoderma edule* peuvent supporter des fortes teneurs en matière organique et en seston, alors que les larves n'en sont pas capables et seront peu recrutées dans les zones trop vaseuses (Thorin *et al.* 2001).

4.4.3. Les principaux groupes trophiques

Nous avons constaté la **dominance des espèces de bivalves à régime alimentaire mixte** (dépositives-suspensives) en terme de biomasse et des **dépositives** en terme d'abondance sur les strates hypsométriques émergées pendant plus de 30 % du temps. Sur les parties émergées en moyenne 10 % du temps et les zones subtidales, ce sont les suspensives qui dominent. Cette distribution triviale est directement liée au mode de nutrition des bivalves : les dépositives broutent les microorganismes et les microalgues produites en surface des sédiments pendant l'émergence, tandis que les suspensives filtrent l'eau pour récolter les microorganismes, le phytoplancton et les microalgues remises en suspension lors de l'immersion (Dame 1996). En outre, la proportion de mollusques suspensives augmente dans la zone d'influence des apports sableux par la Pointe de l'Aiguillon. Cette répartition concorde avec celle observée par Bacher & Sauriau (1990) dans le bassin de Marennes-Oléron. En effet, il est couramment admis que les dépositives dominent dans les sédiments vaseux intertidaux et/ou subtidaux et les filtreurs dans les sédiments sableux et les zones de transit (Wolff 1973). Sur l'anse de l'Aiguillon, tout comme dans le bassin de Marennes-Oléron (Sauriau *et al.* 1989, Bacher & Sauriau 1990), la répartition des mangeurs de dépôt (stricts ou mixtes) est plus homogène que celle des suspensives. Ceci s'explique notamment par la diversité spécifique plus élevée en suspensives, dont les abondances restent toutefois très faibles par rapport aux espèces suspensives-dépositives leaders de la communauté. Cette apparente exclusion des suspensives par les dépositives, peut également s'expliquer par l'hypothèse émise par Newell (1979). Selon lui, cette exclusion amensale s'expliquerait par des remaniements bio-sédimentaires liés à l'activité des dépositives, qui augmenterait la production de biodépôts, stimulerait l'activité des micro-organismes et des micro-algues et réduirait par conséquent le pH et l'oxygène dissous. Cette exclusion des suspensives par les dépositives pourrait conduire, à l'échelle de l'évolution, à l'extinction de nombreux groupes de filtreurs benthiques (Thayer 1979 *in* Dame 1996). En outre, la faible proportion des suspensives par rapport aux détritivores pourrait traduire une bonne qualité du milieu. En effet, dans la baie de Swansea, en Angleterre, Smith & Shackley (2006) ont montré que lorsque les apports d'eaux usées sont réduits, la diminution de la matière organique particulaire en suspension et des

contaminants associés induit une diminution de la diversité en suspensivores (notamment des polychètes) et une augmentation des déposivores (notamment des amphipodes), mais ce phénomène reste à vérifier chez les mollusques.

4.4.4. Quelques facteurs influençant la distribution des mollusques

4.4.4.1. Quelques facteurs abiotiques

Nous avons mis en évidence une influence significative du **temps d'émersion**, du **diamètre moyen des sédiments** et de la **salinité** de l'eau interstitielle sur la répartition des biomasses de mollusques.

En effet, le **temps d'émersion** explique 27 % de la variabilité spatio-temporelle des biomasses en mollusques. Il influe fortement sur la répartition des différents groupes trophiques, tels que les déposivores stricts subissent de longues émergences (par exemple *Hydrobia ulvae* sur le schorre), les déposivores-suspensivores mixtes des durées d'émersion moyenne (par exemple *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* sur la haute et moyenne slikke) et les suspensivores stricts de courtes émergences (par exemple *Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis* sur la basse slikke ou le domaine subtidal).

De même, le **diamètre moyen** des sédiments et la **salinité** expliquent respectivement 8 et 7 % de la variabilité des biomasses en malacofaune. En effet, les principaux mollusques observés sur l'anse de l'Aiguillon ont une répartition qui s'explique bien par la tolérance des espèces aux sédiments fins et aux dessalures (notamment pour *Scrobicularia plana*) modélisée par Ysebaert & Meire (1999).

La **salinité** de la colonne d'eau a plus souvent été étudiée que celle de l'eau interstitielle. En outre, la plupart des études s'intéressant à l'influence de la salinité sur la répartition de la macrofaune concernent des peuplements estuariens (McLusky *et al.* 1993, Ysebaert *et al.* 1993, Gonzalez-Oreja & Saiz-Salinas 1999). Alors que dans l'estuaire du Forth, la macrofaune est plus pauvre dans la partie la plus marine (McLusky *et al.* 1993), dans l'estuaire de l'Escault elle y est plus riche que dans la zone la plus saumâtre (Ysebaert *et al.* 1993). Le bas estuaire contient en général des biomasses plus élevées, mais avec des individus à stratégie K, plus grands et longévifs comme *Scrobicularia plana*, et de productivité plus faible que les individus du haut estuaire (Gonzalez-Oreja & Saiz-Salinas 1999). Lorsque les variations de salinité sont brutales, avec plus de 25 ‰ de différence en quelques jours, la structure des peuplements estuariens constitue une succession de peuplements plus ou moins abondants en fonction de la sensibilité des espèces à la dessalure (Ritter *et al.* 2005). Sur l'anse de l'Aiguillon, nous avons constaté de fortes variations saisonnières de la salinité de l'eau interstitielle, cependant les peuplements de mollusques semblent peu affectés par ces variations, contrairement au petit amphipode *Corophium volutator*.

4.4.4.2. L'impact de la mytiliculture

La proximité des **élevages mytilicoles** peut également influencer les peuplements malacologiques de l'anse de l'Aiguillon. En effet, les cultures de moules ont un impact important sur les modifications bio-chimiques du sédiment en réduisant le nitrate en ammonium et en stimulant ainsi la réduction des sédiments et le métabolisme anaérobie (Nizzoli *et al.* 2006). Toutefois, l'impact des moules reste localisé (0-10 m) surtout lorsque les cultures de moules forment de larges bancs (Beadman *et al.* 2004). Sur la vasière intertidale de Bangor Pier au Pays de Galles, la richesse spécifique et l'abondance du benthos décroît lorsque la surface de conchyliculture augmente (Beadman *et al.* 2004). Cependant, la présence des moules semble favorable à l'installation de pélecypodes tel que les espèces du genre *Abra* et *Macoma balthica*, alors qu'elle est défavorable aux cirratulidés et aux amphipodes (Beadman *et al.* 2004). Dans la baie de Swansea au Pays de Galles, la mise en place d'activités mytilicoles a diminué la richesse spécifique et l'abondance des espèces benthiques, notamment en réduisant les peuplements de suspensivores au profit des carnivores et des dépositivores (Smith & Shackley 2004). Dans l'estuaire de l'Ythan, la mise en place de bancs de moules entraîne la colonisation par les crustacés épibenthiques, notamment par *Gammarus spp.* et *Jaera albifrons* (Ragnarsson & Raffaelli 1999). Dans le pertuis de Pelorus en Nouvelle Zélande, la mytiliculture a un impact positif sur l'abondance des polychètes et négatif sur celle des ophiures, mais uniquement lorsque l'hydrodynamisme est faible (Hartstein & Rowden 2004), ce qui est le cas dans l'anse de l'Aiguillon.

4.4.4.3. Mortalité et migrations larvaires ou post-larvaires

Etant donné que le stock de mollusques sur l'anse de l'Aiguillon est resté stable en biomasse entre les deux saisons, mais a augmenté de plus de 37 milliards d'individus en mars à plus de 123 milliards en octobre, la masse moyenne des individus a diminué. Cette augmentation du nombre d'individus et la diminution de la masse individuelle peuvent être reliées à de **forts recrutements ayant compensé en terme de biomasse la mortalité d'individus de grande taille entre mars et octobre.**

En outre, la comparaison des cartographies de mars et d'octobre met en évidence une perte de biomasse sur le schorre et la haute slikke en octobre par rapport à mars (environ 49 tonnes de masse sèche sans cendres disponible en moins), alors que la moyenne slikke (environ 12 tonnes en plus), la basse slikke et les bords de la Sèvre Niortaise (environ 0,7 tonnes en plus) ont vu leur biomasse disponible augmenter. Deux hypothèses peuvent expliquer ce phénomène : soit la mortalité des mollusques est supérieure en haut de vasière par rapport aux strates hypsométriques les plus basses, soit quelques mollusques ont migré de la haute à la moyenne ou basse slikke entre mars et octobre 2002. Des études antérieures sur la migration des bivalves semblent confirmer cette dernière hypothèse. En effet, chez *Macoma balthica*, les larves s'installent tout d'abord sur la haute slikke

(Beukema & De Vlas 1989, Hiddink & Wolff 2002), puis les juvéniles migrent ensuite vers la basse slikke (Azouzi *et al.* 2002). Au contraire, chez *Hydrobia ulvae*, Haubois *et al.* (2004) ont observé des importations continues de juvéniles en haut d'estran sur la vasière de Brouage, aboutissant, en fin de période de recrutement, à une différenciation spatiale de la structure de population avec une prédominance des juvéniles en haut d'estran et des adultes en milieu d'estran. Ceci semble confirmé par nos résultats cartographiques montrant une augmentation des effectifs et des biomasses des populations d'hydrobies sur le haut d'estran en octobre par rapport à mars.

Selon l'« habitat hypothesis » de Reise (1985), la mortalité des juvéniles serait accrue dans les biotopes périphériques à la population. En général, la mortalité des juvéniles est beaucoup moins élevée que celle des larves méiobenthiques de l'espèce (Sauriau 1992). Elle diminue également avec la taille des juvéniles et est moins élevée pour les micro-cohortes recrutées au printemps que pour celles recrutées à l'automne et de plus petite taille au moment du premier hiver (Sauriau 1992).

4.4.4.4. *Dynamique des populations de mollusques*

Il apparaît donc essentiel de tenir compte de la dynamique des populations de ces stocks. En effet, la variabilité saisonnière des abondances et de la structure de communauté du benthos est liée aux recrutements pour les augmentations de densité et à la mortalité lors de limitation en ressources trophiques et de pression de prédation (Reiss & Kröncke 2005). Les abondances en benthos sont donc sous les contrôles à la fois bottom-up de la part de leur nourriture et top-down de la part de leurs prédateurs.

4.4.5. *Répartition spatio-temporelle des stocks de mollusques*

4.4.5.1. *Niveau des stocks de mollusques sur l'anse de l'Aiguillon*

Sur l'anse de l'Aiguillon nous avons estimé le stock de mollusques disponibles à plus de 11 000 tonnes de masse fraîche aux deux périodes d'échantillonnage. Ce qui pour une surface de 37,45 km² de vasières et de chenaux équivaut à 306 tonnes.km². Ce stock est près de quatre fois plus élevé que celui estimé en 1984 dans le bassin de Marennes-Oléron. En effet, Sauriau (1987) a évalué le stock de mollusques non-cultivés des 180 km² du bassin de Marennes-Oléron à 14 000 ± 3 000 tonnes de masse fraîche, soit environ 80 tonnes.km². Toutefois, cette différence peut être liée à la compétition spatiale et trophique générée par l'abondance des parcs ostréicoles dans le bassin de Marennes-Oléron (Sauriau 1987).

4.4.5.2. *Influence de la stratégie d'échantillonnage*

L'estimation des stocks et l'analyse des structures de peuplement dépendent cependant de la stratégie d'échantillonnage adoptée. En effet, alors que les **stratégies d'échantillonnages** aléatoires,

systématiques et stratifiées donnent des estimations de densité de la macrofaune benthique similaires, une stratégie adaptée (sélection aléatoire de stations et lorsque dans une station le nombre d'individus récoltés est supérieur à la valeur critique, la station spatialement la plus proche est également échantillonnée) a tendance à sur-estimer les abondances des espèces peu abondantes et à sous-estimer celles des espèces peu abondantes et leurs variances (Cabral & Murta 2004). En outre, la structure des assemblages d'espèces dépend fortement de la **taille des mailles de tamis** et de la **distance entre les stations** en fonction des caractéristiques biologiques des populations (comportement alimentaire, mode de reproduction, mode de dispersion et histoire de vie). En effet, Warwick *et al.* (2006) ont montré que la structure des assemblages d'espèces benthiques variait fortement entre des échantillonnages tenant compte des individus de taille inférieure à 500 μm et ceux ne contenant que les individus de taille supérieure à 500 μm .

4.4.5.3. Analyses spatiales

Les **analyses spatiales univariées** ont permis de mettre en évidence des structures spatiales significativement proches dans des stations distantes de 0,25 à 2 km, mais significativement différentes dans des stations distantes de 3,5 km à 5,5 km, puis à nouveau proches dans des stations distantes de 7 à 9 km. En effet, la forme circulaire de l'anse induit une allure en dépression des corrélogrammes de Moran. Cette allure illustre une très forte anisotropie et conduit à conclure à la non auto-corrélation spatiale des données **multivariées** (indice de Mantel non significatif), alors que des dissemblances significatives sont observées entre les biomasses en mollusques de stations distantes de 0,5 à 2,5 km et des ressemblances significatives entre celles distantes de 4 à 8 km. Ces structures spatiales sont très différentes de celles observées dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher & Sauriau 1990), où l'échelle spatiale de l'auto-corrélation est de l'ordre de 2 km dans les directions privilégiées et jusqu'à 5 km dans les autres directions.

En **géostatistique**, des modèles de semi-variogrammes peuvent être utilisés pour modéliser les données spatiales et pour les interpoler (krigeage ou *kriging*). Lorsque les points d'échantillonnage sont trop distants les uns des autres, il est difficile d'estimer l'effet pépité. Ce paramètre, qui correspond à l'ordonnée à l'origine du semi-variogramme, illustre la part aléatoire pure qui ne peut être expliquée par l'information disponible quels que soient les points voisins considérés (Bacher & Sauriau 1990). Cet effet pépité peut être élevé en raison du caractère agrégatif à micro-échelle de nombreuses populations benthiques pouvant induire une forte hétérogénéité des distributions relevées à méso- et macro-échelle (Hughes 1970b, Haubois *et al.* 2002). Nous avons pu l'aborder par l'écart de biomasses entre les deux répliqués réalisés sur une même station. Toutefois, il mériterait d'être précisé sur différentes classes de distances entre les points et cela dans chaque strate hypsométrique.

Lorsqu'il existe des différences de structure selon les directions, comme cela a été montré dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher & Sauriau 1990) et sur l'anse de l'Aiguillon, il y a

anisotropie. Dans notre étude, cette anisotropie résulte de la géomorphologie de l'anse. En effet, les vasières de l'anse de l'Aiguillon se répartissent de manière concentrique autour du chenal de Marans qui les sépare dans un axe NNE-SSO Ceci ne permet pas de modéliser correctement la structure spatiale des données, car il n'existe pas une seule distance à partir de laquelle les points voisins n'ont plus d'influence sur le point considéré, et par conséquent nous ne pourrions estimer le palier et la portée d'un semi-variogramme (Bacher & Sauriau 1990). Afin de s'affranchir de cette anisotropie, différents corrélogrammes pourraient être construits dans chaque strate hypsométrique sur la vasière Vendéenne, puis sur la vasière Charentaise. Le découpage de la zone d'étude en strates a ainsi permis à Simard *et al.* (1992) de mettre en évidence des structures spatiales des crevettes propres à chaque strate. Un nouveau plan d'échantillonnage stratifié par degré d'émersion permettrait de s'affranchir de l'effet des différents niveaux de biomasse observés dans chaque strate et de mieux expliquer la structure spatiale des peuplements de mollusques de l'anse de l'Aiguillon par une structure emboîtée de différents modèles d'auto-corrélation spatiale.

4.4.5.4. Dynamique des stocks à long terme

Si nous avons constaté des variations saisonnières des abondances en mollusques, mais une stabilité des biomasses sèches sans cendres disponibles, nous pouvons nous poser la question de la stabilité temporelle à long terme de ces estimations saisonnières d'abondance et de biomasse. En effet, Dörjes *et al.* (1986) ont montré que les biomasses du zoobenthos intertidal peuvent varier d'un facteur 10 sur quelques années d'intervalle. Cette variabilité spatio-temporelle des peuplements benthiques dépend des paramètres démographiques des populations, notamment de la mortalité juvénile et de la réussite ou de l'échec des recrutements (Bachelet 1980, 1987), en fonction de fluctuations hydroclimatiques saisonnières et/ou interannuelles. En effet, un hiver rude peut induire de fortes mortalités juvéniles mais stimuler le recrutement printanier suivant (Essink *et al.* 1991). Des épisodes venteux peuvent disperser les larves des espèces planctonotrophes sur une quinzaine de kilomètres (Armonies 2000) ou provoquer des remaniements sédimentaires influençant toute la communauté benthique (Turner *et al.* 1995). Des changements hydrographiques (stagnation des eaux, stratification des conditions de salinité et d'oxygène ...) peuvent avoir un impact majeur sur la distribution des peuplements (Laine 2003). En outre, et plus particulièrement dans les estuaires, des épisodes d'enrichissement nutritif peuvent induire une eutrophisation temporaire influant sur l'ensemble de la chaîne trophique par des mécanismes de contrôle top-down / bottom-up (Posey *et al.* 2006).

De manière générale, les espèces opportunistes sont distribuées plus irrégulièrement dans le temps et l'espace (notamment dans des micro-habitats restreints au sein de zones perturbées), tandis que les espèces à l'équilibre sont distribuées régulièrement (McCall 1978). En effet, les espèces opportunistes à stratégie r ont une vie sédentaire à l'interface sédiment - eau les rendant plus vulnérables aux perturbations physiques, mais leur mode de reproduction rapide et de large dispersion

leur confère des capacités de colonisation et de compétition. Au contraire, les espèces d'équilibre adoptent une stratégie K avec une vie enfouie, mais pas ou peu de capacité de dispersion. En outre, les espèces à larves lécitotrophes sont moins sensibles aux perturbations liés à des tempêtes que les espèces à larves planctotrophes (McCall 1978). Selon Gonzalez-Oreja & Saiz-Salinas (1999), *Scrobicularia plana* est une espèce longévive à croissance lente et faible productivité qui est sensible aux événements catastrophiques et dont la présence d'individus adultes de grande taille permet de conclure à la régularité des conditions environnementales.

Il est donc important de suivre la structure spatiale des communautés sur une échelle temporelle suffisante pour détecter les variations temporelles uniquement liées au cycle de vie des espèces. Ainsi, dans les zones peuplées par des espèces longévives, il faudra réaliser une étude à long terme bien au delà des 5 à 6 années de vie d'une cohorte. C'est notamment le cas sur l'anse de l'Aiguillon, où la plupart de la biomasse est représentée par les deux espèces longévives de bivalves : *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*.

4.5. Conclusion

Les cartographies saisonnières des peuplements de mollusques ont mis en évidence la **variabilité spatiotemporelle moyenne de la malacofaune**, à la fois en terme de diversité, de structure de peuplements et de stocks disponibles ou ingestibles et profitables.

En effet, la **richesse spécifique** et la **diversité** sont faibles en moyenne, mais plus élevées en octobre qu'en mars et plus sur la basse slikke et le domaine subtidal que sur le reste de l'anse. En outre, la haute slikke est marquée par une faible régularité des espèces, en raison de la dominance de *Hydrobia ulvae* et *Scrobicularia plana*. La dominance de ces deux espèces explique également la dominance des dépositivores en terme d'abondance et des suspensivores-dépositivores en terme de biomasse sur la haute slikke.

En outre, les différents **peuplements et faciès malacologiques** observés sont plus ou moins abondants et dispersés en fonction de la saison. Alors que le peuplement à *Abra nitida* est surtout localisé en sortie du chenal de Marans, celui à *Macoma balthica* domine sur toute la slikke. Il est représenté par son faciès à *Cerastoderma edule* sur la moyenne slikke, essentiellement sur la partie vendéenne, par son faciès à *Corophium volutator* dans le bas estuaire de la Sèvre Niortaise, uniquement en mars, et par son faciès à *Scrobicularia plana* qui domine largement sur toute la haute slikke.

De même, les **stocks de mollusques** sont marqués par une forte disparité spatiale avec plus de la moitié des effectifs et environ $\frac{3}{4}$ des biomasses sèches sans cendres sur la **haute slikke**. La

variabilité saisonnière des stocks s'observe non seulement sur les abondances totales (triplément des effectifs entre mars et octobre 2002), mais aussi sur les biomasses par strate hypsométrique. En effet, alors que les biomasses totales sont restées stables avec plus de 11 000 tonnes de mollusques sur les 37,45 km² de l'anse de l'Aiguillon, une diminution des biomasses disponibles sur le schorre et la haute slikke et une augmentation sur la moyenne et la basse slikkes ont été mises en évidence. L'hypothèse émise de migrations post-larvaires mérite d'être confirmée ou infirmée par des études *in situ* des processus de *settlement* et de *post-settlement* chez les mollusques et en particulier chez *Scrobicularia plana* dont les capacités de migration n'ont, à notre connaissance, jamais été étudiées.

La biomasse sèche sans cendres représente environ 3 % de la biomasse fraîche totale et est constituée de 62 à 83 % de scrobiculaires. Toutefois, alors que les stocks **disponibles** en *Hydrobia ulvae* et *Macoma balthica* sont composés en majorité d'individus de taille ingestible et profitable par tous les limicoles, ceux de *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana* sont composés en majorité d'individus de taille supérieure à la **taille maximale ingestible** par les limicoles à bec court, mais toujours ingestible par les limicoles à long bec.

La distribution spatio-temporelle des biomasses en mollusques est sous l'influence significative du **temps d'émersion**, du **diamètre moyen des sédiments** et de la **salinité**. Ainsi, les biomasses les plus élevées en *Scrobicularia plana* sont localisées dans les stations émergées pendant le plus de temps et celles de *Cerastoderma edule* dans les stations sous l'influence des apports en sable par la pointe de l'Aiguillon. La salinité, qui varie fortement entre les deux saisons, permet de distinguer l'espèce la plus euryhaline *Scrobicularia plana* des autres mollusques.

L'analyse spatiale nous a permis de mettre en évidence une forte **anisotropie** des biomasses en mollusques en raison de la forme circulaire de l'anse de l'Aiguillon et de l'orientation Nord-Est – Sud-Ouest du chenal de Marans. Si les stations les plus proches se ressemblent, les stations les plus éloignées se ressemblent également. Ainsi, les variogrammes ont une forme en dépression telle que les stations moyennement distantes diffèrent. Nous proposons donc de réaliser un nouvel **échantillonnage stratifié par niveau hypsométrique** et de renouveler les analyses spatiales par strates, afin de préciser la structure spatiale des peuplements de mollusques à chaque niveau d'émersion.

Enfin, ayant mis en évidence une variabilité saisonnière des stocks, il nous apparaît essentiel de poursuivre ce type de suivi à plus long terme. Cela permettrait d'estimer la variabilité inter-annuelle de ces stocks face aux éventuelles perturbations climatiques et anthropiques et d'évaluer la capacité de résilience du système. En effet, la dynamique et la pérennité des systèmes benthiques sont sous l'influence de facteurs abiotiques contraignants et de facteurs biotiques structurants tels que si l'amplitude des fluctuations des peuplements n'est pas trop élevée et si l'élasticité ou vitesse de retour est suffisante, les systèmes puissent revenir à leur état d'équilibre (Glémarec 1993).

Chapitre 5 :

*Dynamique des stocks de bivalves,
proies pour les limicoles*

5. Dynamique des stocks de bivalves, proies pour les limicoles sur l'anse de l'Aiguillon

5.1. Introduction

Différents mécanismes de régulation, biotiques ou abiotiques, affectent les populations benthiques en termes d'abondance, de biomasse et de structure démographique. Ils régulent par conséquent les stocks et modifient leur productivité. Parmi les mécanismes abiotiques, nous pouvons citer la granulométrie (Bouma *et al.* 2001), les courants (Beukema & De Vlas 1989) ou la température (Dekker & Beukema 1999). Les mécanismes de régulation biotiques peuvent être intrinsèques ou extrinsèques aux populations. Les premiers, d'ordre physiologique ou ontogénique, influent directement sur les recrutements, la mortalité et la croissance des individus de chaque population. Les seconds dépendent de la disponibilité des ressources trophiques (Page & Lastra 2003, Rossi *et al.* 2004, Ward & Shumway 2004) et d'interactions intra-spécifiques (compétition et effet de masse) et interspécifiques (compétition, parasitisme, prédation et sélectivité des prédateurs (Richards *et al.* 1999, Mascaro & Seed 2001, Hiddink *et al.* 2002a)).

La dynamique des populations de bivalves a fait l'objet de nombreuses études au cours du siècle dernier. En particulier, *Macoma balthica* a été abondamment étudiée en terme de reproduction (Caddy 1967, De Wilde & Berghuis 1978), de migration larvaire (Beukema & De Vlas 1989, Armonies 1992, Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Hiddink *et al.* 2002b, Hiddink & Wolff 2002), et de croissance (De Wilde 1975, Beukema *et al.* 1976, Ankar 1980, Bachelet 1980, Beukema & Meehan 1985) sur les côtes Nord-Européennes, tandis que *Scrobicularia plana* a fait l'objet d'études de dynamique de population (Hughes 1970b, Essink *et al.* 1991, Sola 1997, Degré 2001), de reproduction (Sola 1997, Rodriguez-Rua *et al.* 2003) et de croissance (Bachelet 1981, Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983, Guerreiro 1998). En revanche, *Abra tenuis*, petit bivalve moins fréquent et non-longévif, n'a été que peu étudié en terme de dynamique des populations (Gibbs 1984, Bachelet 1989, Dekker & Beukema 1993, Holmes *et al.* 2004).

En outre, *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* sont connus pour être des proies préférentielles de nombreux limicoles (Zwarts & Blomert 1992, Moreira 1994, 1997). Cependant, les limicoles ne consomment qu'une partie du stock accessible, lui-même ne représentant qu'une fraction du stock disponible (Zwarts & Wanink 1989, Zwarts *et al.* 1994).

Ce chapitre a pour but de définir 1- les **variations spatiales et temporelles des stocks de bivalves**, 2- leur **enfouissement** et 3- leur **productivité** sur l'anse de l'Aiguillon.

En effet, les stocks de bivalves représentent la **fraction disponible** pour les prédateurs (Figure 5-1). Elle dépend des différents paramètres de dynamique des populations de proies et de leur productivité. Cependant, seule une fraction de ce stock est réellement consommée par les prédateurs. Cette fraction dépend de leur taux de prise et de leur sélectivité dans la **fraction profitable** des proies. Or, la profitabilité des proies pour les prédateurs représente le gain énergétique par rapport aux coûts énergétiques liés à la détectabilité, l'accessibilité des proies lors de la recherche de nourriture et aux coûts énergétiques liés à son ingestion et sa digestion par les prédateurs lors de la prise alimentaire (Figure 5-1). Selon la théorie de l'*optimal foraging* (Stephens & Krebs 1986), le gain énergétique lié à l'activité de nourrissage doit être supérieur aux pertes, afin de faire face à la demande énergétique des animaux pour leur croissance, leur reproduction, leur mue ou leur migration.

Afin de définir la **fraction disponible** et la **fraction accessible** des stocks de bivalves pour les limicoles (cases grisées de la Figure 5-1), 1- un suivi de dynamique du peuplement de bivalves a été réalisé en terme de **diversité** et d'**abondance** en trois stations de la haute slikke, 2- les populations des trois principales espèces (*Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis*) ont été étudiées en termes de **répartition verticale** 3- et de **paramètres démographiques** (recrutement, croissance pondérale, et production secondaire).

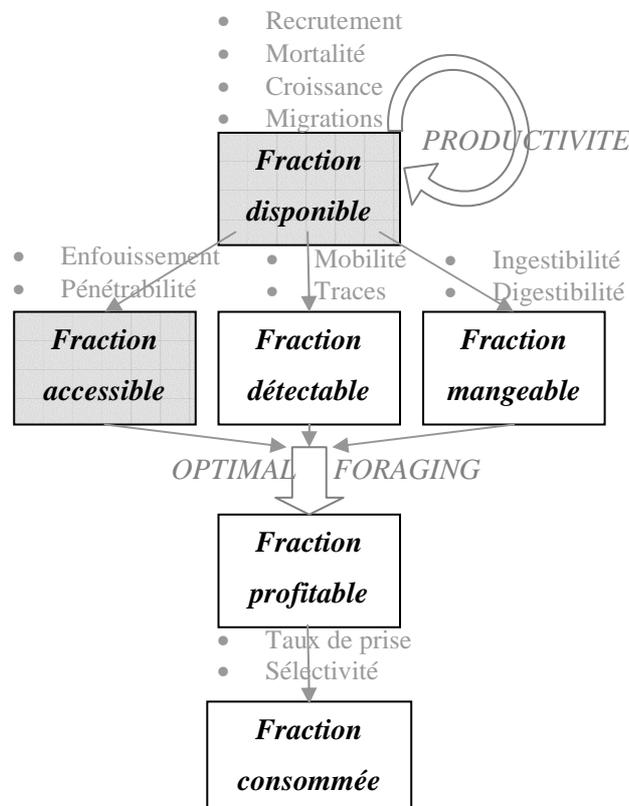


Figure 5-1 Schéma représentant les différents processus (gris) définissant quelle fraction (noir) des proies disponibles est réellement consommée par les prédateurs

5.2. Matériel et Méthodes

5.2.1. Méthodes d'échantillonnage

5.2.1.1. Dynamique du suivi et choix des stations

Un échantillonnage mensuel a donc été réalisé **en trois stations** de la haute slikke, identiques à celles utilisées pour le suivi des paramètres sédimentaires (Figure 3-3), et choisies pour leur accueil remarquable en limicoles (observations ornithologiques réalisées par les agents de l'ONCFS et de la LPO) et pour leur abondance en bivalves. En effet, la haute slikke vaseuse sous influence estuarienne est le milieu préférentiel de *Scrobicularia plana* (da Costa 1778) (Bachelet 1979, Sauriau 1992), dont les biomasses sont élevées sur l'anse de l'Aiguillon. Les trois stations sont nommées Luçon (pour celle localisée à l'Est du canal de Luçon), Esnandes (pour celle située entre le canal du Curé et la pointe Saint-Clément) et Aiguillon (pour la dernière au nord de la pointe de l'Aiguillon).

5.2.1.2. Stratégie d'échantillonnage

Sur ces trois stations, deux types d'**échantillonnage aléatoire** (afin de minimiser les biais dans l'estimation des abondances et des paramètres démographiques liés à la distribution agrégative de ces espèces benthiques endogées) et **répété mensuellement** ont été réalisés. Pour répondre aux objectifs 1 et 2 de définition de la diversité et de la répartition verticale des bivalves, un premier échantillonnage a été effectué de janvier 2002 à janvier 2003, au moyen de triplicats de carottage d'une profondeur de 30 cm et de diamètre 15 cm (soit une unité d'échantillonnage de 0,0177 m² de surface). Ces carottes ont été découpées *in situ* en plusieurs tranches selon la profondeur : 0-1, 1-2, 2-3, 3-4, 4-5, 5-10, 10-20, 20-30 cm. Les sous-échantillons ont été référencés selon la date, la station et le réplicat de prélèvement et selon la profondeur de la tranche. Pour répondre au 3^{ème} objectif de structuration des populations de *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis*, un second échantillonnage a été réalisé de janvier 2002 à avril 2003, au moyen de 6 réplicats de carotte de 23 cm de diamètre et 20 cm de profondeur (soit une unité d'échantillonnage de 0,0415 m²).

5.2.1.3. Traitement des échantillons

Les prélèvements sont tout d'abord tamisés à l'eau de mer sur une maille de 500 µm et conservés dans du formol dilué à 4 % à l'eau de mer. Ensuite, chaque échantillon est abondamment rincé à l'eau courante sur un tamis, et trié "à vue" pour les individus les plus gros. Pour les espèces de taille réduite et les juvéniles, une coloration au rose Bengale a été systématiquement réalisée au préalable afin de faciliter la distinction entre organismes et débris sous la loupe binoculaire. Les individus, ainsi triés par espèce et par échantillon, sont alors stockés dans de l'alcool à 70 %.

5.2.2. Méthode de suivi de la dynamique des populations de bivalves

5.2.2.1. Recrutement

D'un point de vue biologique, l'arrivée des larves sur le fond, ou « sédentarisation », et leur métamorphose en post-larves benthiques constituent la phase de « recrutement » (Bachelet 1987). D'un point de vue halieutique, le **recrutement** correspond à l'apparition des jeunes dans le tamis de prélèvement (Robineau 1986). La date du recrutement dépend donc de deux facteurs : la date de la ponte correspondante et la maille de tamisage de l'échantillon (ici 500 μm).

5.2.2.2. Structures de population

Par définition, une **classe d'âge** correspond au nombre de 1^{ers} janvier franchis par un individu. Les G0 sont donc les individus de l'année, et les G1, ceux de l'année précédente. L'âge peut être déterminé par la lecture de stries de ralentissement de croissance hivernaux relativement bien visibles (Robineau 1986). Cependant, pour les individus les plus âgés, cette lecture est rendue délicate par l'érosion de la coquille, ainsi ces individus sont regroupés dans une classe d'âge supérieure ou égale à cinq ans : G5⁺.

Les bivalves ont été mesurés dans leur **longueur**, c'est-à-dire selon l'axe antéro-postérieur des animaux (Robineau 1986), au moyen d'un pied à coulisse pour les individus de taille supérieure à 10 mm et d'une loupe binoculaire pour les juvéniles. Les individus sont regroupés par classes de tailles, afin de réaliser des histogrammes de fréquence de longueur. Le choix de l'intervalle de classe est déterminant pour la structure des histogrammes (Robineau 1986). Les **classes millimétriques** ont été utilisées dans l'étude des populations de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*, comme préconisé par Bachelet (1987), tandis que pour la population de *Abra tenuis* les individus sont regroupés par classes demi-millimétriques.

5.2.2.3. Relation taille-poids

Chaque mois, une trentaine d'individus est sélectionnée aléatoirement dans toutes les classes de taille dans les populations de *Scrobicularia plana*. Ces individus sont ensuite décoquillés, séchés (48 h à 50°C) et pesés pour obtenir le poids sec (ou Dry Weight) au 1000^{ème} de gramme près, puis calcinés (4 h à 450°C). Enfin, du poids des cendres (Ash Weight) alors obtenu, le **poids sec sans cendres** (ou Ash Free Dry Weight) est déduit par simple soustraction : $\text{AFDW} = \text{DW} - \text{AW}$. La biomasse individuelle est généralement exprimée comme une **fonction puissance** de la longueur des individus : $W = a * L^b$ où b, le coefficient d'allométrie prend la valeur 3 en situation d'isométrie.

5.2.2.4. Production et productivité

Lamotte (1973) définit la **production** d'un organisme comme le gain de poids de cet organisme durant un temps déterminé, gain auquel il faut ajouter le poids des éléments éventuellement fabriqués mais perdus ou émis (gamètes, exuvies, mucus ...). Il conseille d'exprimer cette production par son équivalent énergétique (calories ou joules). A l'échelle de la population, la production est la quantité de matière organique produite par un stock donné, vivant sur une unité de surface pendant un temps donné. La production est donc un flux exprimé par unité de temps et de surface. Il existe plusieurs méthodes d'évaluation de la production, dont deux ont été appliquées à *Scrobicularia plana* par Bachelet (1982). La première repose sur « **la somme des accroissements pondéraux** ». Elle estime la production somatique annuelle de la population par les intégrations algébriques de la courbe d'Allen de chaque cohorte. Mais c'est la seconde méthode dite de « **la somme des pertes** », énoncée par Boysen-Jensen (1919), qui est présentée dans ce chapitre. En effet, la somme des pertes tient compte non seulement de l'accroissement pondéral du stock survivant ΔB ($B_{\text{finale}} - B_{\text{initiale}}$), mais aussi de la production perdue E , c'est-à-dire l'élimination à la fois par mortalité naturelle, par prédation et par émigration. Cette élimination, calculée pour chaque cohorte entre deux mois consécutifs, est la perte ou le recrutement d'individus (ΔN) multiplié par leur masse individuelle moyenne (\bar{W}_i). L'élimination annuelle de la population est la somme des éliminations annuelles de chaque cohorte, c'est-à-dire la somme dans le temps de toutes les éliminations consécutives de chaque classe d'âge.

$$P_{g2} = \Delta B + E$$

$$\Delta B = \sum_{i=1}^{i=n} N_{t+\Delta t} \cdot W_{t+\Delta t} - \sum_{i=1}^{i=n} N_t \cdot W_t$$

$$E = \sum_{i=1}^{i=n} \sum_{t=0}^{t=1} \Delta N_i \cdot \bar{W}_i$$

Ainsi, la quantité de matière perdue pour la population elle-même peut être considérée comme gagnée pour le réseau trophique. Afin d'estimer les bornes les plus larges possibles de cette production, les calculs suivants ont été effectués :

$N_{t \min} = N_{t(moy - ET)}$	$\Delta N_{\min} = N_{t+1 \min} - N_{t \max}$	$E_{\min} = \Delta N_{\min} \cdot \bar{W}_{\max}$
$N_{t \max} = N_{t(moy + ET)}$	$\Delta N_{\max} = N_{t+1 \max} - N_{t \min}$	$E_{moy} = \Delta N_{moy} \cdot \bar{W}_{moy}$
$W_{t \max} = W_{t(moy + ET)}$	$\bar{W}_{\max} = (W_{t \max} + W_{t+1 \max}) / 2$	$E_{\max} = \Delta N_{\max} \cdot \bar{W}_{\max}$
	$\Delta B_{\min} = B_{t+\Delta t \min} - B_{t+\Delta t \max}$	$Pg_{2 \min} = \Delta B_{\min} - E_{\max}$
$B_{t \min} = B_{t(moy - ET)}$	$\Delta B_{moy} = B_{t+\Delta t moy} - B_{t+\Delta t moy}$	$Pg_{2 moy} = \Delta B_{moy} - E_{moy}$
$B_{t \max} = B_{t(moy + ET)}$	$\Delta B_{\max} = B_{t+\Delta t \max} - B_{t+\Delta t \min}$	$Pg_{2 \max} = \Delta B_{\max} - E_{\min}$

Pour les populations de *Scrobicularia plana*, le calcul de la production secondaire prend en compte la variation de la relation taille-poids entre deux mois successifs, tandis que pour les populations de *Macoma balthica* et *Abra tenuis*, seule une estimation de la production secondaire a été réalisée au moyen des relations taille-poids moyennes annuelles estimées lors des cartographies.

La production secondaire peut être rapportée à la biomasse qui est à son origine. Le rapport P/\bar{B} représente la **productivité** ou *turn-over ratio* de la population. L'estimation de la productivité d'une espèce au sein d'un réseau trophique constitue un moyen d'évaluation de l'importance de cette espèce vis-à-vis de la structure et du fonctionnement de l'écosystème auquel il appartient (Bachelet 1982). Ainsi, dans un écosystème estuarien de productivité biologique très élevée, l'étude de la productivité des populations les plus abondantes est essentielle. La variabilité intraspécifique de ce rapport P/\bar{B} est liée au cycle biologique de l'espèce (nombre de générations annuelles, structure en âge et en taille des populations) (Bachelet 1982). Une corrélation négative significative entre productivité et longévité des populations a par ailleurs été mise en évidence par de nombreux auteurs cités par Bachelet (Zaika, 1970 ; Lévêque *et al.*, 1977 ; Robertson, 1979). Bachelet (1982) a également relevé des forts rapports P/\bar{B} dans des populations mono-cohortes de *Scrobicularia plana*, atypiques pour cette espèce longévive.

5.2.3. Analyses statistiques des données

Des analyses de variance simples et multiples ont été réalisées au moyen du logiciel MINITAB pour tester l'influence des facteurs « espèce », « mois », « station », « profondeur » sur d'une part le logarithme de l'abondance des principales espèces de bivalves et d'autre part sur les fréquences d'abondance et de biomasse moyennes des individus par tranche de profondeur. Le test de Bartlett a été utilisé pour tester l'homoscédasticité des données, et la normalité des résidus a été vérifiée par le test de Ryan-Joiner. Des tests de Tukey ont été effectués pour les comparaisons *a posteriori* de moyennes.

5.3. Résultats

5.3.1. Evolution des abondances des bivalves de la haute slikke

Le suivi des peuplements de bivalves en trois stations de l'anse de l'Aiguillon (Figure 5-2) montre la dominance des trois espèces *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis* sur les deux stations vaseuses, mais à des abondances jusqu'à deux fois supérieures à Esnandes (respectivement 3073 ± 177 , 406 ± 234 et 68 ± 90 ind.m⁻²) par rapport à Luçon (respectivement 1180 ± 647 , 99 ± 57 et 374 ± 205 ind.m⁻²). En revanche, sur la station sablo-vaseuse de la pointe de l'Aiguillon, les abondances de ces mêmes espèces sont faibles (respectivement 118 ± 441 , 84 ± 75 et 167 ± 310 ind.m⁻²) et ne peuvent donc faire l'objet d'une étude de dynamique des populations (Tableau 5-1).

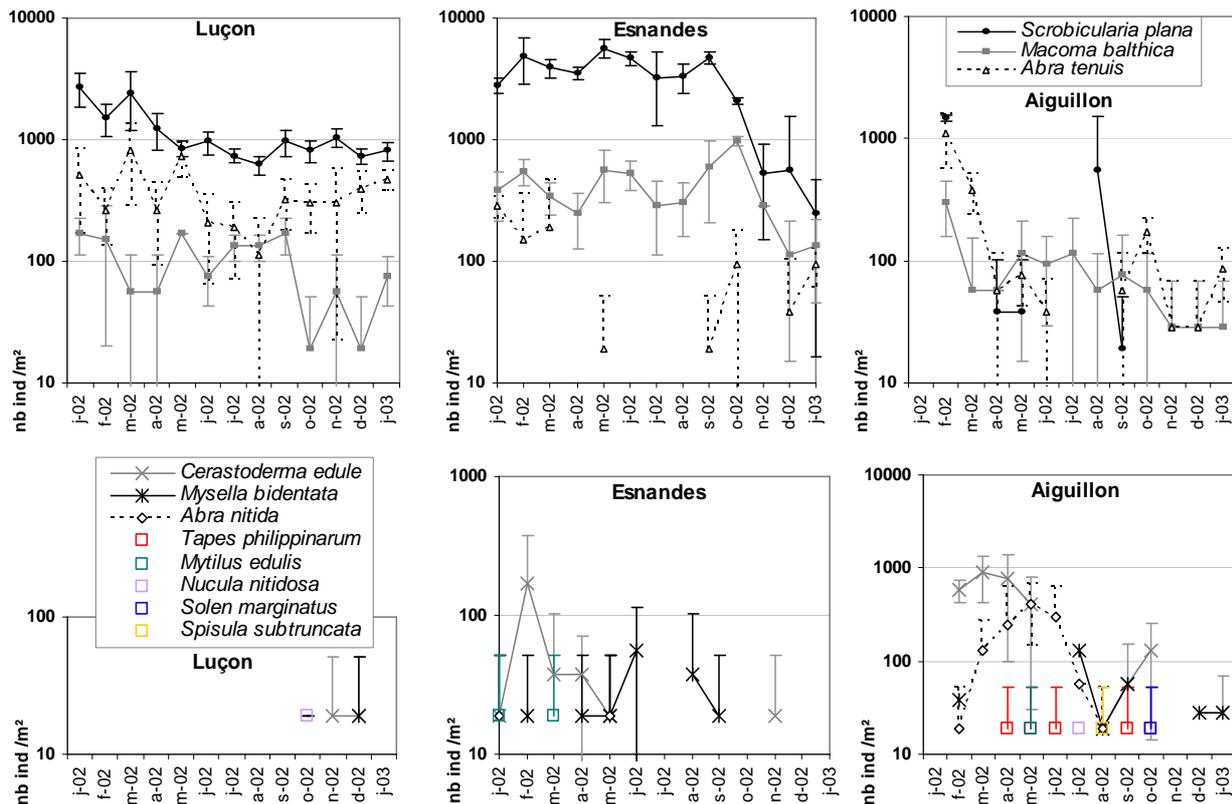


Figure 5-2 Evolution saisonnière des densités de bivalves (exprimées en nombre d'individus au mètre carré sur une échelle logarithmique) dans les trois stations de l'anse de l'Aiguillon (Luçon, Esnandes et Aiguillon)

Nous pouvons cependant noter que si l'abondance des individus est minimale à l'Aiguillon, la diversité spécifique des peuplements de bivalves est maximale dans cette dernière station. En effet, la richesse spécifique est de 11 à l'Aiguillon, 7 à Esnandes et 6 à Luçon.

La population la plus abondante de *Cerastoderma edule* a été observée dans la station de l'Aiguillon (en moyenne 240 ± 331 ind.m⁻²) et son abondance atteint 887 ind.m⁻² en mars 2002 (Tableau 5-1). Cependant, elle est absente en juin - juillet et en novembre - décembre 2002. C'est également à l'Aiguillon qu'*Abra nitida* est la plus fréquente et la plus abondante (99 ± 144 ind.m⁻²). Le petit commensal d'échinodermes, *Mysella bidentata*, a été observé régulièrement dans les trois stations, mais à de faibles abondances (19 ind.m⁻² uniquement en décembre 2002 à Luçon, 19 à 57 individus en février, avril, mai, juin, août et septembre 2002 à Esnandes et 132 ind.m⁻² au maximum à l'Aiguillon en juillet) (Tableau 5-1).

Cinq autres bivalves ont été observés ponctuellement. Il s'agit de *Tapes philippinarum*, *Solen marginatus* et *Spisula subtruncata*, présents uniquement à l'Aiguillon, de *Mytilus edulis*, observé à l'Aiguillon comme à Esnandes et de *Nucula nitidosa*, à l'Aiguillon comme à Luçon (Tableau 5-1).

Tableau 5-1 Moyennes et écarts-types des abondances ($N.m^{-2}$) et des logarithmes $\ln(N+1)$ de chacune des espèces de bivalves observée, et du peuplement total en bivalves (0,00 = espèce absente)

	Abondances.m ⁻²			Ecart-types abondances			Moyennes des $\ln(N+1)$			Ecart-types des $\ln(N+1)$		
	Luçon	Esnandes	Aiguillon	Luçon	Esnandes	Aiguillon	Luçon	Esnandes	Aiguillon	Luçon	Esnandes	Aiguillon
<i>Scrobicularia plana</i>	1179,65	3073,19	177,62	647,21	1770,62	441,53	6,97	7,72	1,99	0,47	2,01	2,60
<i>Macoma balthica</i>	98,67	406,28	84,10	57,19	233,78	74,85	4,39	5,85	4,20	1,98	0,77	2,19
<i>Abra tenuis</i>	374,35	68,20	167,41	205,02	90,31	309,56	5,80	2,67	3,78	1,16	2,46	2,48
<i>Cerastoderma edule</i>	2,90	23,22	239,71	7,08	46,30	330,51	0,46	1,65	3,43	0,91	1,85	3,04
<i>Mysella bidentata</i>	1,45	13,06	25,15	5,23	17,87	38,64	0,23	1,51	1,86	0,65	1,66	1,96
<i>Abra nitida</i>	0,00	2,90	99,03	0,00	7,08	143,68	0,00	0,46	2,68	0,00	0,91	2,59
<i>Mytilus edulis</i>	0,00	2,90	1,57	0,00	7,08	5,45	0,00	0,46	0,25	0,00	0,91	0,70
<i>Nucula nitidosa</i>	1,45	0,00	1,57	5,23	0,00	5,45	0,23	0,00	0,25	0,65	0,00	0,70
<i>Solen marginatus</i>	0,00	0,00	1,57	0,00	0,00	5,45	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,70
<i>Spisula subtruncata</i>	0,00	0,00	1,57	0,00	0,00	5,45	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,70
<i>Tapes philippinarum</i>	0,00	0,00	7,86	0,00	0,00	9,71	0,00	0,00	1,25	0,00	0,00	1,46
Total	1658	3590	807	784	1918	970	7,33	7,94	6,10	0,43	1,11	1,32

Différentes analyses de variances (précédées de test d'homogénéité des variances et suivies de classification de Tukey, voir Annexe 4) ont permis de montrer que :

1- Les populations de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* ont des logarithmes d'abondance plus variables à Esnandes qu'à Luçon ou l'Aiguillon, alors que c'est à l'Aiguillon que les logarithmes d'abondance de *Cerastoderma edule*, *Abra tenuis* et *Mysella bidentata* sont les plus variables.

2- À Luçon, seul le logarithme de l'abondance de *Scrobicularia plana* varie significativement selon le mois. À Esnandes, seuls les logarithmes des abondances de *Macoma balthica* et *Abra tenuis* varient significativement selon le mois ; tandis qu'à l'Aiguillon ce sont les logarithmes des abondances de *Cerastoderma edule*, *Abra nitida* et *A. tenuis* qui varient significativement selon la date de prélèvement.

3- A l'Aiguillon les abondances en bivalves varient selon la saison (Pour *Abra tenuis* et pour *Cerastoderma edule* les maxima d'abondances sont observés en février-mars 2002 et les minima respectivement en juillet-août et juin-juillet 2002, tandis que pour *A. nitida* les maxima sont observés en mai-juin 2002 et l'abondance est minimale en automne-hiver.). Esnandes et Luçon, les abondances en bivalves varient soit selon la saison, soit d'un mois sur l'autre. (*A. tenuis* subit les mêmes variations saisonnières d'abondance à Esnandes qu'à l'Aiguillon, avec un maximum hivernal (en janvier 2002) et un minimum estival (de juin à août 2002). Les variations significatives d'abondance de *Macoma balthica* à Esnandes sont plus mensuelles que saisonnières avec un maximum en octobre 2002 et un minimum en décembre 2002. Pour *Scrobicularia plana* à Luçon la diminution des effectifs est significative au cours du suivi, avec un maximum en janvier 2002, suivi d'abondances élevées de février à avril, et plus faibles de mai 2002 à janvier 2003 avec un minimum en août 2002.)

5.3.2. Répartition verticale des bivalves de la haute slikke

5.3.2.1. Enfouissement des bivalves les moins abondants

Parmi les 4129 individus mesurés lors du suivi de la répartition verticale des bivalves, seulement 275 appartiennent aux 8 espèces les moins abondantes. Aucun de ces bivalves n'a été observé dans les tranches 10-20 et 20-30 cm de profondeur. En effet, 84,4 % de ces bivalves sont en surface, 93,8 % à moins de 2 cm de profondeur et 99,6 % à moins de 5 cm de profondeur (Tableau 5-2).

Tableau 5-2 Répartition mensuelle des effectifs bruts en bivalves par espèce (hors *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis*) dans chaque tranche de profondeur et pour chaque station, parmi les 4129 individus mesurés

Station	espèces	prof (cm)	jan-02	fev-02	mar-02	avr-02	mai-02	juin-02	juil-02	aoû-02	sep-02	oct-02	nov-02	dec-02	jan-03	Total	
LUCON	<i>Cerastoderma edule</i>	0-1											1			1	
		1-2												1		1	
	<i>Mysella bidentata</i>	1-2												1		1	
	<i>Nucula nitidosa</i>	0-1										1				1	
ESNANDES	<i>Abra nitida</i>	0-1	1				1									2	
		0-1	1	7	1	1							1			11	
	<i>Cerastoderma edule</i>	1-2		2	1	1	1									5	
	<i>Mysella bidentata</i>	0-1					1	2									3
		1-2								2							2
		2-3				1											1
		3-4		1					1								2
		5-10										1					1
	<i>Mytilus edulis</i>	1-2				1											1
		4-5	1														1
AIGUILLON	<i>Abra nitida</i>	0-1		1	7	13	22	14	3	1						61	
		1-2						1								1	
		2-3						1								1	
	<i>Cerastoderma edule</i>	0-1		27	40	39	21				1	3	7		3	141	
		1-2		4	5	1	1									11	
		2-3				1										1	
		3-4				1										1	
	<i>Mysella bidentata</i>	0-1		1					1	1						1	4
		1-2										2		1		3	
		2-3										1			1	2	
		3-4		1												1	
		4-5								6						6	
<i>Mytilus edulis</i>	0-1					1									1		
<i>Nucula nitidosa</i>	0-1							1							1		
<i>Solen marginatus</i>	1-2										1				1		
<i>Spisula subtruncata</i>	0-1								1						1		
<i>Tapes philippinarum</i>	0-1				1	1	1				1	1			5		

Seuls huit individus ont été observés dans les tranches de profondeur 4-5 et 5-10 cm. Il s'agit d'un unique individu de *Mytilus edulis* dans la tranche 4-5 cm à Esnandes, de 6 individus de *Mysella bidentata* dans la tranche 4-5 cm à l'Aiguillon et d'un unique individu de *M. bidentata* dans la tranche 5-10 cm à Esnandes. Ainsi seulement 50 % des individus de *M. bidentata* sont présents dans les deux premiers centimètres de profondeur, alors que pour toutes les autres espèces peu abondantes plus de 98 % des individus sont présents dans les deux premiers centimètres de profondeur (Tableau 5-2).

Parmi ces 8 espèces de bivalves, les moins abondantes, c'est la coque *Cerastoderma edule* qui atteint la taille la plus élevée (jusqu'à 21,5 mm de long). Ainsi, 52 individus sur les 172 coques observées mesurent plus de 10 mm. Un individu de *Tapes philippinarum* atteint la longueur maximale de 10,4 mm. La longueur moyenne de *C. edule* et *Solen marginatus* est comprise entre 6 et 7 mm, celle de *T. philippinarum* et *Abra nitida* est comprise entre 3 et 5 mm et celle de toutes les autres espèces est inférieure à 3 mm. Ces individus sont donc en majorité des juvéniles, présents en surface des sédiments, d'espèces peu abondantes, car peu adaptées aux slikkes de vases pures (Chapitre 3)

5.3.2.2. Enfouissement des bivalves les plus abondants

Afin d'étudier la répartition verticale des trois espèces de bivalves les plus abondantes (représentées par 3044 individus de *Scrobicularia plana*, 410 individus de *Abra tenuis* et 400 de *Macoma balthica*), nous avons tout d'abord transformé les données en fréquences mensuelles d'abondance et de biomasse par tranche de profondeur et par station. Un test d'homogénéité des variances des fréquences entre les stations, a mis en évidence une hétéroscédasticité des données entre Luçon, Esnandes et l'Aiguillon, chez *S. plana* et *A. tenuis* (Annexe 2, Tableau A.2-2), imposant une analyse par station.

En revanche, l'homoscédasticité des fréquences d'abondance et de biomasse de *Macoma balthica* (Annexe 2, Tableau A.2-2) permet de réaliser une analyse de variance hiérarchique pour tester les facteurs station, mois, et profondeur (à l'intérieur de chaque réplicat, aléatoire), ainsi que l'interaction entre les facteurs mois et stations (Tableau 5-3).

Tableau 5-3 Résultats de l'analyse de variance hiérarchisée selon le modèle : Fréquences= station mois réplicat profondeur(réplicat) station*mois sur les abondances, puis sur les biomasses de *Macoma balthica*

ANOVA Source	<i>Macoma balthica</i>			Fréquences Abondances				Fréquences Biomasses			
	Type	Niveaux	ddl	Variance	Variance/ddl	F	p	Variance	Variance/ddl	F	p
station	fixe	3	2	3611	1806	3,63	0,027	3611	1806	2,96	0,052
mois	fixe	13	12	2821	235	0,47	0,931	2821	235	0,39	0,969
réplicat	aléatoire	3	2	598	299	0,10	0,908	598	299	0,15	0,865
profond(réplicat)	aléatoire	8	21	65022	3096	6,23	<0,001	43051	2050	3,37	<0,001
station*mois			24	5000	208	0,42	0,994	5000	208	0,34	0,999
Erreur			874	434248	497			532456	609		
Total			935	511300				587538			

S'il existe des différences significatives entre les fréquences d'abondance ou de biomasse selon la station et la profondeur d'enfouissement de *Macoma balthica*, aucune différence n'apparaît en fonction du réplicat, du mois, ou de l'interaction entre station et mois (Tableau 5-3). Une comparaison par paire des moyennes de fréquence selon la station ou la profondeur a été réalisée au moyen du test de Tukey (Tableau 5-4).

Tableau 5-4 Résultats des comparaisons par paire des fréquences (d'abondance, puis de biomasse de *Macoma balthica*) selon les tests de Tukey pour $\alpha=0,05$, avec selon la station : $N=312$, erreur individuelle = 0,0193, valeur critique = 3,31 et selon la tranche de profondeur (en cm) : $N=117$, erreur individuelle = 0,0025, valeur critique = 4,29

	Toutes stations	Fréquences Abondances			Fréquences Biomasses		
		Moyenne	Ecart-type	Groupe	Moyenne	Ecart-type	Groupe
<i>Macoma balthica</i>	Aiguillon	7,69	23,54	A	7,69	24,35	A
	Luçon	9,94	24,05	AB	9,94	25,5	AB
	Esnandes	12,5	22,36	B	12,5	25,19	B
	0-1	24,54	34,98	A	14,79	31,8	A
	1-2	17,85	30,23	AB	17,25	32,53	A
	2-3	15,17	25,94	BC	16,12	28,82	A
	3-4	10,64	21,97	BCD	13,87	26,46	A
	4-5	7,13	19,11	CD	8,97	23,29	AB
	5-10	4,73	14,34	CD	8,9	23,96	AB
	10-20	0	0	D	0	0	B
20-30	0,28	3,08	D	0,45	4,84	B	

Ainsi nous constatons que les moyennes des **fréquences**, d'abondance comme de biomasse, sont significativement **plus faibles à l'Aiguillon qu'à Esnandes**, tandis qu'à Luçon les fréquences ne sont pas significativement différentes des deux autres stations (Tableau 5-4). En effet, nous avons observé moins de tranches de profondeur dépourvues de *Macoma balthica* à Esnandes (62,5 %) qu'à l'Aiguillon (87,5 %), tandis qu'à Luçon la proportion d'échantillons sans *M. balthica* atteint une valeur moyenne de 82,4 %.

Nous pouvons également noter que ***Macoma balthica* est significativement plus fréquent en terme d'abondance dans la tranche de surface, et en terme de biomasse dans les cinq premiers centimètres de profondeur** (groupes A, Tableau 5-4). Dans les tranches les plus profondes (10-20 et 20-30 cm), *M. balthica* est significativement moins fréquent à absent, en terme d'abondance comme de biomasse (groupes D en abondance et B en biomasse, Tableau 5-4).

Etant donné qu'il n'y a **pas de différence significative des fréquences de *Macoma balthica* selon le mois de prélèvement**, nous pouvons représenter les fréquences annuelles par station en fonction de la profondeur sur des graphiques de synthèse (Figure 5-3 et Figure 5-4). Alors qu'à **Esnandes et l'Aiguillon 46 % et 48 % des individus de *M. balthica* sont présents en surface, moins de 9 % s'y retrouvent à Luçon**. Pour observer près de 100 % des individus de *M. balthica* il faut prélever jusqu'à 5 cm de profondeur à l'Aiguillon, 10 cm à Esnandes et 20 cm à Luçon (Figure

5-3). Seul un individu de *M. balthica* a été observé entre 20 et 30 cm de profondeur à Luçon en septembre 2002. **Dans les trois premiers centimètres de profondeur, nous avons recensé 68 % des effectifs à Luçon, 69 % à Esnandes et 85 % à l'Aiguillon.** En terme de biomasse, les fractions de surface sont beaucoup plus faibles : 5 % à Luçon, 12 % à Esnandes et 15 % à l'Aiguillon (Figure 5-4). **Dans les trois premiers centimètres de profondeur, nous avons recensé 65 % de la biomasse à Luçon et 72 % à l'Aiguillon, mais seulement 37 % à Esnandes.** Il faut prélever jusqu'à 5 cm de profondeur pour atteindre 74 % de la biomasse de *Macoma balthica* à Esnandes.

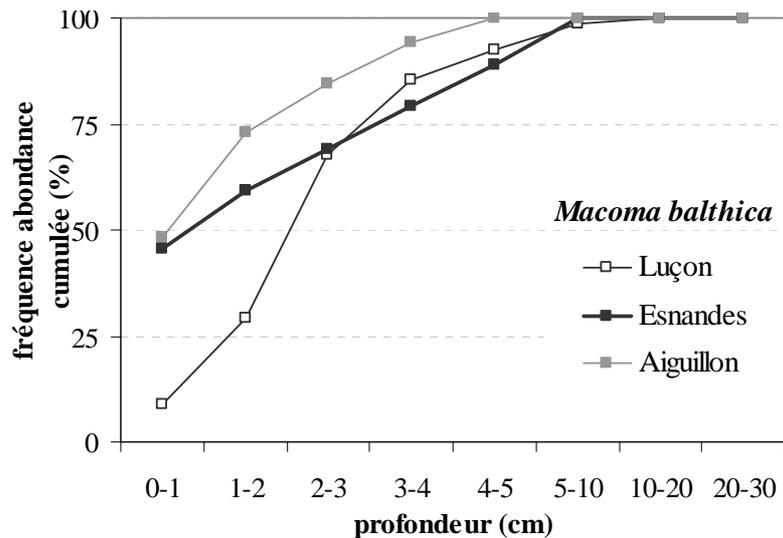


Figure 5-3 Fréquences cumulées des abondances en *Macoma balthica* selon la profondeur, dans chaque station

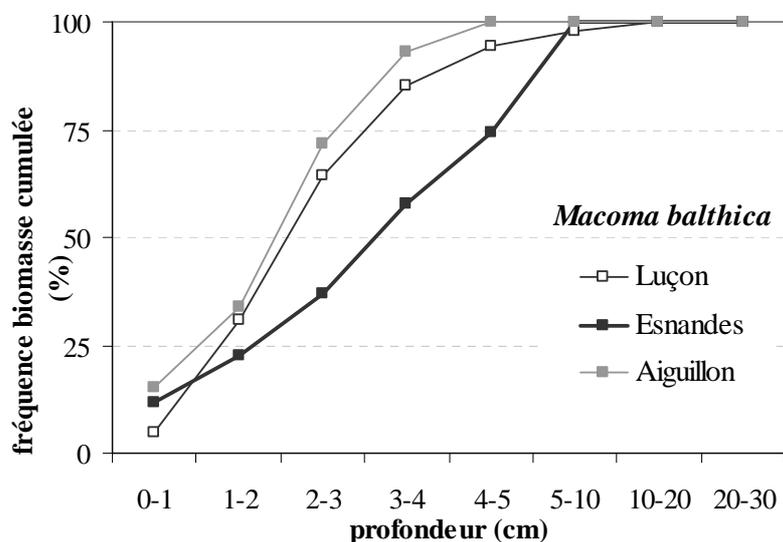


Figure 5-4 Fréquences cumulées des biomasses en *Macoma balthica* selon la profondeur, dans chaque station

Voyons maintenant comment s'enfouissent les trois principales espèces au sein d'une station, et prenons l'exemple de la station de Luçon. Le test de Bartlett montre que les variances des fréquences des abondances et des biomasses des trois principales espèces sont homogènes ($p > 0,01$) entre les différents mois de prélèvement (Annexe 2, Tableau A.2-3). Ainsi une analyse de variance hiérarchisée a pu être réalisée sur les données de Luçon (Tableau 5-5).

Tableau 5-5 Résultats des 4 ANOVA hiérarchisées sur les fréquences des abondances et des biomasses de *Abra tenuis* et *Macoma balthica* à Luçon

ANOVA	Source	Type	Niveaux	ddl	Fréquences Abondances				Fréquences Biomasses			
					Variance	Variance/ddl	F	p	Variance	Variance/ddl	F	p
<i>Abra tenuis</i>	mois	fixe	13	12	385	32	0,14	1,00	385	32	0,06	1,00
	replicat	aléatoire	3	2	64	32	0,00	1,00	64	32	0,01	0,99
	profond(replicat)	aléatoire	8	21	187376	8923	38,63	<0,001	119670	5699	11,46	<0,001
	Erreur			276	63758	231			137262	497		
	Total			311	251583		0,14		257381			
<i>Macoma balthica</i>	mois	fixe	13	12	2949	246	0,49	0,92	2949	246	0,42	0,96
	replicat	aléatoire	3	2	833	417	0,24	0,79	833	417	0,24	0,79
	profond(replicat)	aléatoire	8	21	36944	1759	3,49	<0,001	35764	1703	2,89	<0,001
	Erreur			276	139167	504			162611	589		
	Total			311	179893				202157			

Les ANOVA montrent une **différence significative entre les fréquences (d'abondance ou de biomasse) selon la profondeur**, mais **aucun effet du mois de prélèvement, ni du réplicat**. Nous avons également pu classer les différentes tranches de profondeur par des tests de Tukey (Tableau 5-6).

Tableau 5-6 Comparaison par paires des fréquences des abondances et des biomasses en *Abra tenuis* et *Scrobicularia plana* en selon leur profondeur d'enfouissement (les fréquences maximales sont entourées)

	A Luçon	Fréquences Abondances			Fréquences Biomasses		
		Moyenne	Ecart-type	Groupe	Moyenne	Ecart-type	Groupe
<i>Abra tenuis</i>	0-1	74,4	30,74	A	58,78	39,94	A
	1-2	17,52	28	B	20,91	32,57	B
	2-3	1,82	5,64	C	7,66	24,19	BC
	3-4	2,62	7,27	C	9,69	24,37	BC
	4-5	0,91	4,1	C	0,37	2,12	C
	5-10	0,17	1,07	C	0,02	0,12	C
	10-20	0	0	C	0	0	C
	20-30	0	0	C	0	0	C
<i>Scrobicularia plana</i>	0-1	17,94	21,15	A	1,65	3,25	A
	1-2	14,85	9,74	A	8,93	10,71	AB
	2-3	19,45	18,35	A	21,15	19,61	B
	3-4	15,45	13,58	A	19,16	16,95	B
	4-5	10,37	8,6	AB	15,55	11,94	B
	5-10	19,91	20,82	A	30,89	29,82	B
	10-20	1,84	4,95	BC	2,45	6,12	A
	20-30	0,18	1,14	C	0,22	1,37	A

Alors que les individus de *Scrobicularia plana* s'enfouissent jusqu'à la tranche de profondeur 20-30 cm, ceux d'*Abra tenuis* ne sont présents que dans les 10 premiers centimètres de vase. Si *A. tenuis* est significativement plus fréquent en terme d'abondance comme de biomasse dans la tranche de surface (groupes A), il est ensuite significativement plus fréquent en terme d'abondance dans la tranche 1-2 cm de profondeur (groupe B) que dans toutes les autres profondeurs (groupe C).

Cependant, les biomasses d'*Abra tenuis* ne sont pas significativement différentes entre 1 et 4 cm de profondeur. Elles sont en revanche significativement plus faibles au delà de 4 cm (groupe C) qu'à moins de 2 cm de profondeur (groupes A et B).

***Scrobicularia plana* est quant à lui significativement plus fréquent en terme d'abondance dans les 10 premiers centimètres de vase (groupe A), que dans la couche profonde (groupe C).** Cependant, les tranches de surface (0-2 cm) et celles de profondeur (10-30 cm) sont celles qui présentent les biomasses les plus faibles (groupe A), par rapport aux tranches comprises entre 2 et 10 cm de profondeur (groupe B).

Etant donné qu'il n'y a pas de différence significative des fréquences de *Scrobicularia plana* ou d'*Abra tenuis* selon le mois de prélèvement à Luçon, nous pouvons représenter les fréquences annuelles de chacune des deux espèces avec celle de *Macoma balthica* en fonction de la profondeur sur des graphiques de synthèse sur Luçon (Figure 5-5 et Figure 5-6).

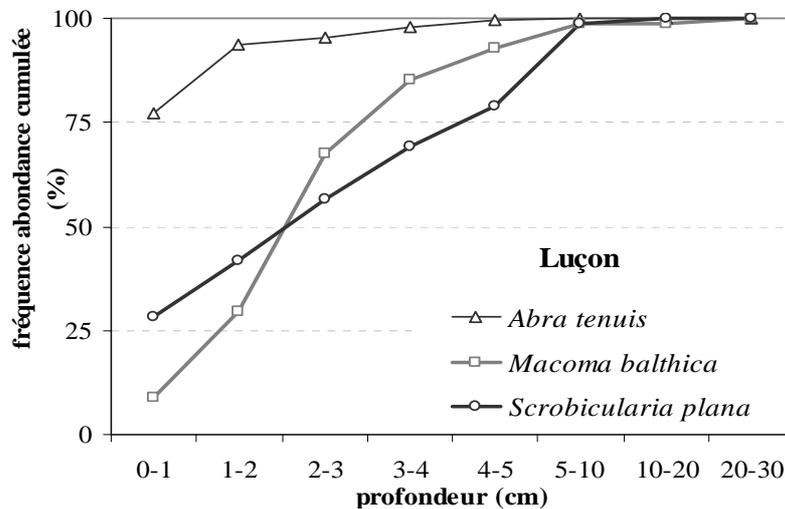


Figure 5-5 Fréquences cumulées des abondances en *Abra tenuis*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* selon la profondeur, dans la station de Luçon

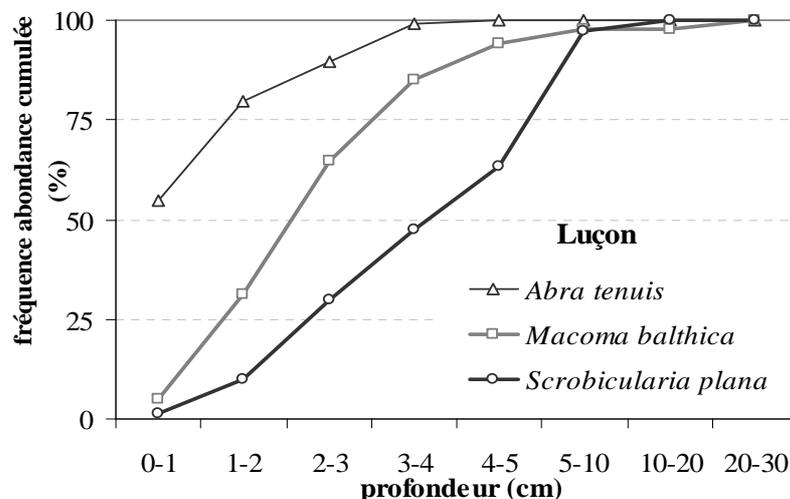


Figure 5-6 Fréquences cumulées des biomasses en *Abra tenuis*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* selon la profondeur, dans la station de Luçon

Les deux bivalves les plus abondants sur la haute slikke, *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*, sont aussi ceux qui s'enfouissent le plus profondément (jusqu'à la tranche 20-30 cm, Figure 5-5 et Figure 5-6), tandis qu'*Abra tenuis* ne dépasse pas 5 cm de profondeur. En outre, *A. tenuis* est majoritairement présent en surface, avec 77 % de la population en terme d'abondance et 55 % en terme de biomasse dans la tranche 0-1 cm, ainsi que 17 % de la population en terme d'abondance et 25 % en terme de biomasse dans la tranche 1-2 cm. Chez *M. balthica*, les tranches de profondeur les plus peuplées sont les tranches 1-2, 2-3 et 3-4 cm, en terme d'abondance (respectivement 21, 38 et 18 %) comme en terme de biomasse (respectivement 26, 34 et 21 %). En revanche, les individus de *S. plana* sont plus fréquents en abondance dans le premier centimètre de surface (28 %), mais en biomasse dans la tranche 5-10 cm (34 %).

5.3.2.3. Accessibilité des bivalves par les limicoles

Si nous nous intéressons à ces bivalves en terme d'accessibilité aux limicoles, il faut tenir compte de deux informations relatives aux limicoles : la longueur de leur bec et leur technique de chasse. En effet, les limicoles ont un bec court (3-4 cm) ou long (5-7cm), et sont capables de l'enfoncer jusqu'aux yeux dans la vase (Figure 5-7). Cependant, afin de minimiser les coûts énergétiques liés à la préhension des proies, les limicoles à becs courts restreignent plutôt leur chasse dans les trois premiers centimètres de sédiments, tandis que ceux à becs longs dépassent rarement les cinq premiers centimètres et jamais les 10 cm de profondeur.

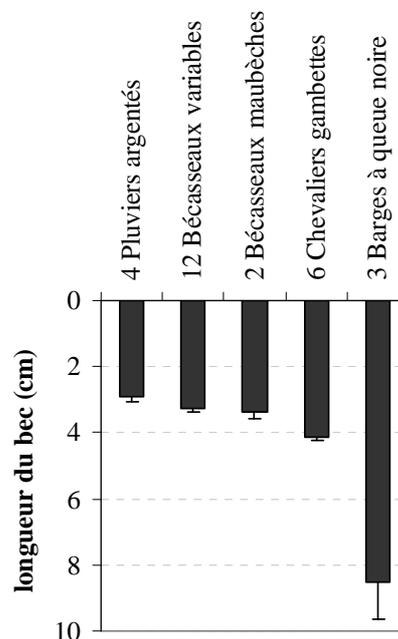


Figure 5-7 Longueur moyenne du bec des différents individus limicoles capturés (voir chapitre 7) sur l'anse de l'Aiguillon (nombre d'individus par espèce avant le nom vernaculaire, et écarts-types des longueurs représentés sur les histogrammes)

En considérant ces deux limites de 3 et 10 cm de profondeur, 57 % des individus de *Scrobicularia plana*, 68 % des *Macoma balthica* et 95 % des *Abra tenuis* sont accessibles aux

limicoles pourvus de becs courts, tandis que 99 % des individus de *S. plana* et de *M. balthica* et 100 % des *A. tenuis* sont accessibles aux limicoles pourvus de becs longs (Figure 5-5 et Figure 5-6). En terme de **biomasse**, la fraction accessible aux limicoles pourvus de becs courts atteint seulement **30 % pour *S. plana*, mais 65 % pour *M. balthica* et 90 % pour *A. tenuis***, tandis que celle accessible aux limicoles pourvus de becs longs atteint **97 % pour *S. plana*, 98 % pour *M. balthica* et 100 % pour *A. tenuis*** (Figure 5-5 et Figure 5-6).

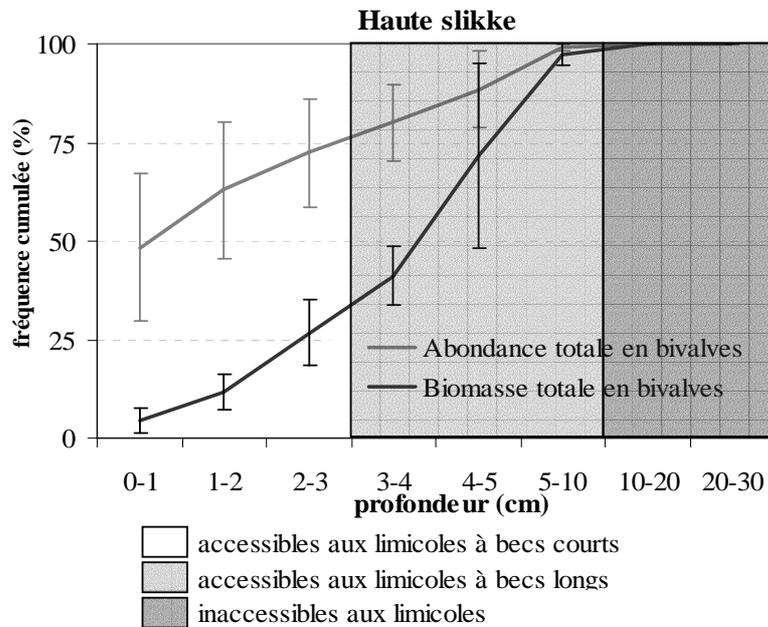


Figure 5-8 Fréquence cumulée des abondances et des biomasses totales en bivalves sur la haute slikke (moyenne et écart-type calculés sur les trois stations de suivi) en fonction de leur profondeur d'enfouissement et de leur accessibilité par les limicoles

Si l'on considère le **stock total de bivalves sur la haute slikke**, nous pouvons voir que **27 ± 8 % de la biomasse et 72 ± 14 % des effectifs en bivalves sont accessibles à tous les limicoles**. Cette fraction de bivalves accessibles atteint 72 ± 24 % en biomasse et 88 ± 10 % en effectifs dans les cinq premiers centimètres de vase, et exceptionnellement pour les limicoles à becs longs jusqu'à 97 ± 3 % en biomasse et 99 ± 1 % en effectifs dans les dix premiers centimètres de vase.

5.3.2.4. Enfouissement saisonnier des principaux bivalves selon leur taille

L'enfouissement des deux bivalves les plus abondants et les plus cités comme proies des limicoles a été étudié en fonction de la taille des individus. Ainsi, sur les Figure 5-9 et Figure 5-10, les distributions par classe de taille des individus de *Scrobicularia plana* et de *Macoma balthica* ont été représentées saisonnièrement en fonction de leur profondeur d'enfouissement, dans les deux stations favorables au maintien de leurs populations. Les deux espèces ont des populations plus abondantes à Esnandes qu'à Luçon.

Dans les populations de *S. plana*, un **fort recrutement hivernal vient alimenter la tranche de profondeur 0-1 cm en juvéniles de 0-5 mm de long**, à Luçon comme à Esnandes (Figure 5-9). Outre la tranche de surface, c'est la **tranche de profondeur 5-10 cm qui est la plus peuplée au cours de l'hiver**, par des individus de 11 à 31 mm de long. En été, au contraire, les tranches les plus peuplées par *S. plana* sont celles présentant des profondeurs de 1 à 4 cm à Luçon comme à Esnandes, ainsi que la tranche de surface à Esnandes caractérisée par un fort recrutement estival de juvéniles de 1 à 13 mm de long (Figure 5-9).

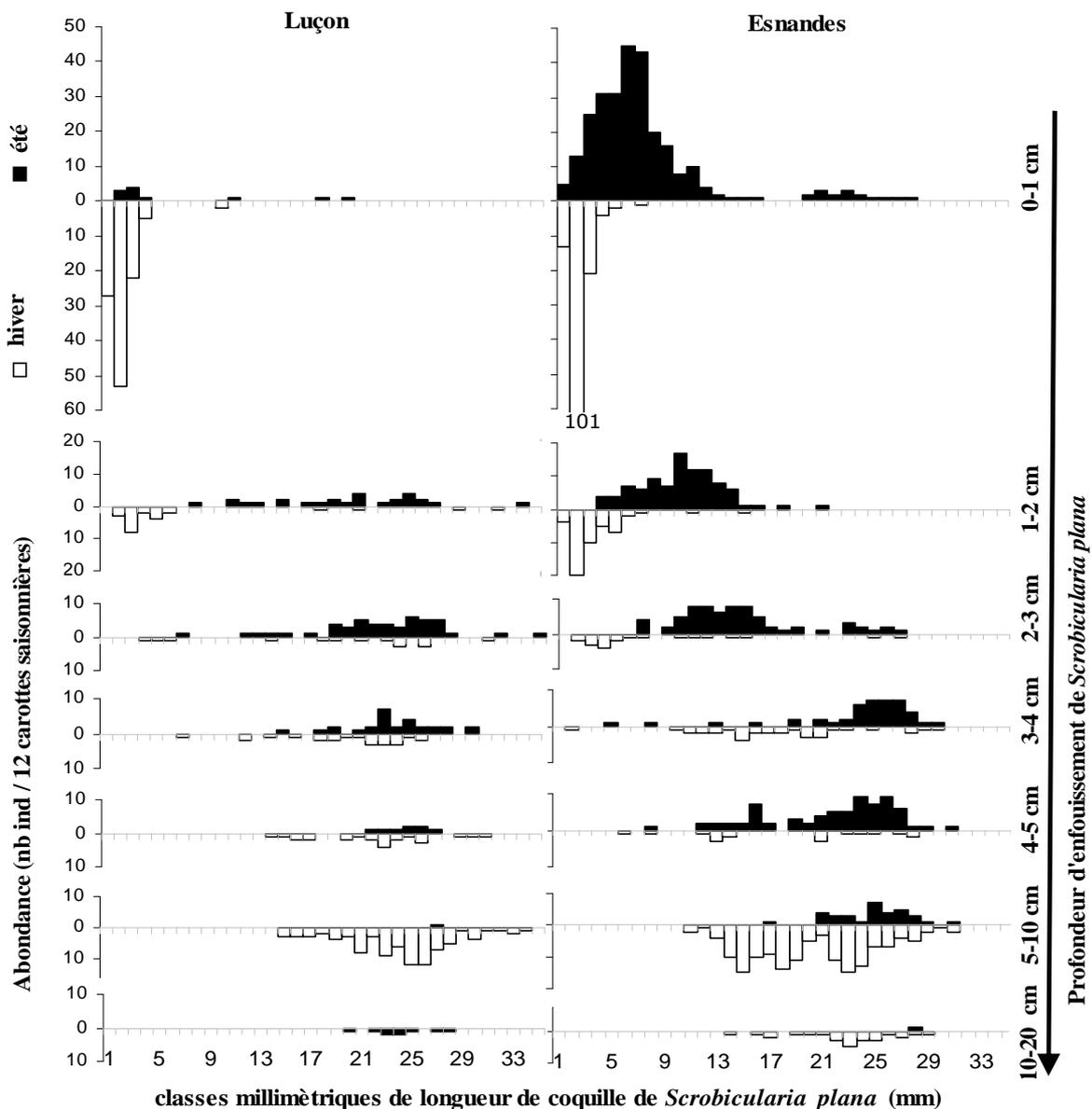


Figure 5-9 Distribution par classes de taille millimétriques des individus de *Scrobicularia plana* en fonction de leur profondeur d'enfouissement (par tranche de profondeur en cm, flèche de droite), dans les stations de Luçon et d'Esnandes, en hiver (blanc) et en été (noir)

Dans les populations de *M. balthica*, des recrutements sont observés en hiver et en été à Esnandes seulement (Figure 5-10). Ils sont représentés respectivement par des individus de 2 à 6 mm et de 1 à 13 mm. Ces recrutements mis à part, les tranches les plus peuplées par *M. balthica* en hiver sont à des profondeurs de 2 à 10 cm à Luçon et de 5 à 10 cm à Esnandes. En revanche, les tranches les plus peuplées en été sont à des profondeurs de 1 à 3 cm de profondeur à Luçon comme à Esnandes (Figure 5-10).

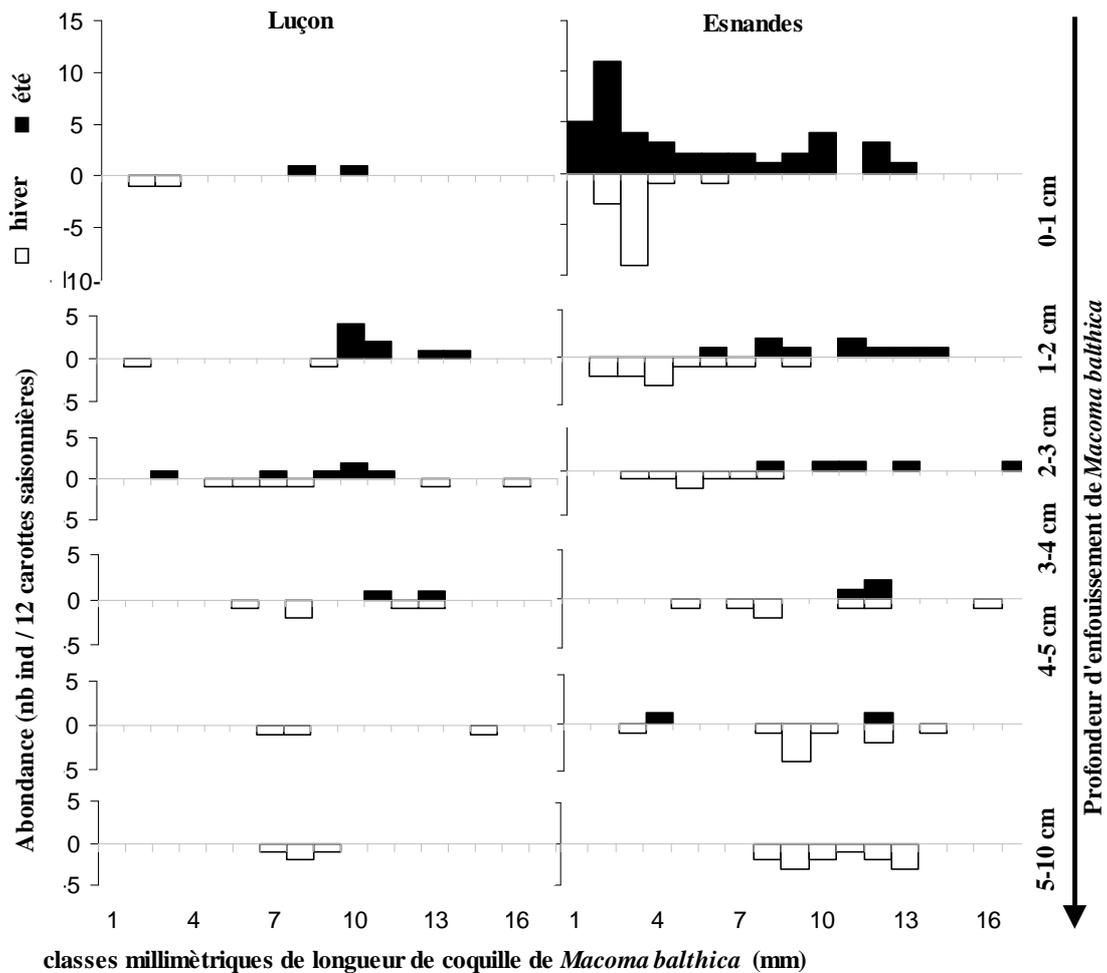


Figure 5-10 Distribution par classes de taille millimétriques des individus de *Macoma balthica* en fonction de leur profondeur d'enfouissement (par tranche de profondeur en cm, flèche de droite), dans les stations de Luçon et d'Esnandes, en hiver (blanc) et en été (noir).

Pour les deux populations (Figure 5-9 et Figure 5-10), la taille moyenne des individus par tranche est toujours inférieure durant l'hiver par rapport à l'été (excepté pour les tranches 2-3 cm à Luçon et 4-5 cm à Esnandes pour *Macoma balthica* dont l'abondance est faible). Ce qui signifie qu'un individu passerait de l'été à l'hiver d'une tranche peu profonde à une tranche plus profonde pour une même taille standard (Figure 5-11).

Ainsi, alors qu'un individu standard de 5-6 mm de *M. balthica* ou de *Scrobicularia plana* apparaît accessible toute l'année (enfoui à moins de 4 cm de profondeur dans le sédiment), un individu de *S. plana* de 30 mm de long n'est accessible qu'en mai et juin. Des individus de taille moyenne (de 10 mm ou 20 mm) sont toujours enfouis à moins de 5 cm de profondeur excepté en janvier et décembre. Enfin, le glissement sur l'axe des classes millimétriques vers des individus plus grands lorsque la profondeur augmente est également remarquable aux deux saisons, dans les deux stations et pour les deux espèces (Figure 5-9 et Figure 5-10). Ceci laisse à penser qu'il existe une **relation significative positive entre la taille des individus et leur profondeur d'enfouissement**.

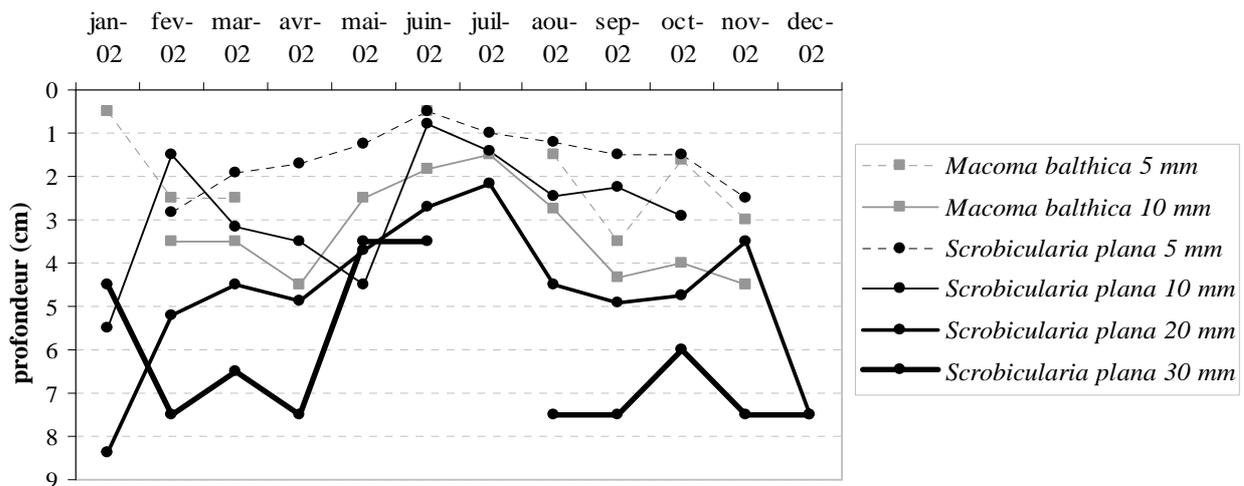


Figure 5-11 Profondeurs moyennes d'enfouissement d'individus de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* de tailles standards (5, 10, 20 et 30 mm) au cours de l'année 2002

5.3.2.5. Relation entre la taille des bivalves et leur profondeur d'enfouissement

Après avoir vérifié que la taille moyenne des deux espèces principales étaient bien différentes ($L_{mac} = 7,52 \pm 3,13$ mm et $L_{scro} = 15,06 \pm 8,53$ mm), nous avons étudié la relation entre la taille des individus de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* et leur profondeur d'enfouissement à chaque saison sur la station d'Esnandes (Figure 5-12).

Il s'agit d'une **relation puissance significative à chaque saison pour les deux espèces**. Le facteur de puissance est inférieur à 1 toute l'année chez *S. plana*, mais seulement en été et au printemps chez *M. balthica*. En effet, en automne et en hiver, l'enfouissement de *M. balthica* selon la taille est plus rapide qu'au printemps et en été. Au contraire pour *S. plana*, l'enfouissement des juvéniles dans la tranche 0-5 cm est plus rapide que celui des adultes dans les tranches plus profondes. **L'enfouissement est toujours plus profond en hiver qu'en été, et ce pour les deux espèces.** L'automne et le printemps sont des saisons d'enfouissement à des profondeurs intermédiaires.

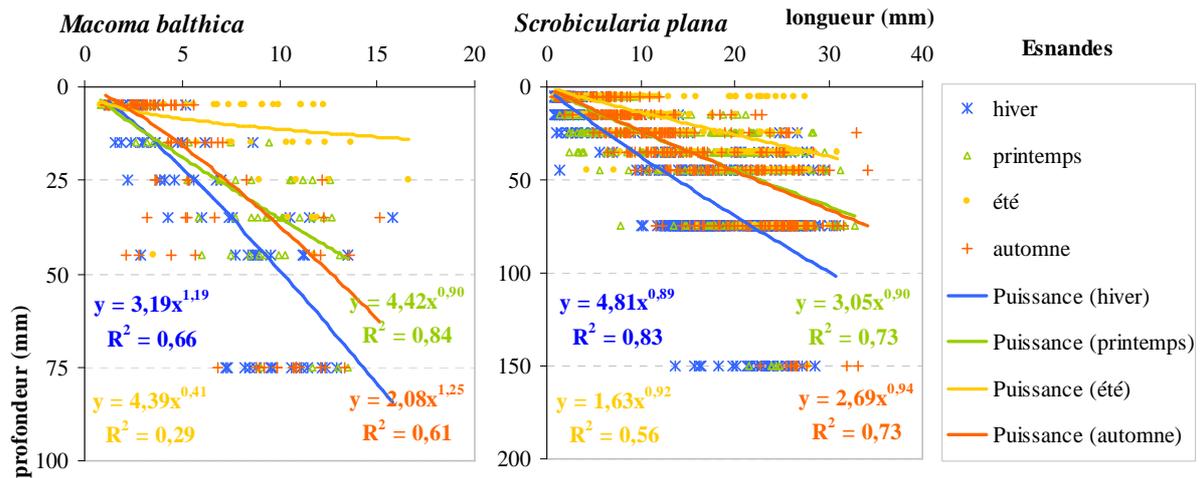


Figure 5-12 Relations entre la taille des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* et leur profondeur d'enfouissement au cours des 4 saisons échantillonnées à Esnandes en 2002

5.3.3. Dynamique des populations des trois principales espèces de bivalves

5.3.3.1. Structures démographiques des trois principales espèces de bivalves

L'étude des structures démographiques des principales espèces de bivalves sur deux stations vaseuses de la haute slikke montre tout d'abord l'importance de chacune des cohortes dans la population totale (Tableau 5-7). Alors que dans les populations de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* **6 cohortes** on pu être observées simultanément (de G0 à G5⁺), seulement **deux cohortes de *Abra tenuis*** ont été distinguées sur les deux années suivies (G0 et G1 : soit les cohortes 2001 et 2002, soit les cohortes 2002 et 2003). Au cours de l'année 2002, c'est la cohorte née en 2002 qui domine en terme d'abondance la population de *A. tenuis* à Luçon. En effet, les juvéniles représentent en moyenne 67 % de la population. **Si à Esnandes, ce sont les cohortes de juvéniles qui dominent dans les populations de *S. plana* (36 %) et *M. balthica* (31 %), à Luçon, en revanche, la cohorte de *S. plana* née en 2000 (27 %) et celles de *M. balthica* nées en 1999 (29 %) et 2000 (25 %) dominent en terme d'abondance.** Les cohortes les plus âgées, nées en 1998 ou avant, peuvent atteindre au maximum 63 % de la population de *M. balthica* et 40 % de celle de *S. plana* à Luçon. C'est en effet dans cette station que les proportions d'adultes sont les plus élevées. Alors qu'à Esnandes en moyenne 10 % de la population de *M. balthica* et 3 % de celle de *S. plana* sont des individus âgés de 4 ans ou plus, à Luçon la proportion moyenne de ces individus atteint 19 % chez *M. balthica* et 13 % chez *S. plana*.

Tableau 5-7 Proportions, minimale, moyenne et maximale, des différentes cohortes dans chacune des populations étudiées (%) (en gras les juvéniles recrutés en 2002 et les cohortes âgées nées en 1998 ou avant)

Espèce	<i>Scrobicularia plana</i>						<i>Macoma balthica</i>						<i>Abra tenuis</i>		
	Station	Luçon			Esnandes			Luçon			Esnandes			Luçon	
Proportion	min	moy	max	min	moy	max	min	moy	max	min	moy	max	min	moy	max
2003	5	16	32	5	42	100	0	6	60	0	7	50	0	37	72
2002	8	20	39	0	36	100	0	8	40	0	31	74	0	67	100
2001	2	18	39	0	23	51	0	13	51	0	14	29	0	24	100
2000	12	27	43	0	18	37	0	25	71	0	20	50			
1999	3	18	32	0	11	28	0	29	75	0	16	30			
1998	0	9	30	0	2	9	0	16	50	0	9	26			
1997	0	4	10	0	1	3	0	3	13	0	1	6			
1997+1998	0	13	40	0	3	11	0	19	63	0	10	27			

L'observation des histogrammes de fréquence de tailles des différentes populations permet de visualiser les différentes périodes de recrutement dans chaque population (Figure 5-13 à Figure 5-17).

Ainsi, chez *Scrobicularia plana*, **5 recrutements annuels** sont observés (Figure 5-13 et Figure 5-14). Le premier étalé sur **janvier-février 2002 est le plus abondant**. Il est plus élevé que celui de février à avril 2003. Le second recrutement a lieu en mai 2002 à Luçon et en avril 2002 à Esnandes. Il est suivi par un troisième recrutement, plus réduit, en juillet 2002 à Luçon et en juin 2002 à Esnandes. Les deux derniers recrutements ont lieu en septembre et décembre 2002 dans les deux stations, ils sont très réduits, excepté celui de septembre 2002 à Esnandes qui est très abondant.

Chez *Macoma balthica*, les **recrutements sont essentiellement printaniers et peu abondants** (Figure 5-15 et Figure 5-16). Alors qu'à Luçon, de faibles recrutements ont été observés en janvier et avril 2002, très légèrement en mai 2002, puis l'année suivante en mars et avril 2003 ; à Esnandes s'ajoutent aux légers recrutements de mai 2002, puis de mars et avril 2003, deux épisodes de recrutement tardif de faible abondance en août et octobre 2002. Mais c'est en janvier 2002 et juin 2002, que les deux recrutements les plus abondants de *M. balthica* ont été observés à Esnandes.

Chez *Abra tenuis*, a été distingué à Luçon un **épisode prolongé de recrutement entre janvier et mars 2002**, avec des maxima en janvier et en mars (Figure 5-17). En revanche, en 2003, aucun recrutement n'est visible entre janvier et mars, alors qu'une cohorte juvénile se distingue très nettement en avril 2003.

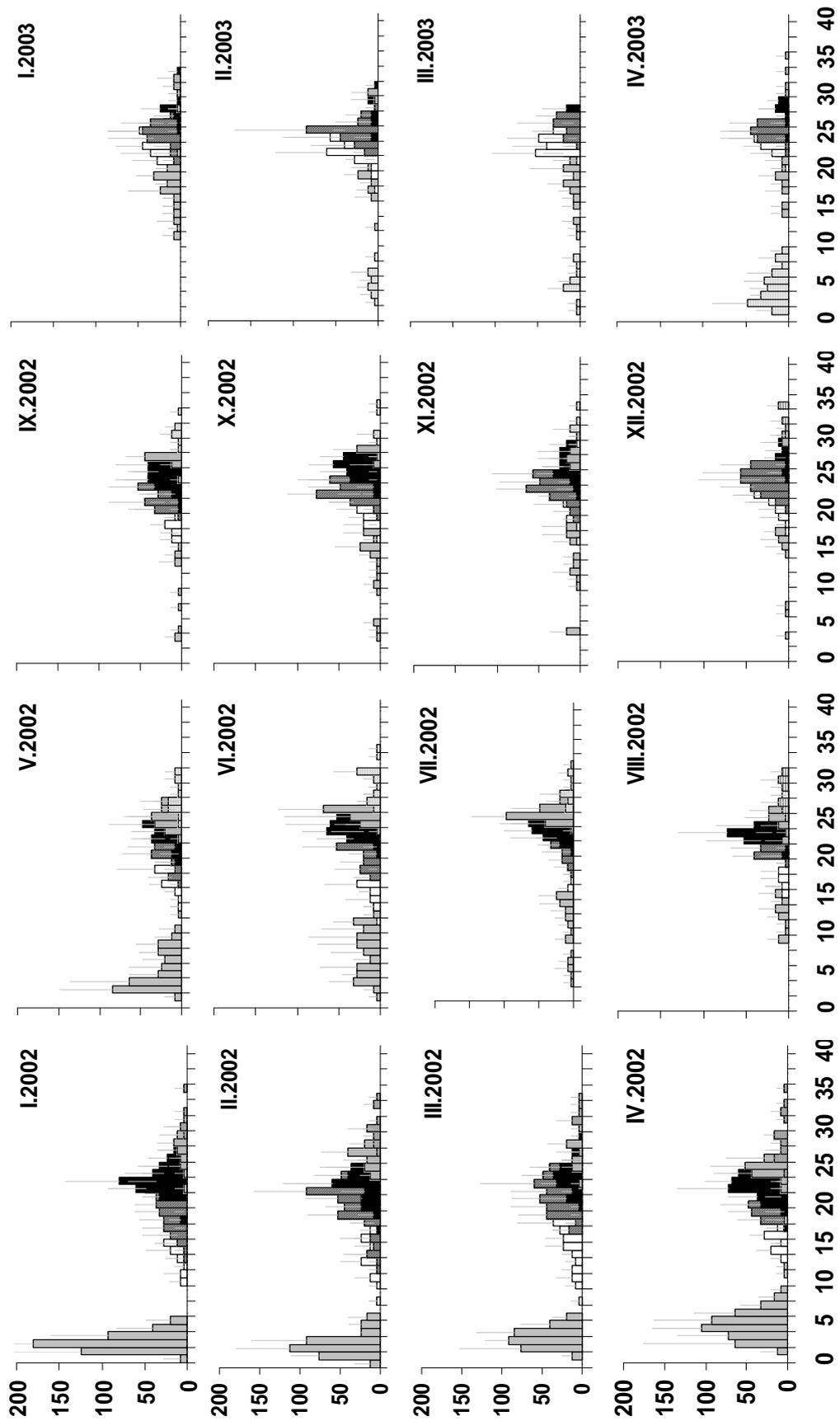


Figure 5-13 Histogrammes de fréquence de taille de *S.plana*, de janvier 2002 à avril 2003 pour la station du canal de Luçon

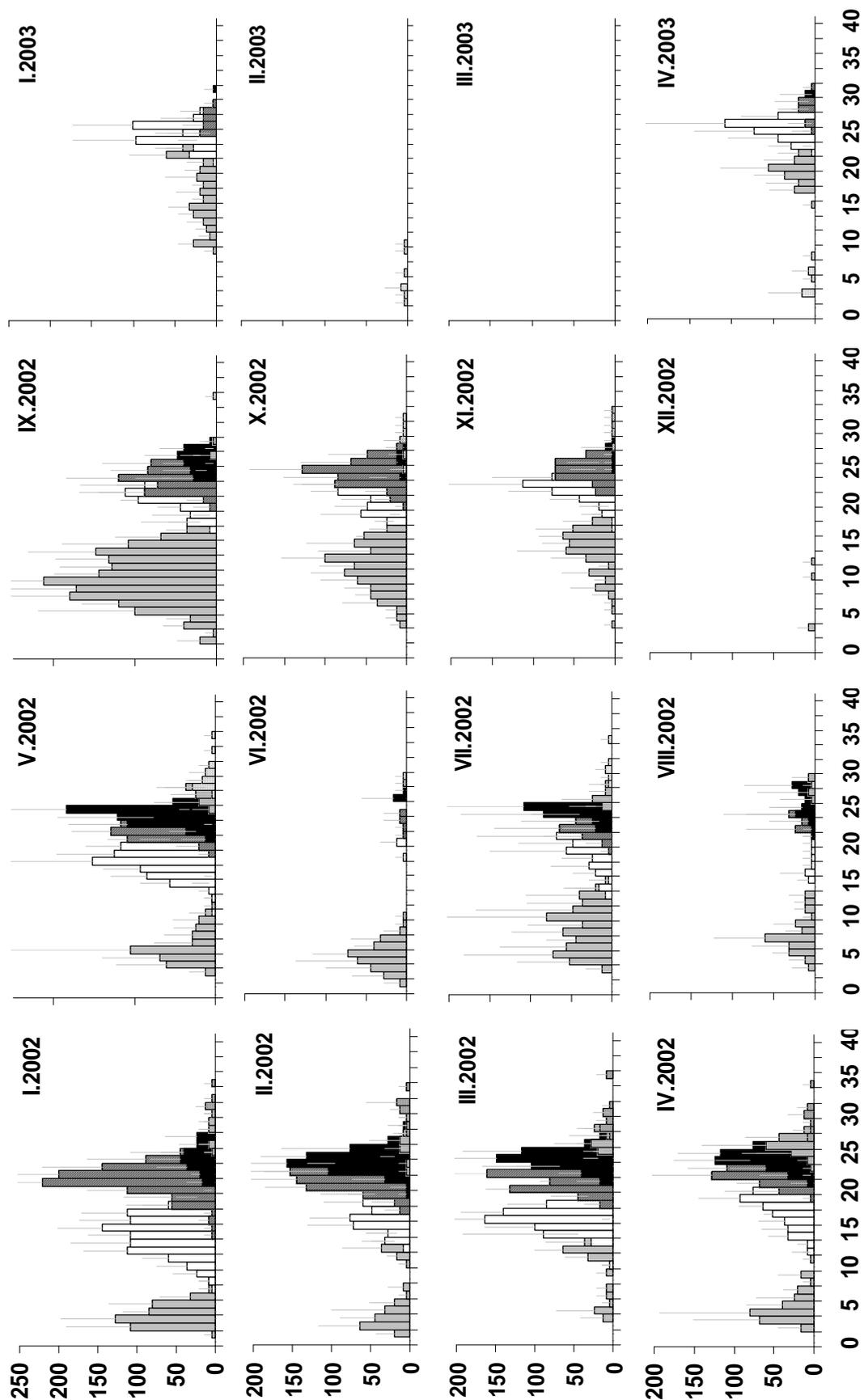


Figure 5-14 Histogrammes de fréquence de taille de *S.plana*, de janvier 2002 à avril 2003 pour la station de la pointe Saint-Clément à Esnandes

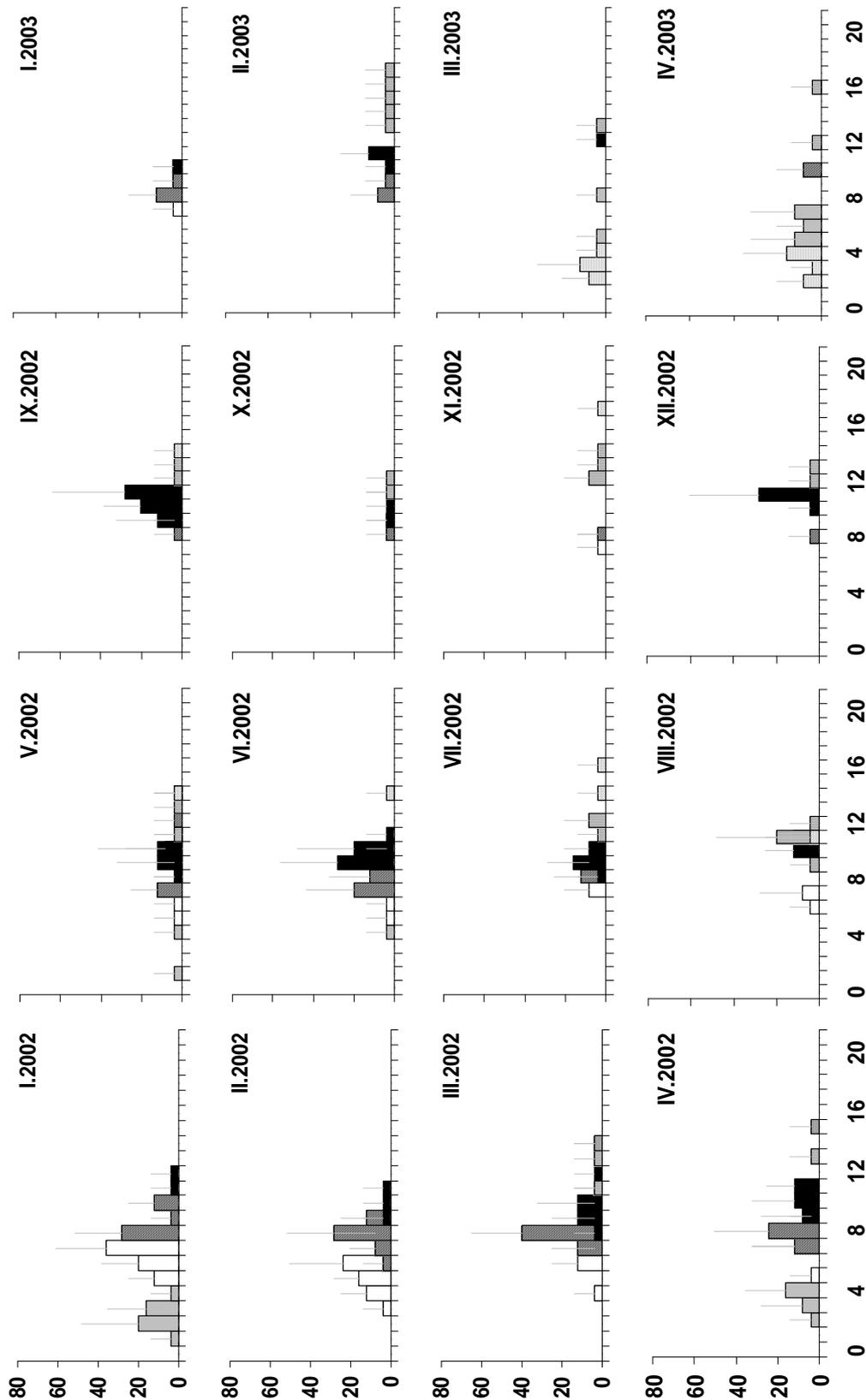


Figure 5-15 Histogrammes de fréquence de taille de *M. balthica*, de janvier 2002 à avril 2003 pour la station du canal de Luçon

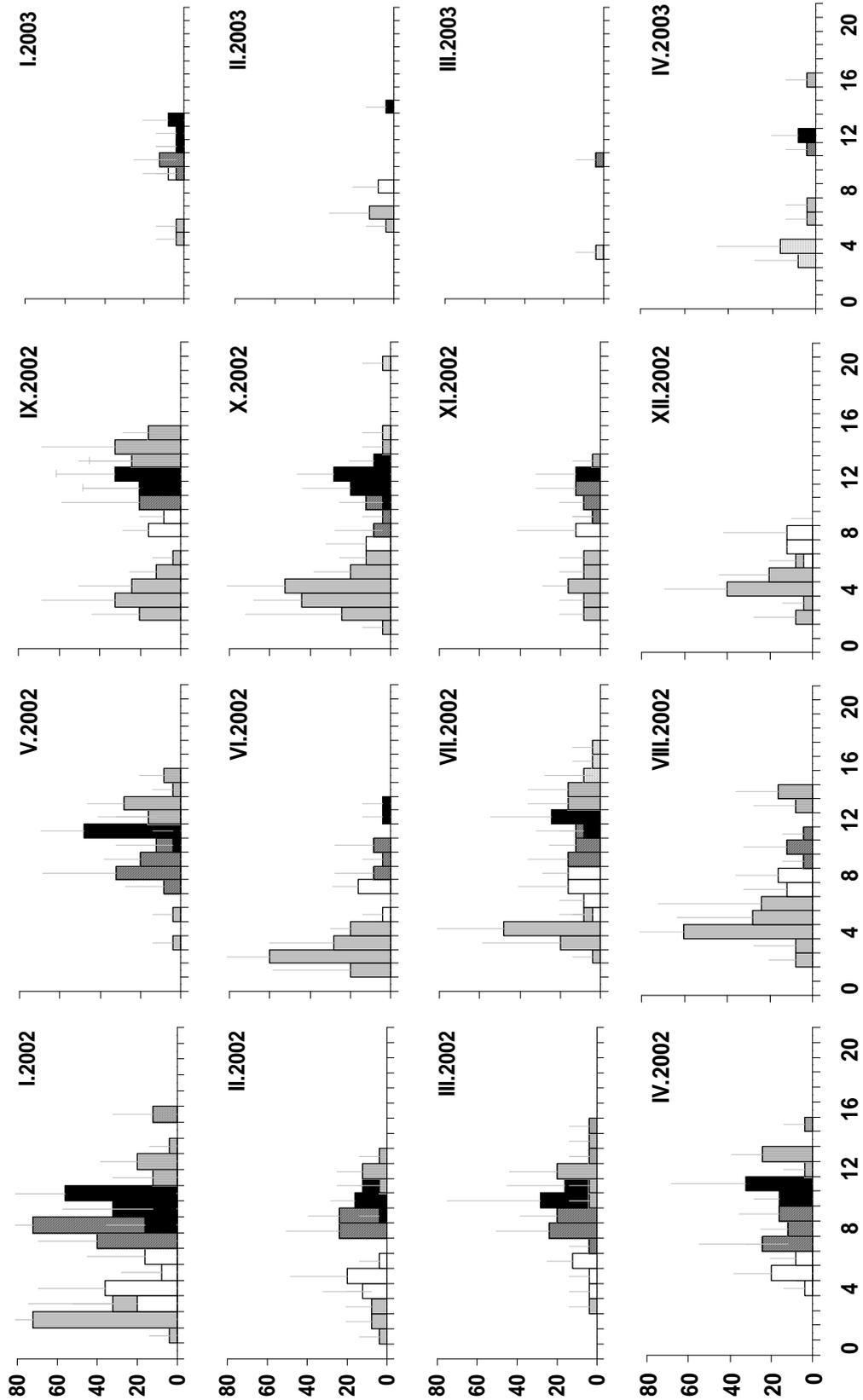


Figure 5-16 Histogrammes de fréquence de taille de *M. balthica*, de janvier 2002 à avril 2003 pour la station de la pointe Saint-Clément à Esnandes

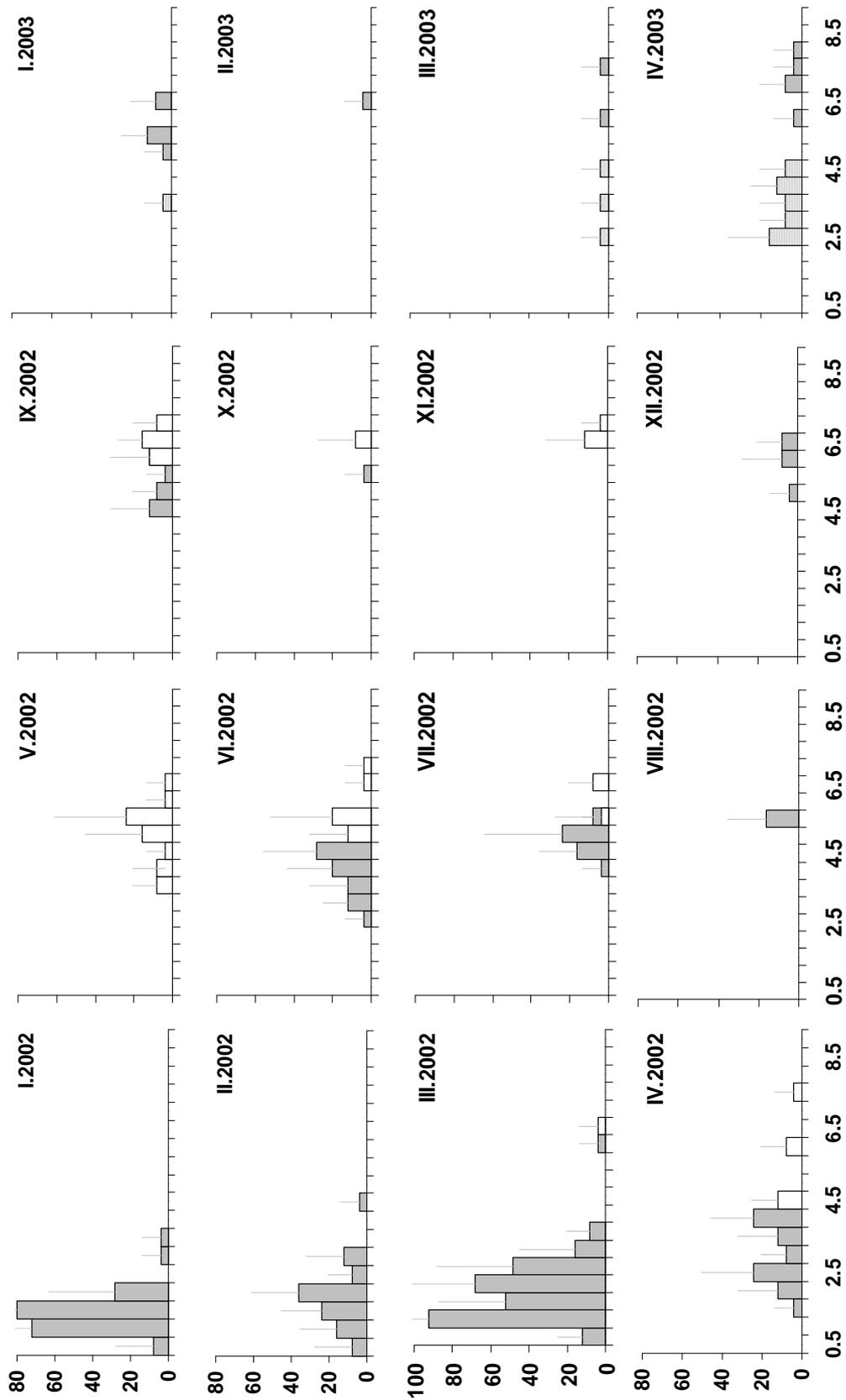


Figure 5-17 Histogrammes de fréquence de taille de *Abra tenuis*, de janvier 2002 à avril 2003 pour la station du canal de Luçon

Enfin, l'observation des histogrammes de fréquence de tailles des différentes populations permet de visualiser la répartition des différentes classes d'âge sur l'axe des longueurs. Ainsi alors que dans les populations de *Scrobicularia plana* **les histogrammes de fréquence de tailles des cohortes adultes se chevauchent** très nettement à partir de 20 mm (Figure 5-13 et Figure 5-14), chez *Abra tenuis*, ils se chevauchent à partir de 6 mm (Figure 5-17) ; chez *Macoma balthica* en revanche **les cohortes adultes se distinguent** mieux sur l'axe des longueurs (Figure 5-15 et Figure 5-16). Ces résultats suggèrent **deux types de croissance différents chez ces espèces de bivalves** : une croissance asymptotique chez *S. plana* et *A. tenuis*, et une croissance linéaire chez *M. balthica* (pour des individus mesurant 1 à 18 mm de long).

5.3.3.2. Relation taille-poids des trois principales espèces de bivalves

La croissance pondérale a également pu être estimée pour les deux populations de *Scrobicularia plana* par un suivi mensuel des masses individuelles et pour les populations de *Macoma balthica* et *Abra tenuis* par l'analyse des relations taille-poids au cours des deux campagnes cartographiques. Ces relations sont toujours du type puissance et sont marquées par un coefficient d'allométrie « b » inférieur à l'isométrie « 3 » (Figure 5-18).

Le suivi mensuel des relations taille - masse sèche sans cendres chez *Scrobicularia plana* permet de suivre l'évolution saisonnière de la masse individuelle d'individus standards de 15, 25 et 35 mm (Figure 5-19). Si les individus standards ont une **masse sèche sans cendres généralement supérieure à Esnandes par rapport à Luçon**, ils ne suivent pas le même rythme de prise de poids. Alors qu'à **Esnandes** les individus de 35 mm ont une **prise de poids classique entre l'hiver et le printemps** jusqu'à un maximum de 120 mg de masse sèche sans cendres, suivie d'une **ponte en mai-juin**, ils ont un regain de masse en été suivi d'une chute de poids en novembre. **A Luçon**, en revanche, les individus de 35 mm ne montrent pas une dynamique pondérale classique. En effet, ils subissent **plusieurs chutes de poids dans l'année** (en avril, juillet, septembre et novembre), toutes suivies de regains de masse sèche sans cendres jusqu'à des maxima de l'ordre de 80 mg. Les individus de taille standard inférieure (15 et 25 mm) suivent les mêmes dynamiques que leurs aînés, mais les variations de masse sèche sans cendres sont de moindre amplitude (Figure 5-19).

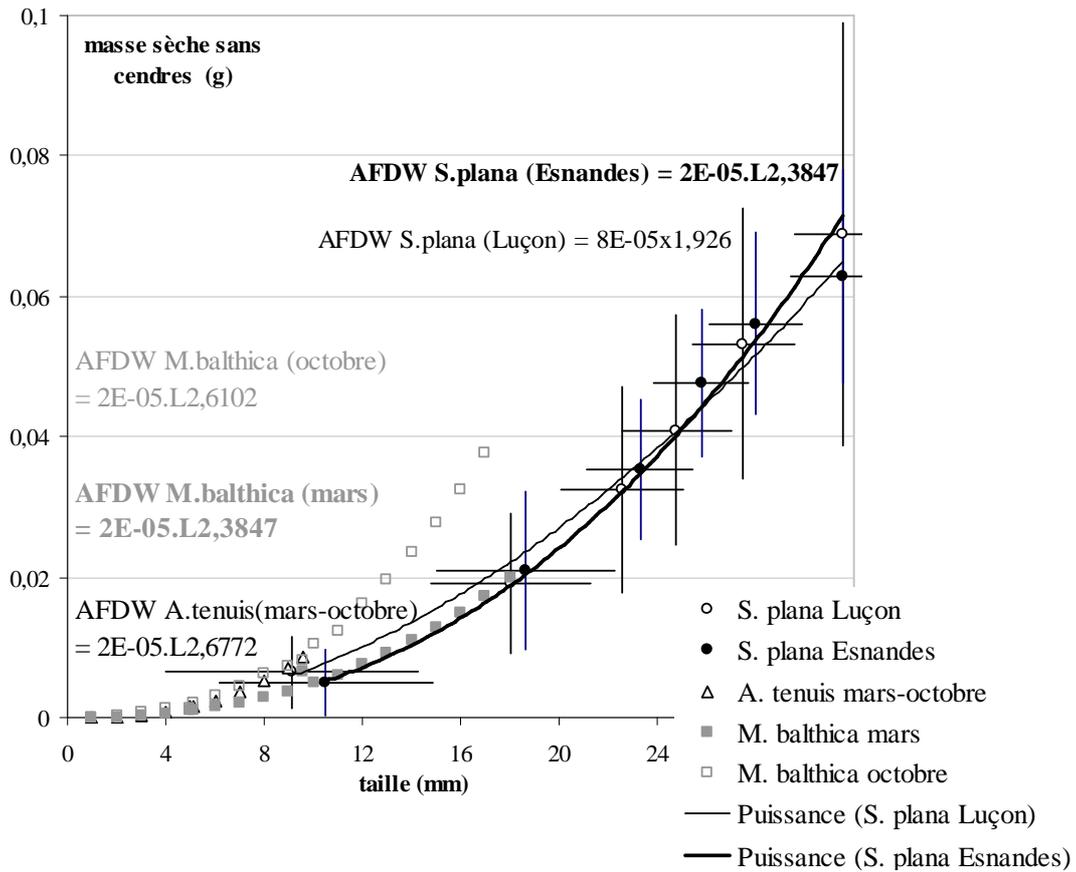


Figure 5-18 Relations moyennes entre la taille des individus et leur masse individuelle sèche sans cendres chez les *Scrobicularia plana* à Luçon et Esnandes (avec la taille et la masse moyennes et leurs écarts-types par âge), et chez *Macoma balthica* et *Abra tenuis* lors des cartographies de mars et octobre 2002

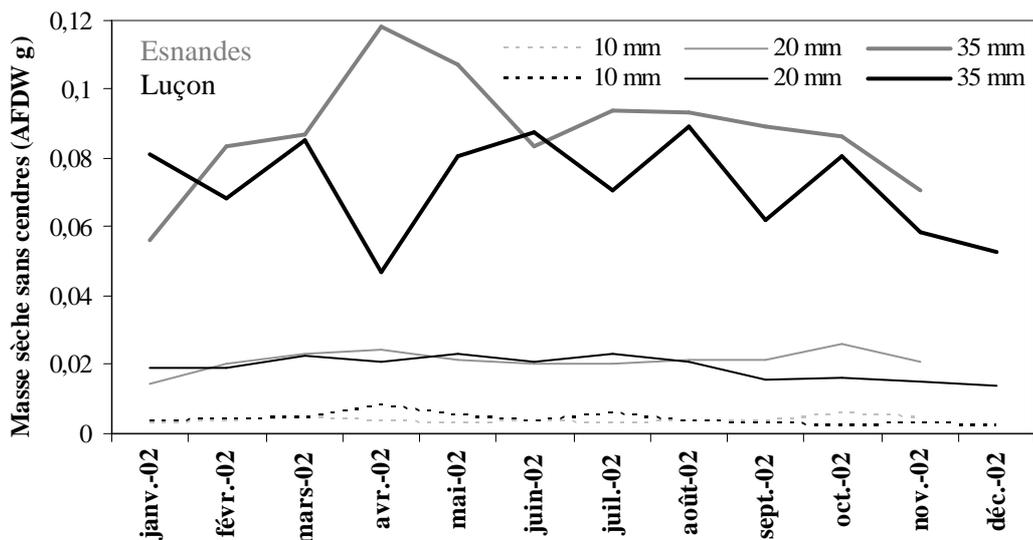


Figure 5-19 Evolution temporelle de la masse sèche sans cendres d'individus standards de 15, 25 et 35 mm chez *Scrobicularia plana* à Luçon (noirs) et Esnandes (gris) entre janvier et décembre 2002

5.3.3.3. Estimation des productions secondaires des populations de bivalves

Sur la base de ces relations taille-poids (mensuelles successives pour *Scrobicularia plana* et moyennes pour les populations de *Macoma balthica* et *Abra tenuis*) et des effectifs mensuels des cohortes, la production secondaire des populations a été estimée. Cette production est positive pour quatre populations sur les cinq suivies, et négative pour la population de *M. balthica* à Luçon (Tableau 5-8). Les **biomasses** moyennes sont **élevées** pour les populations de *S. plana* et notamment celle d'Esnandes (plus de 34 g au mètre carré), et **faibles** pour les populations de *M. balthica* et *A. tenuis* à **Luçon** (biomasse des populations inférieure à 0,3 g.m⁻²). Ainsi, la **productivité** des populations de *S. plana* et *M. balthica* est **très faible ou négative à Luçon**, et de 0,8 à Esnandes. Au contraire, celle d'*A. tenuis* est **élevée** et atteint 2,6 (Tableau 5-8).

Tableau 5-8 Production secondaire (g masse-sèche-sans-cendres.m⁻².an⁻¹), biomasse moyenne (g masse sèche sans cendres.m⁻²) et productivité (an⁻¹) des populations des trois principales espèces de bivalves dans les stations de Luçon et Esnandes (en gris les valeurs les plus extrêmes estimées, en gras les valeurs moyennes)

Espèce	<i>Scrobicularia plana</i>						<i>Macoma balthica</i>						<i>Abra tenuis</i>		
	Luçon			Esnandes			Luçon			Esnandes			Luçon		
Station	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max
Pg2 an02	-406,1	4,4	438,4	-757,9	26,5	929,8	-17,0	-0,2	15,0	-42,6	0,9	48,4	-3,4	0,2	4,1
B	16,4	20,6	24,8	13,4	34,2	55,0	0,0	0,3	0,7	0,1	1,2	2,3	0,0	0,1	0,2
P/B an02	-19,7	0,2	21,3	-22,1	0,8	27,2	-49,7	-0,7	43,7	-35,1	0,8	39,9	-47,7	2,6	56,4

Cependant, nous avons constaté que les effectifs de **chacune de ces populations diminuaient** significativement au cours du suivi, induisant un terme d'élimination négatif entre deux mois successifs (Tableau 5-9). Ainsi, le terme d'**élimination** atteint en moyenne -58,3 g.m⁻².an⁻¹ pour la population de *Scrobicularia plana* d'Esnandes. C'est en effet à Esnandes que les éliminations sont les plus négatives et que les écarts entre élimination minimale et maximale sont les plus élevés pour *S. plana* comme pour *M. balthica*. A Luçon, les éliminations de *M. balthica* et d'*Abra tenuis* sont quasi nulles, tandis que celle de *S. plana* atteint en moyenne -13,5 g.m⁻².an⁻¹. Les mortalités les plus élevées ont été observées chez *S. plana* pour les cohortes de 1999 à Luçon et de 1999 et 2002 à Esnandes.

Le second terme intervenant dans le calcul de la production secondaire par la somme des pertes est la variation de la **biomasse de la population** entre la fin et le début de l'année. Cette variation de biomasse est négative pour les populations de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* et nulle pour celle d'*Abra tenuis*. Les biomasses de *S. plana* et *M. balthica* diminuent donc au cours du suivi, respectivement de 9,1 et 0,3 g.m⁻².an⁻¹ à Luçon et de 31,8 et 1,7 g.m⁻².an⁻¹ à Esnandes.

Tableau 5-9 Éliminations (g masse-sèche-sans-cendres. $m^{-2}.an^{-1}$) des populations des trois principales espèces de bivalves dans les stations de Luçon et Esnandes et pour chaque cohorte (de celle née en 2002 à celle née en 1997 ou avant). Les éliminations négatives expriment des mortalités ou émigrations et les éliminations positives des recrutements ou immigration.

Espèce	Scrobicularia plana						Macoma balthica						Abra tenuis		
	Luçon			Esnandes			Luçon			Esnandes			Luçon		
Station	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max
2002	-23,0	-1,4	17,2	-70,2	-8,5	36,8	-0,3	0,0	0,2	-2,8	0,0	2,3	-1,8	-0,1	1,3
2001	-23,2	1,3	31,4	-156,1	-11,0	111,1	-0,9	-0,1	0,9	-4,3	-0,1	3,5	-2,2	0,0	2,1
2000	-112,2	-2,6	102,2	-282,6	-21,9	193,3	-2,7	-0,1	2,8	-10,6	-0,6	8,2			
1999	-118,4	-7,2	89,5	-267,9	-12,9	215,4	-4,0	0,1	4,7	-13,2	-1,1	9,8			
1998	-89,7	-2,8	78,7	-103,6	-2,3	94,9	-3,9	0,0	4,5	-14,2	-0,7	12,5			
1997	-63,4	-0,8	60,3	-68,2	-1,8	61,5	-2,7	0,0	3,0	-3,7	-0,1	3,2			
total	-429,9	-13,5	379,3	-948,6	-58,3	713,1	-14,5	0,0	16,0	-48,8	-2,7	39,6	-4,0	-0,1	3,4

Tableau 5-10 Variations de biomasse (g masse sèche sans cendres. m^{-2}) des populations des trois principales espèces de bivalves dans les stations de Luçon et Esnandes et pour chaque cohorte (de celle née en 2002 à celle née en 1997 ou avant) entre janvier 2002 et décembre 2002

Espèce	Scrobicularia plana						Macoma balthica						Abra tenuis		
	Luçon			Esnandes			Luçon			Esnandes			Luçon		
Station	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max
2002	0,0	0,4	0,8	-0,3	-0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,1
2001	0,5	2,4	4,3	-9,0	-6,6	-4,2	-0,3	-0,2	-0,1	-0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
2000	-5,7	-1,7	2,4	-24,4	-17,5	-10,5	-0,4	-0,2	0,0	-0,6	-0,5	-0,4			
1999	-11,0	-7,4	-3,9	-7,4	-5,5	-3,6	-0,3	0,1	0,4	-1,1	-0,7	-0,2			
1998	-6,7	-2,7	1,2	-1,7	-1,1	-0,5	0,0	0,1	0,1	-0,5	-0,4	-0,3			
1997	-3,9	-0,2	3,6	-2,0	-1,0	-0,1	0,0	0,0	0,0	-0,6	-0,2	0,2			
total	-26,8	-9,1	8,5	-44,8	-31,8	-18,8	-1,0	-0,3	0,5	-3,0	-1,7	-0,4	0,0	0,0	0,1

5.4. Discussion

5.4.1. Disponibilité des bivalves

La disponibilité des bivalves sur la haute slikke dépend de leurs **densités de population**. Cependant, l'estimation de la densité de population est fortement influencée par la technique d'échantillonnage et notamment par la taille et le nombre d'unités d'échantillonnage (Scherrer 1984) et par la maille du tamis pour prendre ou non en compte les juvéniles (Bachelet 1987). En outre, les effectifs de bivalves varient fortement dans le temps (période de recrutement et de post-recrutement) et l'espace (migrations larvaires et post-larvaires) en fonction des **capacités d'installation des larves ou des juvéniles** (Bouma *et al.* 2001, Hiddink & Wolff 2002) et de la **prédation** par les polychètes (Hiddink *et al.* 2002a) ou les crustacés (Dekker & Beukema 1999). La mortalité des juvéniles est très importante. En effet, en mer Baltique, après le recrutement de 80 000 juvéniles de *M. balthica* en juillet, les effectifs de G0 diminuent en août pour atteindre 3 700 ind.m⁻² en décembre (Ankar 1980). Tout en tenant compte de ces différentes sources de variabilité, nous pouvons comparer les densités de population des trois principaux bivalves sur l'anse de l'Aiguillon avec celles observées dans la littérature (Tableau 5-11).

Si l'aire de répartition de *Abra tenuis* s'étend des côtes Atlantiques de la Grande Bretagne (îles de la Manche, île de Man et côte ouest de l'Ecosse) à la Mauritanie en passant par la péninsule ibérique (y compris la mer Méditerranée) et les côtes du Maroc (Tebble 1966, Dekker & Beukema 1993), elle colonise préférentiellement les vasières intertidales estuariennes (Nott 1980, Gibbs 1984) et les sites à **salinité réduite** (Tebble 1966) tels que les lagunes ou les sites partiellement isolés de la mer (Nott 1980). Très résistante aux longues périodes d'émersion (Gibbs 1984), elle se répartit généralement sur la **partie haute des vasières** (Dekker & Beukema 1999). Ainsi, les abondances les plus élevées en *A. tenuis* ont été observées par Gibbs (1984) dans des estuaires anglais (Tableau 5-11). Les effectifs observés sur les trois stations de la haute slikke de l'anse de l'Aiguillon sont en revanche assez faibles, surtout dans la station d'Esnandes (68 ± 90 ind.m⁻²) où l'hydrodynamisme élevé semble défavorable à l'installation de l'espèce. Sur les deux autres stations, les abondances sont comprises entre les minima et les maxima observés en baie des Veys (Desprez *et al.* 1986) et dans l'estuaire de la Gironde (Bachelet 1989).

Macoma balthica est quant à elle une espèce **euryhaline** (Robineau 1986, Ysebaert & Meire 1999), commune le long des côtes nord européennes : de la mer Blanche (Beukema & Meehan 1985) à l'estuaire de la Gironde (Bachelet *et al.* 1981, Ysebaert & Meire 1999). Son aire de répartition (Tebble 1966) est large, de l'océan Arctique aux deux côtes de l'Atlantique Nord (Caddy 1967, Ysebaert &

Meire 1999), avec pour limite sud de répartition les côtes espagnoles. Elle a été abondamment étudiée dans la mer de Wadden (Madsen & Jensen 1987, Dekker & Beukema 1993, Hiddink & Wolff 2002), où elle peut atteindre une densité de 675 ind.m⁻² (dans le Groninger Wad selon Hiddink & Wolff 2002). Les abondances les plus élevées en *M. balthica* ont été observées en mer Baltique (jusqu'à 80 000 juvéniles.m⁻², selon Ankar 1980), en baie de Somme (jusqu'à 32 000 ind.m⁻², selon Desprez *et al.* 1986) et dans l'estuaire de la Loire (jusqu'à 6376 ind.m⁻², selon Robineau 1986). Celles observées dans les stations de Luçon et l'Aiguillon sont parmi les plus faibles, mais la densité de la population d'Esnandes atteint une valeur moyenne de 406 ind.m⁻², du même ordre que celle observée dans l'estuaire de la Gironde (Bachelet 1979) (Tableau 5-11). Si *M. balthica* est connu pour coloniser préférentiellement les **sédiments fins entre 150 et 225 µm** (Wolff 1973, Robineau 1986), la densité de son recrutement n'est pas affectée par la teneur en pélites des sédiments (Bouma *et al.* 2001) mais négativement par leur capacité d'érosion (Bouma *et al.* 2001). Les sédiments de l'anse de l'Aiguillon, de granulométrie moyenne comprise entre 12 et 23 µm, semblent avoir une forte capacité de remise en suspension, comme l'attestent les observations d'érosion et de déposition faites à Esnandes, défavorable à de forts recrutements.

Scrobicularia plana est une espèce **intertidale** (Tebble 1966) **euryhaline** (Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983) avec une aire de répartition étendue de la Norvège au Sénégal (Tebble 1966, Poppe & Goto 1993) en passant par la mer Méditerranée (Tebble 1966, Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983). Caractéristique des **sédiments fins** (Pérès & Picard 1964, Dankers & Beukema 1981, Rodriguez-Rua *et al.* 2003), stables, à forte concentration en matière organique et faible compétition trophique (Sola 1997), elle est grégaire avec une répartition aléatoire au sein des agrégats (Hughes 1969, Bachelet 1979). Si la population de *S. plana* de la pointe de l'Aiguillon atteint 164 ± 425 ind.m⁻², soit une densité du même ordre qu'à Conway (Hughes 1970b) ou que dans l'estuaire du Tage (Guerreiro 1998), à Luçon elle atteint 1178 ± 646 ind.m⁻², soit une densité du même ordre que dans les estuaires du Gwendraeth (Hughes 1970b) et du Bou Regreg (Elkaïm 1976) ou que sur la vasière intertidale de Brouage (Degré 2001). A Esnandes, *S. plana* atteint une **abondance très élevée** de 3068 ± 1768 ind.m⁻², proche de celles relevées dans l'étang du Prévost (Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983) et dans l'estuaire de la Bidasoa (Sola 1997) (Tableau 5-11).

Tableau 5-11 Revue bibliographique des abondances en bivalves *Abra tenuis*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* sur les côtes européennes, méditerranéennes et africaines

Sites		Auteurs		<i>Abra tenuis</i> (ind/m ²)	<i>Macoma balthica</i> (ind/m ²)	<i>Scrobicularia plana</i> (ind/m ²)
Conway (bas estran)	Pays de Galles	Hughes	1970b			150 ad + 90 juv
Conway (haut estran)	Pays de Galles	Hughes	1970b			55 ad + 12 juv
Estuaire du Gwendraeth	Pays de Galles	Hughes	1957			1025
Estuaire du Fleet	Angleterre	Gibbs	1984	1500 à 26000		
Estuaire du Plym	Angleterre	Gibbs	1985	200 à 5500		
Mer du Nord (entière)	Pays-Bas	Hiddink & Wolff	2002		10 à 118	
Mer du Nord (offshore)	Pays-Bas	Hiddink & Wolff	2002		3 à 249	
Mer de Wadden (chenaux de marée)	Pays-Bas	Hiddink & Wolff	2002		28 à 101	
Mer de Wadden (Groninger Wad)	Pays-Bas	Hiddink & Wolff	2002		395 à 675	
Mer de Wadden (autres zones intertidales)	Pays-Bas	Hiddink & Wolff	2002		13 à 438	
Mer de Wadden	Pays-Bas	Madsen & Jensen	1987		162 à 193	
Mer de Wadden (Balgzand)	Pays-Bas	Dekker & Beukema	1993	12500 juv et 100 ad		
Mer de Wadden (Texel)	Pays-Bas	Dekker & Beukema	1993	15500 juv et 300 ad		
Mer de Wadden	Allemagne	Zwarts & Wanink	1993		200 à 2000	1 seule cohorte en 10 ans ! (née en 1976, morte en 1983)
Estuaire de l'Escault	Pays-Bas	Ysebaert & Meire	1999		49 à 923	
Baie de Somme	France	Desprez <i>et al.</i>	1986		100 à 32000	
Estuaire de la Seine	France	Desprez <i>et al.</i>	1986		500 à 3000	24 à 43
Baie des Veys	France	Desprez <i>et al.</i>	1986	10 à 1200	0 à 140	
Estuaire de la Loire	France	Robineau	1986		984 à 6376	388
Luçon	France	Degré	cette étude	374 ± 205	99 ± 57	1178 ± 646
Esnandes	France	Degré	cette étude	68 ± 90	406 ± 233	3068 ± 1768
l'Aiguillon	France	Degré	cette étude	152 ± 300	75 ± 77	164 ± 425
Brouage	France	Degré	2001			1079
Estuaire de la Gironde	France	Bachelet	1979 & 1989	100 à 2500	488	
Etang du Prévost	France	Guelorget & Mazoyer-Mayère	1983			322 à 4901
Bidasoa	Espagne	Sola	1997			676 à 5892
Tage	Portugal	Guerreiro	1998			28,32 ± 10,95
Mira	Portugal	Guerreiro	1998			62,63 ± 42,89
Bou Regreg	Maroc	Elkaïm	1976			160 à 200 - 400 à 1600

5.4.2. Accessibilité des bivalves

Cette étude a montré que la majorité des bivalves, en terme d'abondance, est accessible aux limicoles. En effet, **72 ± 14 % des effectifs en bivalves sont accessibles à tous les limicoles**. Cependant ces individus, enfouis peu profondément, sont de petite taille. Ainsi, si tous les individus de *M. balthica* et *S. plana* de longueur inférieure à 5 mm sont présents toute l'année à des profondeurs accessibles inférieures à 4 cm, ceux de 10 mm de long s'enfouissent jusqu'à 6 cm de profondeur et ne sont accessibles aux limicoles à bec court que durant l'été et les adultes de plus de 20-30 mm ne sont que très rarement accessibles en été. Or, les limicoles de l'anse de l'Aiguillon sont essentiellement hivernants. La pression de prédation est donc maximale sur les mois d'hiver, lorsque les bivalves sont le moins accessibles (51 et 56 % effectifs de *S. plana* et de *M. balthica* présents à des profondeurs inférieures à 3 cm en hiver).

En outre, les bivalves accessibles étant représentés par les **individus les plus petits**, la proportion de biomasse accessible annuellement est seulement de 27 ± 8 %. Si les limicoles enfouissent leur bec jusqu'à 5 cm de profondeur, ils ont alors accès à 72 ± 24 % de la biomasse et 88 ± 10 % des effectifs en bivalves, et s'ils chassent exceptionnellement jusqu'à 10 cm de profondeur, ils ont alors accès à 97 ± 3 % de la biomasse et 99 ± 1 % des effectifs en bivalves.

Zwarts et Wanink (1993) ont montré une **variation inter-annuelle** très élevée de la fraction de bivalves accessibles aux limicoles, et ce pas seulement du fait de la grande variabilité des recrutements. En effet, la variabilité de la fraction accessible est supérieure à celle de la biomasse disponible, notamment chez les bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* qui s'enfouissent saisonnièrement. Ainsi, pour les limicoles en étapes migratoires en mer des Wadden, la fraction accessible de *Macoma balthica* pour les bécasseaux varie entre 0 et 100 % de la population (Zwarts & Blomert 1992, Piersma *et al.* 1993b, Zwarts & Wanink 1993). Zwarts et Wanink (1993) se sont interrogés sur la **profondeur limite** à laquelle les proies deviennent inaccessibles aux limicoles. En effet, si elle dépend de la taille du bec, elle varie en fonction de la technique d'attaque des limicoles, qui peuvent soit enfoncer leur bec jusqu'aux yeux dans la vase, soit n'enfoncer qu'une partie de leur bec seulement, et en fonction de la capacité de fuite des proies en profondeur, les limicoles devant piocher juste en dessous de la proie pour l'empêcher de fuir (Zwarts & Wanink 1993).

Nous avons montré que la **profondeur d'enfouissement des bivalves augmentait avec la longueur de leur coquille** pour *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, comme cela avait déjà été montré respectivement par Reading & McGroarty (1978) et Zwarts (1986). Seul Hulscher (1982) observait une relation inverse entre la profondeur d'enfouissement et la taille de *M. balthica*. Pour Zwarts & Wanink (1989), la relation entre taille et enfouissement de *Cerastoderma edule*, *M. balthica*

et *S. plana* décrit une courbe en 'S', plus prononcée en hiver qu'en été. En effet, *M. balthica* et *S. plana* peuvent s'enfouir jusqu'à deux fois plus profondément durant l'hiver (Zwarts & Wanink 1989). Ceci peut s'expliquer par un changement de régime alimentaire de ces bivalves, de la dépositivorie estivale à la suspensivorie hivernale (Meire 1993). Cependant, nous avons pu montrer que ces différences saisonnières ne sont pas significatives d'un mois sur l'autre. Enfin, Zwarts (1986) a démontré expérimentalement que la profondeur d'enfouissement de *Scrobicularia plana* dépendait du poids de leur siphon.

5.4.3. Déteçtabilité des bivalves par leurs prédateurs

La **déteçtabilité** des proies est un paramètre très difficile à mesurer, notamment pour les limicoles chassant à vue (Zwarts & Wanink 1993). En effet, la déteçtabilité des proies dépend de leur nombre, de leur taille et de leur mobilité pour la chasse à vue, comme chez le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, mais aussi des traces que peuvent laisser ces proies, par les extrémités de leur cavité ou par leur traces d'activité de fouissage et de défécation.

Chez les bivalves la **mobilité est faible**, et consiste seulement en des changements de position dans la vase et à la rétraction du pied et des siphons dans la coquille en fermant fermement les valves (Zwarts & Wanink 1993). Cependant, les bivalves dépositivores facultatifs, comme *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, réalisent des mouvements réguliers de leurs siphons exhalant et inhalant pour la recherche de microalgues en surface de la vase (Hughes 1969). Ils laissent alors des **traces** en forme d'étoile sur la vase (Hughes 1970b), qui peuvent être repérées par les limicoles. Les mouvements de siphons, notamment au moment du jusant et du flot, peuvent également être repérés par les limicoles. Les siphons seuls peuvent alors constituer une part non négligeable du régime alimentaire des limicoles (Moreira 1997).

Pour les **autres proies** telles que les polychètes et les crustacés, en revanche, la mobilité est élevée. Ainsi, la déteçtabilité de ces proies dépend moins de la profondeur de leur cavité, que du **temps passé en surface**, de la distance à leur cavité et de leur vitesse de fuite (Zwarts & Wanink 1993). En effet, de nombreux polychètes et crustacés remontent à la surface pour se nourrir ou déféquer. *Corophium volutator*, qui rampe en surface lors du jusant, s'enfouit dans son terrier lorsqu'un limicole marche sur la vase (Boates & Smith 1989), mais en ressort entre 5 et 10 min après le dérangement, et devient alors accessible à ses prédateurs attendant immobiles (Goss-Custard 1976).

Les limicoles chassant les polychètes et les crustacés essentiellement à vue, leur taux de prise dépend donc de leur **vitesse d'attaque** et de la **distance à leur proie** (Zwarts & Wanink 1993). Lorsque ces proies faciles à attraper sont nombreuses en surface, les limicoles vont s'en nourrir

exclusivement (exemple de *Hediste diversicolor* chassé par *Numenius arquata*, selon Zwarts & Esselink 1989). Ainsi, le temps de recherche des proies est fonction du nombre de proies prises en surface par rapport à celui des proies retirées de leur terrier (*Hediste diversicolor* chassé par *Numenius arquata*, selon Zwarts & Esselink 1989). Mais la chasse peut également se faire en picorant au hasard ou au toucher, comme chez *Haematopus ostralegus* (Hulscher 1982, Wanink & Zwarts 1985), ou parfois en picorant à l'odorat, comme chez *Calidris alpina* (Van Heezik *et al.* 1983).

5.4.4. Ingestibilité et digestibilité des bivalves par leurs prédateurs

Si certains limicoles, comme *Haematopus ostralegus*, sont capables de démembrer des crabes ou arracher les siphons de gros bivalves (Zwarts & Wanink 1984, Zwarts & Wanink 1993), la plupart ingère les proies entières. Ainsi, un nouveau paramètre limite la prise des proies, c'est leur **ingestibilité**. En effet, la proie doit avoir une taille inférieure au diamètre ingestible par le limicole. C'est-à-dire que le limicole ne peut avaler une proie que si son diamètre (pour les espèces de forme ronde, comme *Cerastoderma edule*) ou sa largeur (pour les espèces de forme oblongue, comme *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Mytilus edulis*) est inférieure à une taille limite. Zwarts et Wanink (1993) ont estimé cette longueur limite pour le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* à 12 mm chez *C. edule*, 16 mm chez *M. balthica*, 19 mm chez *S. plana*, et 21 mm chez *M. edulis*.

En outre, seuls quelques limicoles, comme les bécasseaux, sont capables d'avalier les bivalves et les gastéropodes avec leur coquille. Il leur faut alors un gésier et un estomac suffisamment puissants pour pouvoir broyer et digérer leurs proies. Ainsi, Piersma *et al.* (1993b) ont constaté que les espèces mangeant des bivalves entiers ont un estomac plus lourd que ceux d'espèces se nourrissant uniquement de proies molles, et qu'au sein d'une même espèce, plus les individus se nourrissent de proies coquillées plus leur estomac est lourd. Ce paramètre de **digestibilité** réduit encore la quantité de bivalves réellement utilisables par les limicoles. En effet, certaines classes de taille de bivalves peuvent être avalées par les limicoles, mais leur coquille ne peut être broyée par le gésier (exemple chez *Calidris maritima* selon Summers *et al.* 1990). Ainsi, les restes de coquille peuvent être observés dans le gésier du Bécasseau maubèche *Calidris canutus* par ultra-sonographie (Dietz *et al.* 1999, Van Gils *et al.* 2003a). Van Gils *et al.* (2003a) ont montré que la taille du gésier est supérieure chez les bécasseaux spécialisés dans la prédation de proies coquillées par rapport à ceux spécialisés dans les proies décoquillées. Cependant, si la prise alimentaire peut être plus importante avec une taille de gésier plus élevée, la dépense énergétique par perte de chaleur est plus élevée lors de la digestion par rapport à des individus à plus petit gésier (Piersma *et al.* 2003). Ainsi, pour respecter la théorie de la maximisation du taux net (Stephens & Krebs 1986), les limicoles doivent avoir une taille optimale de gésier (G) fonction de la racine carrée du rapport entre le taux de prise énergétique maximal ($MEIR_{max}$) et la qualité des proies (Q), et comprise entre 11 et 12 g chez *C. canutus* (Van Gils 2004).

Enfin, l'hypothèse d'une sélectivité des proies en fonction du « goulot d'étranglement digestif », émise par Zwarts & Blomert (1992), induit une contrainte supplémentaire de capacité digestive, telle que les périodes de nourrissage intensif (supérieur au taux de prise moyen) soient suivies de périodes de pause digestive (Meire 1993).

5.4.5. Profitabilité des bivalves

La **profitabilité** des bivalves représente le gain énergétique pour leur prédateur. Cette notion économique fait appel à la théorie de l'*optimal foraging* (Stephens & Krebs 1986), selon laquelle le taux de réussite par temps de prise d'une proie doit être supérieur au taux de réussite par temps de nourrissage (temps de prise + temps de recherche de la proie) pour être profitable. Cependant, bien que très utilisée pour calculer la **taille de proie profitable**, notamment de *Macoma balthica* chez *Haematopus ostralegus* (Hulscher 1982) ou chez *Calidris canutus* (Zwarts & Blomert 1992), ou la **taille optimale du gésier** chez *Calidris canutus* (Van Gils 2004), cette théorie sous estime la sélectivité des proies par les limicoles (Zwarts & Wanink 1993). En effet, les proies sont sélectionnées selon leur taille, leur **indice de condition** et leur **densité énergétique**, mais aussi selon leur abondance et leur profondeur d'enfouissement. Le temps de prise augmente avec la taille des proies (nécessite plus de mouvement pour avaler), la profondeur d'enfouissement du bec et la nécessité de nettoyer la proie. Ainsi, la profitabilité de grosses proies de valeur énergétique élevée diminue lorsque que le coût de leur prise augmente. En outre, les proies les plus grosses nécessitent un temps de prise plus long, induisant un risque plus élevé de klepto-parasitisme¹⁰ entre les limicoles (Goss-Custard *et al.* 1982) et de prédation par les rapaces (Cresswell 1994, Rosa *et al.* 2006). Les limicoles ne sélectionneront ces proies moins profitables que si ce sont des proies de surface (à faible coût de prise), ou si la densité des proies les plus profitables diminue (Zwarts & Wanink 1993). En hiver, les limicoles peuvent alors se nourrir de proies marginales présentes en surface mais de faible valeur énergétique (Zwarts & Wanink 1991).

Si Hughes (1970b) estimait une **valeur énergétique** constante chez *Scrobicularia plana*, la quantité d'énergie de ce bivalve par rapport à sa masse peut **varier saisonnièrement** (Zwarts & Wanink 1993) et inter-annuellement (Zwarts & Wanink 1991). Ainsi, Zwarts & Wanink (1993) ont observé des maxima de densité énergétique en mai et juin (22,5 kJ.g⁻¹ AFDW) et des minima en mars (20,5 kJ.g⁻¹ AFDW), soit une variation de l'ordre de 10 %. Chez *Macoma balthica* en revanche, la densité énergétique ne varie pas saisonnièrement (Beukema & De Bruin 1979, Zwarts & Wanink 1993). Pourtant les variations physiologiques et biochimiques liées aux périodes de jeûne et de reproduction devraient induire des différences énergétiques (Beukema & De Bruin 1979), tout comme

¹⁰ Le klepto-parasitisme est le terme utilisé pour qualifier le vol de proies entre individus ou entre espèces.

des variations de la masse individuelle. En effet, les gamètes peuvent représenter plus de 20 % de la masse individuelle en période de maturation (De Wilde & Berghuis 1978), et induire une perte ou un gain énergétique de 3 kJ.g^{-1} AFDW par rapport à la densité énergétique moyenne de *M. balthica* entre mâles et femelles. Les produits gonadiques mâles ayant une densité énergétique de $18,9 \text{ kJ.g}^{-1}$ AFDW et ceux des femelles, de $24,7 \text{ kJ.g}^{-1}$ AFDW (De Wilde & Berghuis 1978), si le sex-ratio est équilibré aucune variation de la densité énergétique ne sera détectée à l'échelle de la population. Cependant, ces **différences entre mâles et femelles** peuvent jouer sur leur sélectivité par les prédateurs, comme cela a déjà été montré pour *Crangon crangon* (Szaniawska 1984).

La **valeur énergétique** des proies varie également **régionalement**, avec des valeurs généralement supérieures au Nord (23 kJ.g^{-1} AFDW en moyenne pour les invertébrés de la Baltique (Brey *et al.* 1988)) par rapport au Sud ($20,5 \text{ kJ.g}^{-1}$ AFDW en moyenne pour les invertébrés de la Manche (Dauvin & Joncourt 1989), du fait de teneurs en lipides supérieures au Nord (Zwarts & Wanink 1993). Si les variations des densités énergétiques sont à la fois spatiales et temporelles (saisonnnières et inter-annuelles), elles ne dépassent en général pas 10 % et sont probablement moins influentes sur la sélectivité des proies que les **variations du poids des chairs** (Zwarts & Wanink 1993). En effet, les biomasses peuvent atteindre 180 % du poids moyen au printemps pour des jeunes moules (Zwarts & Wanink 1993). Pour comparaison, l'indice de condition atteint plus de 120 % du poids moyen des polychètes *Hediste diversicolor*, *Arenicola marina* et *Nephtys hombergii* à différentes périodes de l'année (Zwarts & Wanink 1993), et varie entre 70 et 140 % du poids moyen de *Scrobicularia plana* et de *Macoma balthica* entre mars et juin (Zwarts 1991).

Le **taux de croissance pondérale** varie également **journalièrement** et **saisonnièrement** chez les individus standards de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*. Alors que chez *M. balthica*, Ankar (1980) mesurait un taux de croissance pondérale maximal en avril-mai et minimal en février et octobre pour les adultes et maximal en juin pour les juvéniles, chez *S. plana* Guelorget & Mazoyer-Mayère (1983) estimaient le poids sec décalcifié d'un animal standard de 15 mm maximal d'avril à juillet et minimal en août et en décembre. De même, Zwarts (1991) observait des indices de condition corporelle maximaux en mai-juin et minimaux d'octobre à mai chez *M. balthica* et maximaux en juin et minimaux de décembre à avril chez *S. plana*. Il montrait que les variations de biomasse de *M. balthica* de 15 mm, comme celles de *S. plana* de 35 mm, sont très hautement significativement ($p < 0,001$) corrélées à la température et à la teneur en chlorophylle *a* dans la colonne d'eau (Zwarts 1991). Pourtant lors d'épisodes de gel, la chute de masse hivernale est moindre comparée à celle observée chez ces deux espèces lors d'hivers normaux (Zwarts 1991). En outre, l'indice de condition peut varier avec la profondeur d'enfouissement, de telle façon que les individus les moins profondément enfouis soient en moins bonne condition, notamment chez *S. plana* (Zwarts & Wanink 1991). Zwarts *et al.* (1994) ont également montré que des *S. plana* en mauvaise condition exposent une proportion plus

importante de leur siphon en surface du sédiment par rapport aux individus en bonne condition.

Ces variations, classiquement unimodales avec des maxima au printemps-été et des minima en hiver, peuvent aussi être plurimodales, lorsque les périodes de reproduction ne coïncident pas avec la période de croissance maximale (par exemple chez les polychètes, *Scrobicularia plana* et *Mytilus edulis*) (Zwarts & Wanink 1993). En revanche, les variations de biomasses individuelles liées à la ponte peuvent être masquées par la simultanéité de la période de croissance maximale (par exemple chez *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*) (Zwarts & Wanink 1993). Si, dans la population de *S. plana* à Esnandes, nous avons pu observer en 2002 cette dynamique pondérale classique, avec une masse maximale au printemps et minimale en hiver, la variation de masse sèche sans cendres des *S. plana* de Luçon la même année semble indépendante de la température saisonnière. En effet, dans cette station, les individus oscillent mensuellement entre leur masse minimale et maximale. Ces oscillations apparaissent synchrones aux épisodes de recrutements.

5.4.6. Recrutement et productivité des bivalves

Chez *Scrobicularia plana*, les pertes de masse attribuables à des pontes sont toutes suivies de **recrutements** : en avril, juin, septembre et décembre à Esnandes, et en mai, juillet, septembre et décembre à Luçon. De nombreuses études de dynamique des populations de *S. plana* ont montré que le recrutement est prolongé dans le temps (Bachelet 1979, Sola 1997, Guerreiro 1998, Degré 2001) et varie d'une année à l'autre. L'installation des larves dans le sédiment s'effectue lorsque les individus ont atteint une taille de 250 µm-500 µm (Sola 1997). Outre les recrutements moyennement abondants observés du printemps à l'été chez *S. plana*, des recrutements très abondants ont été observés dans les deux stations (Luçon et Esnandes) en janvier et février 2002, alors que la perte de masse individuelle en hiver ne semblait pas supérieure à celle observée en fin d'été. Ces recrutements hivernaux semblent plutôt résulter de recrutements tardifs par rapport aux épisodes de ponte. En effet, des phénomènes de **retards de recrutement** (allongement du stade larvaire précédant le *settlement*) ou de **recrutements secondaires** (*postsettlement* permettant l'installation de post-larves autochtones ou allochtones) bien documentés chez *Macoma balthica* (Beukema & De Vlas 1989, Armonies 1992, Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Hiddink *et al.* 2002b, Hiddink & Wolff 2002, Huxham & Richards 2003), pourraient être à l'origine de l'apparition en janvier et février de nouvelles cohortes très abondantes. Pourtant, aucune dispersion post-larvaire n'a été mise en évidence dans la littérature chez *S. plana*. En revanche chez *M. balthica*, il est aujourd'hui reconnu que le recrutement s'effectue en deux phases. La première installation des larves sur la zone intertidale (Ratcliffe *et al.* 1981) a lieu dans des nurseries de la haute slikke (Beukema & De Vlas 1989, Hiddink & Wolff 2002) lorsque les individus ont atteint une taille comprise entre 270 et 310 µm (Bachelet 1987). Puis un épisode de migration post larvaire disperse les individus âgés d'un an (Beukema & De Vlas 1989, Bouma *et al.* 2001, Hiddink & Wolff

2002), et la seconde installation (*post-settlement*) a lieu sur la basse slikke (Azouzi *et al.* 2002). Ainsi, l'aire de répartition de *M. balthica* sur le site est généralement supérieure à celle des espèces non dispersives (Beukema & De Vlas 1989), telles que *Abra tenuis*. En effet, du fait de son développement direct, la capacité de dispersion d'*Abra tenuis* est limitée (Gibbs 1984, Dekker & Beukema 1993, 1999). Cependant, l'espèce peut recoloniser rapidement son milieu après une phase d'extinction locale, grâce à des recrutements très abondants (Gibbs 1984, Dekker & Beukema 1993) centrés sur la fin de l'été (Dekker & Beukema 1999).

Le calcul de la production secondaire par la méthode de la somme des pertes tient compte non seulement de l'accroissement annuel moyen de la biomasse de la population lié à la croissance pondérale et au recrutement, mais aussi de l'**élimination**. Celle-ci représente la perte d'individus de chaque cohorte par **mortalité naturelle** ou par **prédation** entre deux mois consécutifs.

Pour estimer la part de mortalité naturelle et la part de **mortalité par prédation** différentes études ont utilisé l'expérimentation en cage d'exclusion des prédateurs (Reise 1977, Hulberg & Oliver 1980, Quammen 1981, 1984, Szekely & Bamberger 1992, Jensen & André 1993, Hamilton *et al.* 1994, Drake & Arias 1996, Richards *et al.* 1999, Mabee & Estelle 2000). Cependant, cette méthode induit dans les sédiments vaseux de nombreux biais (Arntz 1976, Virnstein 1978, Bloom 1980) liés aux modifications physiques du milieu (notamment, un ralentissement du courant et un exhaussement des sols sous les cages). Par conséquent, la mortalité par prédation est plus souvent étudiée d'un point de vue qualitatif ou semi-quantitatif (par étude des contenus stomacaux ou fécaux des prédateurs). Ainsi, *Scrobicularia plana* est une proie préférentielle de l'avifaune, principalement de l'huître pie (*Haematopus ostralegus*) (Hughes 1970b, Ysebaert & Meire 1999) et de la barge à queue noire (Moreira 1994) qui en consomment en abondance les siphons (Zwarts *et al.* 1994, Moreira 1997). Les poissons (*Pleuronectes platessa*, *Gadus morhua* et *Anguilla anguilla*) et les crabes s'en nourrissent également. Les limicoles hivernants (*Calidris canutus*, *Calidris alpina*, *Tringa totanus*, *Haematopus ostralegus*, *Limosa lapponica* et *Numenius arquata*) sont également responsables d'une part de la mortalité de *Macoma balthica* (Annezo & Hamon 1989, Ysebaert & Meire 1999). Le taux de mortalité, compris entre 40 et 50 % (De Wilde 1975, Beukema 1979, Bachelet 1980, Madsen & Jensen 1987), est également lié à la prédation par des prédateurs benthiques, tels que *Retusa obtusa* et *Nereis diversicolor* pour les juvéniles (Ratcliffe *et al.* 1981, Hiddink *et al.* 2002a), et épibenthiques, comme *Carcinus maenas* (Strasser & Günther 2001). Ainsi, Hiddink *et al.* (2002a) ont montré que la prédation de *M. balthica* par *Crangon crangon* et les juvéniles G₀ de *Carcinus maenas* explique 85 % de sa mortalité en basse slikke et 49 % en haute slikke. Les crustacés épibenthiques sont aussi les principaux prédateurs (*Crangon crangon*) et compétiteurs (densité-dépendance avec le crabe *Carcinus maenas*) des juvéniles d'*Abra tenuis* (Dekker & Beukema 1999). Contrairement aux espèces longévives que sont *S. plana* et *M. balthica*, *A. tenuis* vit 1 à 2 ans (Gibbs 1984, Bachelet 1989) et sa mortalité augmente dangereusement avec un hiver froid couplé à un été froid (Dekker & Beukema 1999).

Enfin, la **productivité** d'une population représente son taux de renouvellement. Si la biomasse en *Abra tenuis* à Luçon était la plus faible ($0,1 \text{ g.m}^{-2}$), son renouvellement est très important. En effet, la population d'*Abra tenuis* à Luçon produit 2,6 fois sa biomasse par an. En revanche, les deux espèces longévives montrent des productivités inférieures à 1 dans les deux stations. Pourtant, Beukema (1980) a estimé une productivité de *Macoma balthica* plus élevée dans la partie allemande de la mer des Wadden (soit 11000 T.an^{-1} , équivalant à $5,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), mais pas à Balgzand (soit 600 T.an^{-1} , équivalant à $0,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Tableau 5-12). Il a montré que la biomasse en *M. balthica*, supérieure à Balgzand (24 g.m^{-2}) par rapport à la partie allemande (15 g.m^{-2}), se traduisait par une production secondaire plus faible ($12 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ à Balgzand contre $85 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans la partie allemande de la mer des Wadden). Ankar (1980) observait quant à lui une biomasse moyenne en *M. balthica* d'environ 15 g.m^{-2} au nord de la mer Baltique avec une productivité de $4,4 \text{ an}^{-1}$. Ces valeurs de biomasse, production secondaire et productivité de *M. balthica* sont toutes supérieures à celles observées sur l'anse de l'Aiguillon. En effet, *M. balthica* est une espèce très commune des estuaires nord-européens, mais sa limite sud de répartition est située en Gironde (Bachelet 1980, Meehan 1985). Dans la revue bibliographique des biomasses, productions secondaires et productivité de *Scrobicularia plana* (Tableau 5-12), nous pouvons remarquer que les populations de Luçon et Esnandes ont des biomasses moyennes, mais des productions et productivités inférieures à la moyenne des populations européennes. Les biomasses en *S. plana*, supérieures à Esnandes par rapport à Luçon, sont du même ordre que celles mesurées dans la mer de Wadden (Zwarts & Wanink 1993), dans l'estuaire de la Loire (Robineau 1986), sur la vasière de Brouage (Degré 2001) ou dans l'estuaire du Tage (Guerreiro 1998). En revanche, certaines populations du Sud (Mira, Portugal) et du Nord (Lynher, Angleterre) ont des biomasses bien plus faibles (Green 1957, Guerreiro 1998), de même que les populations de moyennes latitudes comme celles de l'estuaire de la Gironde (Essink *et al.* 1991) ou du bassin d'Arcachon (Bachelet 1981, 1982). C'est dans l'estuaire de la Bidasoa (Sola 1997) et dans l'étang du Prévost (Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983) que les biomasses en *S. plana* sont les plus élevées. La production secondaire estimée à Luçon et Esnandes est très inférieure à celle de l'étang du Prévost (Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983) ou de l'estuaire de la Bidasoa (Sola 1997), mais supérieure à celles de Brouage (Degré 2001) ou de l'estuaire de Lynher (Green 1957, Price & Warwich 1980). Les productivités de nos populations sont également inférieures à la moyenne européenne, du fait de la forte productivité de *S. plana* dans l'étang du Prévost (Guelorget & Mazoyer-Mayère 1983). Deux populations ont une productivité négative : l'une dans l'estuaire de Mira (Guerreiro 1998) et l'autre à Brouage (Degré 2001). La productivité de *S. plana* à Esnandes est 3,7 fois plus élevée qu'à Luçon, où seule 1/5 de la biomasse est renouvelée annuellement. C'est en effet, à Esnandes que les recrutements les plus abondants ont été observés. S'il est depuis communément admis que la productivité est supérieure pour des espèces ou des populations à vie courte (Bachelet 1982), Sprung (1993) a également montré l'existence d'une relation puissance négative entre la productivité et la biomasse individuelle moyenne.

Tableau 5-12 Revue bibliographique des biomasses en *Scrobicularia plana* sur les côtes atlantiques et méditerranéennes européennes, ainsi que leurs productions secondaires et productivités correspondantes

Site	Pays	Auteur(s)	Date	biomasse sèche sans cendres (g.m ⁻²) 2)	production II totale (g.m ⁻² .an ⁻¹)	production II totale (kcal.m ⁻² .an ⁻¹)	P/B (y-1)
Baie de Conway	Pays de Galles	Hughes	1970a,b	4,37	2,97 à 13,41	36,7 (13,3 à 60)	0,61 à 0,9
Estuaire de Lynher	Angleterre	Green	1957	2,18	0,48	2,15	0,22
Estuaire de Lynher	Angleterre	Warwick & Price	1975	2,15	0,48	2,16	0,22
Mer de Wadden	Allemagne	Zwarts & Wanink	1993	23,74 ± 22,19			
Le Guillec	France	Chassé	1972				0,63
Loire	France	Robineau	1986	24,68 ± 21,7			
Luçon	France	Degré	cette étude	20,57 ± 4,21	5,11	22,88	0,21
Esnandes	France	Degré	cette étude	34,23 ± 20,81	31,14	139,34	0,77
Brouage	France	Degré	2001	25,63 ± 5,37	-0,23	-1,18	-0,009
Gironde	France	Essink <i>et al.</i>	1991	0,11	0,62	2,77	5,69
Gironde	France	Essink <i>et al.</i>	1991	1,63	0,26	1,16	0,16
Gironde (min)	France	Bachelet	1981	1,01	0,76	3,42	0,76
Gironde (max)	France	Bachelet	1981	5,45	31,03	138,86	5,69
Arcachon	France	Bachelet	1981	11,90	15,11	67,63	1,27
Arcachon	France	Bachelet	1982	9,67	6,38	28,55	0,66
Etang du Prévost	France	Mayère	1979			25,56 à 446,42	
Etang du Prévost	France	Guelorget & Michel	1976	6,83 à 452,38			
Etang du Prévost (st X)	France	Guelorget & Mazoyer-Mayère	1983	122,87	451,92	2022,34	3,68
Etang du Prévost (st 16)	France	Guelorget & Mazoyer-Mayère	1983	6,34	34,27	153,36	5,40
Etang du Prévost (st 7)	France	Guelorget & Mazoyer-Mayère	1983	9,61	29,11	130,27	3,03
Bidasoa (1987)	Portugal	Sola	1997	83,40	105,09	470,28	1,26
Bidasoa (1988)	Portugal	Sola	1997	59,03	49,55	221,74	0,84
Bidasoa (1989)	Portugal	Sola	1997	65,17	96,21	430,54	1,48
Ria Formosa	Portugal	Sprung	1993				1,8
Tage	Portugal	Guerreiro	1998	29,64	24,71	136,09	0,85
Mira (M1)	Portugal	Guerreiro	1998	4,53	-6,05	-33,3	-1,35
Mira (M2)	Portugal	Guerreiro	1998	3,31	5,32	29,92	1,55
Mira (M3)	Portugal	Guerreiro	1998	8,04	5,92	23,12	0,74

5.5. Conclusion

Grâce à notre suivi des populations de bivalves sur trois stations de la haute slikke, la **forte variabilité spatiale et saisonnière des effectifs et des biomasses en bivalves** a été mise en évidence. Par exemple, les trois principales espèces, *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis*, sont très abondantes à Luçon, leurs effectifs sont très variables à Esnandes et faibles à l'Aiguillon où la richesse spécifique en bivalves est, en revanche, plus élevée. En général, les abondances de *S. plana* et d'*A. tenuis* sont maximales en hiver et minimale en été, tandis que celle de *M. balthica* est maximale en automne et minimale en hiver. En outre, le suivi des cohortes a mis en évidence la **pérennité de 1 à 6 ans de ses stocks**. En effet, 6 cohortes ont pu être observées chez *S. plana* et *M. balthica* et 2 chez *A. tenuis*. Les **recrutements** ont lieu de janvier à décembre chez *Scrobicularia plana* (soit 5 micro-cohortes), au printemps chez *Macoma balthica* et entre janvier et mars chez *Abra tenuis*.

Tout comme sur les sites Portugais, les **stocks disponibles en *S. plana* sont élevés** ($3073 \pm 177 \text{ ind.m}^{-2}$ soit $20,6 \pm 4,2 \text{ g.m}^{-2}$ à Luçon et $1180 \pm 647 \text{ ind.m}^{-2}$ soit $34,2 \pm 20,8 \text{ g.m}^{-2}$ à Esnandes). En revanche, et contrairement aux sites Hollandais, les **stocks disponibles en *M. balthica* sont faibles** ($406 \pm 234 \text{ ind.m}^{-2}$ soit $0,3 \pm 0,4 \text{ g.m}^{-2}$ à Luçon et $99 \pm 54 \text{ ind.m}^{-2}$ soit $1,2 \pm 1,1 \text{ g.m}^{-2}$ à Esnandes). Si la biomasse en *Abra tenuis* est la plus faible ($0,1 \text{ g.m}^{-2}$), ses effectifs sont moyens ($374 \pm 205 \text{ ind.m}^{-2}$ à Luçon) par rapport aux stocks estimés dans les autres sites européens, et son renouvellement est très important. En effet, la population d'*Abra tenuis* à Luçon produit **2,6 fois sa biomasse par an**. En revanche, les deux espèces longévives montrent des productivités inférieures à 1 dans les deux stations, et inférieures à celles observées dans la littérature. Par conséquent, leurs biomasses totales diminuaient au moment de notre suivi. En outre, les relations taille-poids montrant un coefficient d'allométrie « b » inférieur à l'isométrie « 3 » chez ces trois espèces, ces **bivalves n'ont pas une profitabilité maximale**.

Les bivalves peuvent être les proies des crustacés et des poissons en nurserie sur les vasières, mais *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* sont surtout connus pour être des **proies préférentielles des limicoles** (Zwarts & Blomert 1992, Moreira 1994, 1997). Toutefois, seule une fraction de leur stock disponible est accessible à leurs prédateurs limicoles en fonction de la longueur de leur bec (Zwarts & Wanink 1989, Zwarts *et al.* 1994). Le suivi mensuel de la **répartition verticale** des bivalves a confirmé que *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* sont capables de s'enfouir jusqu'à 20 cm de profondeur. Toutefois, en terme d'abondance, *M. balthica* est significativement plus fréquente dans la tranche de surface, *S. plana* dans les 10 premiers centimètres de vase et *A. tenuis* dans les 2 premiers centimètres de vase. En terme de biomasse, *M. balthica* est significativement plus fréquente dans les cinq premiers centimètres, *S. plana* entre 2 et 10 cm de profondeur et *A. tenuis* dans

les 2 premiers centimètres de vase. Tout en sachant que la profondeur d'enfouissement varie significativement en fonction de l'espèce et de la station, il est tout de même possible d'estimer une **accessibilité moyenne de 27 ± 8 % des biomasses en bivalves par l'ensemble des limicoles** (jusqu'à 3 cm de profondeur) et jusqu'à 97 ± 3 % par les limicoles à bec long (jusqu'à 10 cm de profondeur).

Notre suivi ayant duré 16 mois, il offre une bonne estimation de la variabilité mensuelle et inter-site des populations de bivalves. Cependant, il ne permet pas d'observer les **variations inter-annuelles** généralement très élevées des stocks de bivalves accessibles aux limicoles (Zwarts & Wanink 1993). En outre, du fait de leur stade larvaire méroplanctonique, les populations de bivalves ne peuvent pas être considérées comme des populations fermées mais comme des populations ouvertes ou des **métapopulations** (Dame 1996). Il est donc important de tenir compte des **migrations larvaires ou post-larvaires** et des échanges inter-populations de ces mollusques à l'échelle de toute l'anse de l'Aiguillon. Pour cela, il serait intéressant d'étudier d'une part les migrations larvaires passives au gré des courants (par exemple par des mesures couplées des vitesses et directions des courants et des larves présentes dans le zooplancton), et d'autre part le phénomène d'installation des larves ou post-larves (settlement ou post-settlement) en différents points de l'anse.

Partie 3 :

Les peuplements

limicoles

Chapitre 6 :

Diversité et dynamique des peuplements de limicoles

6. Diversité et dynamique des limicoles

6.1. Introduction

Du fait de leur intérêt esthétique et éthique pour la société humaine (Piersma & Baker 2000), de leur importance au sein des réseaux trophiques intertidaux (Moreira 1997) et de leur sensibilité face aux changements de l'écosystème et aux impacts anthropiques (Burton *et al.* 1995, Fitzpatrick & Bouchez 1998, Triplet *et al.* 1998), les limicoles sont de **bons indicateurs de l'importance écologique d'un site**. Alors que pour les populations résidentes, la capacité d'accueil d'un site représente la **taille d'équilibre de la population sur ce site**, pour les populations migratrices, elle dépend des paramètres de la **population totale** (natalité et mortalité densité-dépendante) dans le site de nidification et **dans chacun des sites d'accueil** (Goss-Custard *et al.* 2002). En effet, les limicoles dépendent de différents sites d'accueil au cours de leur cycle de vie. Les vasières intertidales ou estuariennes sont notamment des **aires d'importance internationale** (Deceuninck & Mahéo 2000) pour l'hivernage des limicoles (Piersma *et al.* 1993a) ou pour des étapes migratoires pré- et post-nuptiales (Piersma & Jukema 1990). Il est donc essentiel que les mesures de protection, de conservation et de suivi des limicoles soient prises non seulement localement, mais surtout à l'échelle de la population entière.

Dans ce chapitre, nous nous sommes demandés en quoi la **diversité** et la **dynamique à long, moyen et court termes des peuplements de limicoles** hivernant sur l'anse de l'Aiguillon peut être indicatrice d'une part de la **qualité du site d'accueil** et d'autre part de l'état de santé des **populations** à l'échelle **régionale, nationale ou internationale** ?

Pour répondre à cette question, la diversité des limicoles, leur statut, leur protection, et leur importance nationale et internationale a tout d'abord été rappelé. Ensuite, la dynamique des principales espèces de limicoles hivernant sur l'anse de l'Aiguillon a été étudiée aux différentes échelles spatiales et temporelles.

6.2. Matériel et méthodes

6.2.1. Principales voies de migration des limicoles

Dans le monde, **6 voies majeures de migration** des limicoles sont connues : la voie Nord-Américaine, la voie Sud-Américaine, la voie du Pacifique Central, la voie Est-Asiatique-Australienne, la voie Sud-Centre-Asiatique et enfin la voie Ouest-Eurasienne-Africaine (International Wader Study Group 2003).

Dans cette dernière voie majeure, **3 groupes de populations** se distinguent. Les populations Ouest-Asiatique-Est-Africaines et les populations des mers Noire et Méditerranée sont moins bien connues et ont tendance à décliner. En revanche, les populations de la **voie migratoire Est-Atlantique** ou "East-Atlantic flyway" sont les mieux connues et les moins déclinantes (International Wader Study Group 2003). C'est à ce dernier groupe de populations, migrant de l'arctique sibérien à l'Afrique tropicale, qu'appartiennent les principales espèces hivernant sur les côtes européennes et françaises.

6.2.2. Comptages

Depuis les années 1970, dans plus de 1 500 sites français et plus d'une centaine de pays du monde, des dénombrements d'oiseaux d'eau sont réalisés **à la mi-janvier** de chaque année, puis transmis au **Wetlands International**¹¹, afin d'estimer les tailles des populations d'oiseaux d'eau, d'évaluer leurs tendances d'évolution (vulnérabilité, augmentation ou baisse d'effectifs, rareté, confinement, état de santé...) et de mettre en évidence l'importance internationale de différents sites d'hivernage. Mais c'est à partir de 1989 que des comptages plus précis ont été menés sur les limicoles hivernant sur le littoral européen (Wetlands-International 2005), afin d'étudier les tendances à long terme des effectifs des populations de l'Europe du Nord-Ouest grâce au logiciel TRIM 3.26¹² (TRend analysis and Indices for Monitoring data © Statistics Netherlands).

Il s'agit de comptages par individus ou par blocs (Bibby *et al.* 2001), réalisés à la longue vue (par exemples : KOWA TSN 823 ou SWAROVSKI AT 80 avec zoom oculaire 20-60) à marée montante.

Sur l'anse de l'Aiguillon, les comptages mensuels sont réalisés pour des coefficients de vives eaux (coefficient 80-90).

6.2.3. Sources des données

Différentes sources de données de comptage par des organismes du Wetlands International, ont été utilisées :

¹¹ Nommée Wetlands International (Zones Humides International) depuis 1996 et anciennement appelée BIROE (Bureau International de Recherche sur les Oiseaux d'Eau), cette ONG (Organisation Non Gouvernementale) a été fondé en 1967, d'abord pour le recensement international des canards, puis pour le recensement international de tous les oiseaux d'eau, le suivi, la conservation et la préservation des zones humides.

¹² En autorisant les comptages manquants dans les séries temporelles, le logiciel TRIM permet d'estimer des indices de tendance et leur erreur standard non biaisés par une régression de Poisson (<http://www.cbs.nl/en-GB/menu/themas/milieu-natuur-ruimte/natuur/methoden/methoden/trim/default.htm>).

1- Les effectifs totaux d'oiseaux d'eau dénombrés en janvier de 1999 à 2006 sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (RNBA= Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon + Pointe d'Arçay) ont été utilisés pour définir les critères d'importance du site d'accueil et des espèces hivernantes (source : ONCFS-LPO, Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon, com. pers.).

2- Les moyennes des dénombrements de limicoles en janvier calculées sur les années 2000, 2001, 2002 et 2003 (sources : Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon et synthèse nationale des comptages effectués sur les Réserves Naturelles françaises, com. pers.) ont été utilisées pour étudier l'importance de l'anse de l'Aiguillon, des autres sites du Centre-Ouest (Réserve Naturelle de Moëze-Oléron, Ile de Ré, Baie d'Yves et marais littoraux de Charente-Maritime) et du reste du littoral français pour l'accueil des limicoles de la voie de migration Est Atlantique (population totale).

3- Les effectifs totaux de limicoles sur le littoral Nord-Ouest européen, dénombrés en janvier de 1989 à 2002, leurs indices de tendance et leurs erreurs standards estimés grâce à la méthode d'estimation des « Generalised Estimating Equations sur le logiciel TRIM (sources : Wetlands International : <http://www.wetlands.org/publications.aspx> données de tendance du 22-12-2005) ont été utilisés pour étudier la dynamique à long terme des populations Nord-Ouest-européennes. Les résultats des modèles de tendance linéaire, ajustés aux 14 années de comptage par rapport à l'année de référence 1990, ont été relevés dans le Tableau 6-3.

4- Les effectifs totaux de limicoles sur le littoral français, dénombrés en janvier de 1978 à 1999 (sources : Deceuninck & Mahéo 2000) ont été utilisés pour étudier la dynamique à long terme des populations françaises.

5- Aux moyennes des effectifs totaux de limicoles dénombrés en janvier sur le littoral français, le Centre-Ouest et la Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon, sur 3 septénaires : 1979-1985, 1986-1992 et 1993-1999 (sources : Deceuninck & Mahéo 2000, et Rose & Scott 1997 et Davidson 1998 *in* Deceuninck & Mahéo 2000) ont été ajoutées les moyennes des effectifs totaux de limicoles dénombrés en janvier sur le littoral français et Centre-Ouest entre 2000 et 2003 et sur la Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon entre 2000 et 2006 (sources : ONCFS-LPO, com. pers.). Ces données ont permis de comparer les dynamiques des effectifs de limicoles hivernants sur les différents sites français et en particulier sur la Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon.

6- Les données de comptage mensuel sur l'anse de l'Aiguillon (RNBA, sauf Pointe d'Arçay) (sources : ONCFS-LPO, com. pers.) ont été utilisées pour décrire la dynamique saisonnière moyenne des huit principales espèces de limicoles hivernant, ainsi que la phénologie de leurs migrations entre septembre 1998 et janvier 2006.

6.2.4. Principales espèces étudiées

Parmi les 44 espèces de la voie migratoire Est-Atlantique suivies par le Wetlands International (soit 93 % des espèces de cette voie migratoire), seules 25 sont observées sur l'anse de l'Aiguillon (Tableau 6-2). Notre étude s'intéresse plus précisément aux 8 espèces les plus abondantes en hivernage sur l'anse de l'Aiguillon :

Tableau 6-1 Nom commun des principales espèces de limicoles sur l'anse de l'Aiguillon et codes utilisés dans les figures

Nom commun français	Code
Avocette élégante	AV
Bécasseau variable	BV
Bécasseau maubèche	BM
Barge à queue noire	BQN
Barge rousse	BR
Chevalier gambette	CG
Courlis cendré	CC
Pluvier argenté	PA

6.3. Diversité et importance des limicoles hivernant sur l'anse de l'Aiguillon

6.3.1. Diversité des limicoles

Les limicoles sont des animaux cordés, vertébrés de la classe des oiseaux et de l'ordre des **Ciconiiformes**¹³, appartenant à l'ancien groupe des **Charadriiformes**.

Parmi les 25 espèces observées sur la réserve naturelle de l'anse de l'Aiguillon (Tableau 6-2) :

* Dix-huit espèces appartiennent à la famille des **Scolopacidés** :

- les bécasseaux, représentés par 5 espèces du genre *Calidris*,
- les barges, représentées par 2 espèces du genre *Limosa*,
- les chevaliers, représentés par 5 espèces du genre *Tringa* et par 2 espèces peu abondantes *Actitis hypoleucos* et *Philomachus pugnax*,
- et les courlis, représentés par 2 espèces du genre *Numenius*.

¹³ Aujourd'hui les taxonomistes rattachent aux Ciconiiformes les anciens taxons des Falconiformes (rapaces), Gaviiformes (plongeurs), Lariformes (mouettes et goélands), Pélicaniformes (cormorants et pélicans), Phoenicopteriformes (flamants), Podicipediformes (grèbes), Procellariiformes (albatros, pétrels), Spheniciformes (manchots et gorfous) et Charadriiformes (limicoles).

* Cinq espèces appartiennent à la famille des **Charadriidés** :

- les gravelots, représentés par 2 espèces du genre *Charadrius*,
- les pluviers, représentés par 2 espèces du genre *Pluvialis*,
- et le Vanneau huppé *Vanellus vanellus*, plus fréquent dans les prés-salés bordant l'anse de l'Aiguillon et les prairies du Marais Poitevin.

La famille des **Recurvirostridés** n'est représentée que par l'Avocette élégante, *Recurvirostra avosetta*.

De même, la famille des **Haematopodidés** n'est représentée que par l'Huîtrier pie, *Haematopus ostralegus*.

Parmi ces 25 espèces, seules 11 ont un statut de **nicheur** en France (Tableau 6-2). Par exemple, le Chevalier gambette *Tringa totanus* et le Courlis cendré *Numenius arquata* sont capables de nicher en France, mais restent plus abondants en **hivernage** qu'en nidification, de même que les deux espèces emblématiques de la réserve naturelle de l'anse de l'Aiguillon : la Barge à queue noire *Limosa limosa* et l'Avocette *Recurvirostra avosetta*. La distribution des couples de limicoles nicheurs en France a été étudiée par Deceuninck (2001). Ainsi, les couples de Barge à queue noire et d'Avocette ont tendance à nicher en plus grand nombre en France, et notamment sur les départements de la Charente-Maritime et de la Vendée, où nichent environ $\frac{1}{3}$ des couples français de ces deux espèces. Le nombre de couples de Chevalier gambette nichant en France est resté stable entre 1983 et 1996. C'est en Charente-Maritime et en Vendée que se concentrent près de $\frac{3}{4}$ des couples nicheurs de cette espèce.

Les autres limicoles ne sont présents sur l'anse de l'Aiguillon que durant l'**hivernage**, comme le Bécasseau variable *Calidris alpina* ou lors d'**étapes migratoires** plus ou moins longues autour de l'hivernage, comme le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* la Barge rousse *Limosa lapponica* ou le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* (Tableau 6-2).

Parmi les limicoles hivernants, seule la Barge rousse est considérée comme **en danger** (Tableau 6-2). Elle ne fait pourtant l'objet que d'une mesure de **protection** simple suite à son inscription à l'Annexe III sur les espèces de faune protégées de la Convention de Berne. En outre, elle reste chassable en France (Annexe II2 de la Directive Oiseaux) malgré son classement par la Commission Européenne en Annexe I de la Directive Oiseaux, comme espèce menacée. Sur les trois espèces **en déclin**, seul le Bécasseau variable est strictement protégé par la Convention de Berne (Annexe II) et la Directive Oiseaux (Annexe I) ; le Courlis cendré et le Vanneau huppé sont en effet chassables en France (Tableau 6-2).

Tableau 6-2 Liste des espèces de limicoles observées sur la réserve naturelle : leur taxonomie, leur statut et leur protection par la Convention de Berne et par la Directive Oiseaux

Nom commun français	Nom commun anglais	Famille	Genre espèce	Auteur	Statut		Protection	
					Hivernant	Nicheur	Convention de Berne	Directive Oiseaux
Bécasseau variable	Dunlin	<i>Scolopacidae</i>	<i>Calidris alpina</i>	Linnaeus, 1758	D		AII	AI
Bécasseau maubèche	Red Knot	<i>Scolopacidae</i>	<i>Calidris canutus</i>	Linnaeus, 1758	V		AIII	AII2
Bécasseau minute	Little Stint	<i>Scolopacidae</i>	<i>Calidris minuta</i>	Leisler, 1812	R		AII	
Bécasseau cocorli	Curlew Sandpiper	<i>Scolopacidae</i>	<i>Calidris ferruginea</i>	Pontoppidan, 1763			AII	
Bécasseau sanderling	Sanderling	<i>Scolopacidae</i>	<i>Calidris alba</i>	Pallas, 1764	AS		AII	
Barge à queue noire	Black-tailed Godwit	<i>Scolopacidae</i>	<i>Limosa limosa</i>	Linnaeus, 1758	V	V	AIII	AII2
Barge rousse	Bar-tailed Godwit	<i>Scolopacidae</i>	<i>Limosa lapponica</i>	Linnaeus, 1758	ED		AIII	AI, AII2
Chevalier gambette	Common Redshank	<i>Scolopacidae</i>	<i>Tringa totanus</i>	Linnaeus, 1758	R	R	AIII	AII2
Chevalier arlequin	Spotted Redshank	<i>Scolopacidae</i>	<i>Tringa erythropus</i>	Pallas, 1764	NE		AIII	AII2
Chevalier aboyeur	Common Greenshank	<i>Scolopacidae</i>	<i>Tringa nebularia</i>	Gunnerus, 1767	NE		AIII	AII2
Chevalier sylvain	Wood Sandpiper	<i>Scolopacidae</i>	<i>Tringa glareola</i>	Linnaeus, 1758			AII	AI
Chevalier culblanc	Green Sandpiper	<i>Scolopacidae</i>	<i>Tringa ochropus</i>	Linnaeus, 1758	NE		AII	
Chevalier guignette	Common Sandpiper	<i>Scolopacidae</i>	<i>Actitis hypoleucos</i>	Linnaeus, 1758	NE	R	AII	
Combattant varié	Ruff	<i>Scolopacidae</i>	<i>Philomachus pugnax</i>	Linnaeus, 1758	V	N	AIII	AI, AII2
Courlis cendré	Eurasian Curlew	<i>Scolopacidae</i>	<i>Numenius arquata</i>	Linnaeus, 1758	D	AS	AIII	AII2
Courlis corlieu	Whimbrel	<i>Scolopacidae</i>	<i>Numenius phaeopus</i>	Linnaeus, 1758	NE		AIII	AII2
Tournepierre	Turnstone	<i>Scolopacidae</i>	<i>Arenaria interpres</i>	Linnaeus, 1758	BS		AII	
Bécassine marais	Common Snipe	<i>Scolopacidae</i>	<i>Gallinago gallinago</i>	Linnaeus, 1758	AS	ED	AIII	AIII1, AIII2
Vanneau huppé	Northern Lapwing	<i>Charadriidae</i>	<i>Vanellus vanellus</i>	Linnaeus, 1758	D	D	AIII	AII2
grand Gravelot	Great Ringed Plover	<i>Charadriidae</i>	<i>Charadrius hiaticula</i>	Linnaeus, 1758	AS	V	AII	
Gravelot à collier interrompu	Kentish Plover	<i>Charadriidae</i>	<i>Charadrius alexandrinus</i>	Linnaeus, 1758	NE	R	AII	AI
Pluvier doré	European Golden Plover	<i>Charadriidae</i>	<i>Pluvialis apricaria</i>	Linnaeus, 1758	AS		AIII	AI, AII2, AIII2
Pluvier argenté	Grey Plover	<i>Charadriidae</i>	<i>Pluvialis squatarola</i>	Linnaeus, 1758	AS		AIII	AII2
Huîtrier-pie	Eurasian Oystercatcher	<i>Haematopodidae</i>	<i>Haematopus ostralegus</i>	Linnaeus, 1758	BS	R	AIII	AII2
Avocette élégante	Pied Avocet	<i>Recurvirostridae</i>	<i>Recurvirostra avosetta</i>	Linnaeus, 1758	AS	L	AII	AI

Statut des hivernants ou nicheurs : D = en déclin, V = vulnérable, R = rare, AS = à surveiller, ED = en danger, NE = non évalué, BS = en bonne santé, N = nouvellement installé, L = localisé,

Annexes du STE n° 104 du 19/09/1979 en vigueur depuis le 1^{er} mars 2002 : AII = espèces de faune strictement protégées, AIII = espèces de faune protégées,

Annexes du 79/409/CEE du 2 avril 1979 : AI = espèces menacées, vulnérables ou rares faisant l'objet de mesures spéciales de conservation, AIII1 = espèces chassables selon la réglementation nationale dans une zone géographique définie par tous les états membres et AII2 = espèces chassables en France selon la réglementation nationale, AIII1 = espèces protégées par aucune interdiction, AIII2 = espèces faisant l'objet de mesures de limitation par l'un des états membres et d'études sur leur statut biologique.

Bien que considérés comme **vulnérables**, le Bécasseau maubèche, la Barge à queue noire et le Combattant varié font également l'objet d'autorisation de chasse en France, de même que le Chevalier gambette, pourtant considéré comme **rare**. Sont strictement protégés par la Convention de Berne (Annexe II) et la Directive Oiseaux (Annexe I) les Bécasseaux minute, cocorli et sanderling, les Chevaliers sylvain, culblanc et guignette, le Tournepierre, le grand Gravelot et le Gravelot à collier interrompu, ainsi que l'Avocette (Tableau 6-2).

6.3.2. Importance internationale de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon pour l'hivernage des limicoles

Afin de mesurer l'importance internationale des zones humides, différents **critères** ont été définis par la Convention de Ramsar de 1984 et révisés lors de la 7^{ème} conférence des parties qui s'est tenue en mai 1999 au Costa Rica. Deux de ces critères s'appuient sur les dénombrements d'oiseaux d'eau pour définir comme site d'importance internationale un site qui accueille régulièrement 20 000 oiseaux d'eau ou plus (critère 5) ou au moins 1 % des individus d'une population d'une espèce ou d'une sous-espèce d'oiseau d'eau (critère 6).

Selon le **critère 5**, le site « Baie de l'Aiguillon - Pointe d'Arcay » est une zone humide d'importance internationale pour l'hivernage des oiseaux d'eau ($73\,608 \pm 12\,491$ oiseaux d'eau en moyenne pour les mois de janvier de 1999 à 2006, Figure 6-1). Avec plus de 90 % des effectifs du site, la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon est elle-même un site de première importance pour l'hivernage des anatidés, mais surtout des limicoles (Figure 6-1). En effet, les effectifs dénombrés sur l'anse de l'Aiguillon ($41\,224 \pm 7\,593$ limicoles et $23\,638 \pm 6\,160$ anatidés en moyenne pour les mois de janvier de 1999 à 2006, Figure 6-1) dépassent les seuils fixés par la convention de Ramsar pour évaluer l'importance internationale des sites.

Avec une surface de réserve naturelle de 4 900 ha, dont 3 400 ha de slikkes sur lesquelles sont observés les oiseaux d'eau à marée basse, nous avons donc une densité moyenne de **12 limicoles et 7 anatidés par hectare**. Néanmoins, les anatidés sont localisés en surface d'eau ou à proximité de l'eau et leur présence est étroitement liée à l'inondabilité des prairies humides du Marais Poitevin. Leur densité ne représente donc pas *a priori* de compétition trophique pour les limicoles, mais peut cependant constituer une légère compétition spatiale à marée basse. Outre les canards Pilets qui sont moins zoophages que phytophages et granivores, seules les densités de Tadornes de Belon peuvent constituer une véritable compétition à la fois trophique et spatiale sur les slikkes.

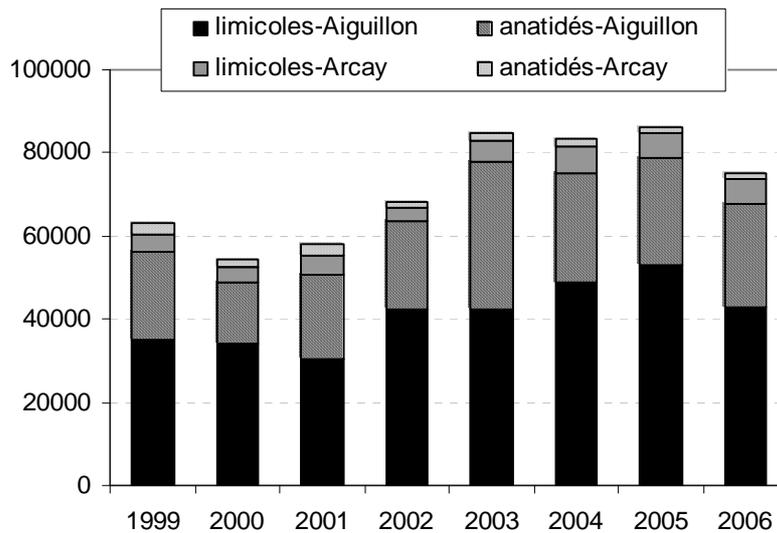


Figure 6-1 Effectifs des oiseaux d'eau (limicoles en plein et les anatidés en hachuré) dénombrés en janvier de 1999 à 2006 sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (anse de l'Aiguillon en noir + pointe d'Arcay en gris)

Selon le **critère 6**, le site Baie de l'Aiguillon - Pointe d'Arçay présente également une importance internationale de premier ordre pour 3 espèces : l'Avocette élégante (5 % de la population totale), la Barge à queue noire (5 % de la population totale) et le Bécasseau variable (2 % de la population totale) sur la période 2000-2003 (Figure 6-2), comme sur la période 1993-1999 (Deceuninck & Mahéo 2000). Deux autres espèces permettent actuellement (sur la période 2000-2003) ou récemment (sur la période 1993-1999), de classer la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon comme un site d'importance internationale : le Pluvier argenté (actuellement plus d'1 % de la population totale, Figure 6-2) et le Bécasseau maubèche (plus de 1 % de la population totale entre 1993 et 1999 (Deceuninck & Mahéo 2000), et 0,9 % actuellement, Figure 6-2).

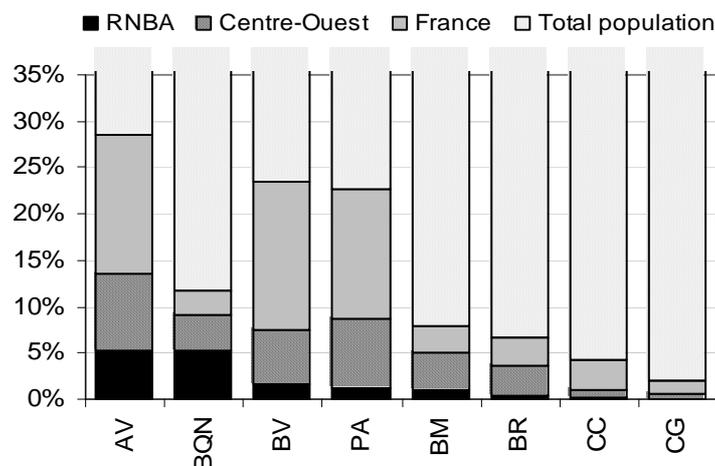


Figure 6-2 Importance de la réserve de la baie de l'Aiguillon (RNBA en noir), du reste du littoral Centre-Ouest (gris et noir) et du reste du littoral français (en gris) pour l'accueil des populations de limicoles de la voie de migration Est-Atlantique

Avec le Golfe du Morbihan et surtout la réserve naturelle de Moëze-Oléron, la Baie de l'Aiguillon est l'un des 3 premiers **sites français d'importance internationale** pour l'hivernage des limicoles, dénombant plus de 20 000 limicoles et accueillant plus de 1 % des effectifs totaux chez au moins 4 espèces (Deceuninck & Mahéo 2000). Parmi les 7 autres sites accueillant plus de 20 000 limicoles entre 1993 et 1999, la Baie du Mont-St-Michel et l'île de Ré sont, en comparaison, des sites d'importance internationale pour seulement 3 espèces (Deceuninck & Mahéo 2000).

Les sites du **littoral Centre-Ouest** de la France (en gris hachuré noir, Figure 6-2) sont particulièrement importants pour l'hivernage de l'Avocette (13 % de la population totale), de la Barge à queue noire (9 %), du Pluvier argenté (9 %), du Bécasseau variable (8 %) et du Bécasseau maubèche (5 %). Le littoral français accueille 28 % des effectifs de la population d'Avocette, 23 % de ceux des populations de Bécasseau variable et de Pluvier argenté, et 12 % des effectifs des populations de la Barge à queue noire (Figure 6-2). Cette dernière est emblématique de l'anse de l'Aiguillon, car 45 % des effectifs français de Barge à queue noire sont accueillis en hivernage sur cette réserve naturelle.

6.3.3. *Importance relative des 8 principales espèces*

Si sur **l'anse de l'Aiguillon** 92 % des effectifs de limicoles sont représentés par des individus des 8 espèces suivies dans cette étude, ces espèces représentent encore 72 % des effectifs d'hivernants dénombrés sur le littoral du Centre-Ouest et 63 % de ceux dénombrés sur tout le littoral français, mais seulement 12 % des populations de limicoles de la voie de migration Est-Atlantique (Figure 6-3).

En effet, avec près de 18 millions d'individus, les **limicoles de la voie de migration Est-Atlantique** sont dominés par une espèce plus terrestre : le Vanneau huppé (7 millions d'individus, soit 39 % des effectifs totaux). Dominent ensuite sur la voie de migration Est-Atlantique les Chevaliers aboyeur, culblanc et guignette (environ 4 millions au total, soit 22 % des effectifs totaux), le Pluvier doré (1,8 millions d'individus, soit 10 % des effectifs totaux), le Bécasseau variable (1,39 millions, soit 8 % des effectifs totaux) et l'Huîtrier pie (environ 1 million, soit 6 % des effectifs totaux) (estimations par Deceuninck & Mahéo 2000). Ainsi, parmi les principaux limicoles observés sur l'anse de l'Aiguillon, les barges, l'Avocette et le Pluvier argenté sont représentés par moins de 1 % chacun des effectifs totaux du peuplement de limicoles de la voie de migration Est-Atlantique (Figure 6-3). Le Chevalier gambette représente quant à lui plus de 1 % des effectifs totaux du peuplement de limicoles de la voie de migration Est-Atlantique, et le Bécasseau maubèche et le Courlis plus de 2 % chacun (Figure 6-3).

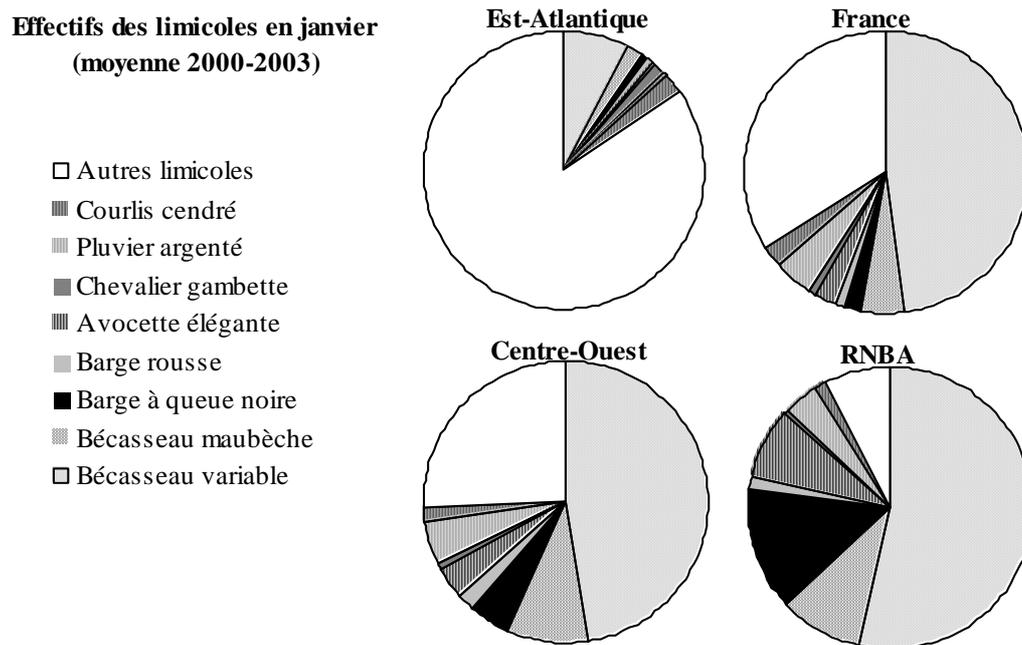


Figure 6-3 Proportion des huit espèces de limicoles suivies dans cette étude, sur le peuplement total des limicoles de la voie de migration Est-Atlantique, sur le littoral Français, sur le littoral Centre-Ouest et dans la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon

Sur le **littoral français**, 624 250 limicoles sont dénombrés en hivernage, dont 52 % de Bécasseaux variables (Figure 6-3), soit 325 750 individus (Figure 6-4). Le Bécasseau maubèche et le Pluvier argenté sont également abondants sur le littoral français (respectivement 31 950 et 29 350 individus, Figure 6-4) et représentent chacun 5 % des effectifs de limicoles dénombrés en France (Figure 6-3). De même, l'Avocette et le Courlis cendré atteignent chacun plus de 17 000 individus (Figure 6-4), soit chacun près de 3 % des effectifs de limicoles dénombrés en France (Figure 6-3). En revanche, la Barge à queue noire avec 12 750 individus, la Barge rousse avec 8 075 individus et le Chevalier gambette avec 5 375 individus (Figure 6-4), ne représentent respectivement que 2 %, 1,3 % et 0,9 % des effectifs de limicoles dénombrés en France (Figure 6-3).

Un tiers des effectifs de limicoles dénombrés sur le littoral français hivernent sur le **littoral Centre-Ouest** (204 700 individus), dont 51 % sont des Bécasseaux variables et 10 % des Bécasseaux maubèches (Figure 6-3). La Barge à queue noire et le Pluvier argenté sont également abondants sur le littoral Centre-Ouest (avec plus de 10 000 individus chacun, Figure 6-4) et représentent chacun 5 % des effectifs de limicoles dénombrés dans cette région (Figure 6-3). Avec en moyenne 8 079 individus en hivernage entre 2000 et 2003, l'Avocette représente près de 4 % des effectifs de limicoles dénombrés sur le littoral Centre-Ouest (Figure 6-3). La Barge rousse, le Courlis cendré et le Chevalier gambette comptent moins de 5 000 individus chacun sur le littoral Centre-Ouest (Figure 6-4).

Enfin, parmi les 37 406 individus présents en moyenne en hivernage entre 2000 et 2003 sur la réserve naturelle de la **baie de l'Aiguillon** (anse de l'Aiguillon + pointe d'Arçay), 57 % sont des Bécasseaux variables, 15 % des Barges à queue noire, 10 % des Bécasseaux maubèches et 9 % des Avocettes (Figure 6-3). Outre les 1 645 Pluviers argentés dénombrés, l'anse de l'Aiguillon accueille en moyenne 522 Courlis cendrés, 459 Barges rousses et 224 Chevaliers gambettes en hivernage (moyenne de 2000 à 2003, Figure 6-4).

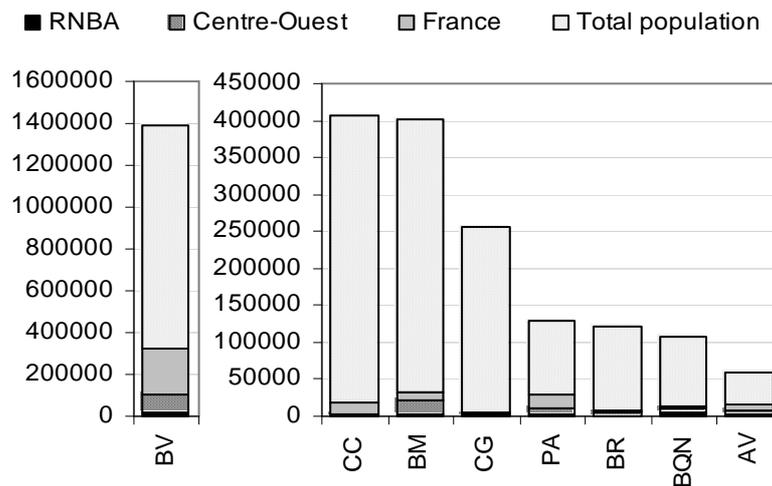


Figure 6-4 Effectifs moyens des principales espèces de limicoles présentes en janvier sur la réserve de la baie de l'Aiguillon par rapport aux effectifs observés sur le reste du littoral Centre-Ouest, du littoral français ou de la voie de migration Est-Atlantique (classés par ordre décroissant sur la population totale Est-Atlantique)

6.4. Dynamique des effectifs de limicoles

6.4.1. Dynamique à long terme des effectifs de limicoles hivernant en Europe

Sur la Figure 6-5 nous pouvons observer l'évolution des effectifs totaux des populations Nord-Ouest européennes des 8 espèces de limicoles suivies dans notre étude.

Des **minima** sont observés durant l'hiver 1990 pour le Pluvier argenté et la Barge à queue noire (respectivement 83 346 et 12 236 individus au minimum), durant l'hiver 1993 pour la Barge rousse et le Bécasseau variable (respectivement 73 358 et 930 781 individus au minimum), durant l'hiver 1994 pour l'Avocette (11 353 individus au minimum), durant l'hiver 1997 pour le Courlis cendré et le Chevalier gambette (respectivement 201 539 et 98 804 individus au minimum), et enfin durant l'hiver 2002 pour le Bécasseau maubèche (284 069 individus au minimum).

Les effectifs étaient également **faibles** durant l'hiver 1991 pour l'Avocette, le Pluvier argenté, le Courlis cendré, le Chevalier gambette et la Barge à queue noire et durant l'hiver 1994 pour les Barges et le Bécasseau variable et durant les hivers 1996-1997 pour le Bécasseau maubèche (Figure 6-5).

Les **maxima** sont observés durant l'hiver 1992 pour les Bécasseaux (respectivement pour les maubèches et les variables 468 681 et 1 288 862 individus au maximum), durant l'hiver 1995 pour le Pluvier argenté et le Courlis cendré (121 436 et 430 476 individus au maximum), durant l'hiver 2000 pour la Barge rousse (116 718 individus au maximum) et durant l'hiver 2002 pour la Barge à queue noire et l'Avocette (43 039 et 25 512 individus au maximum) (Figure 6-5).

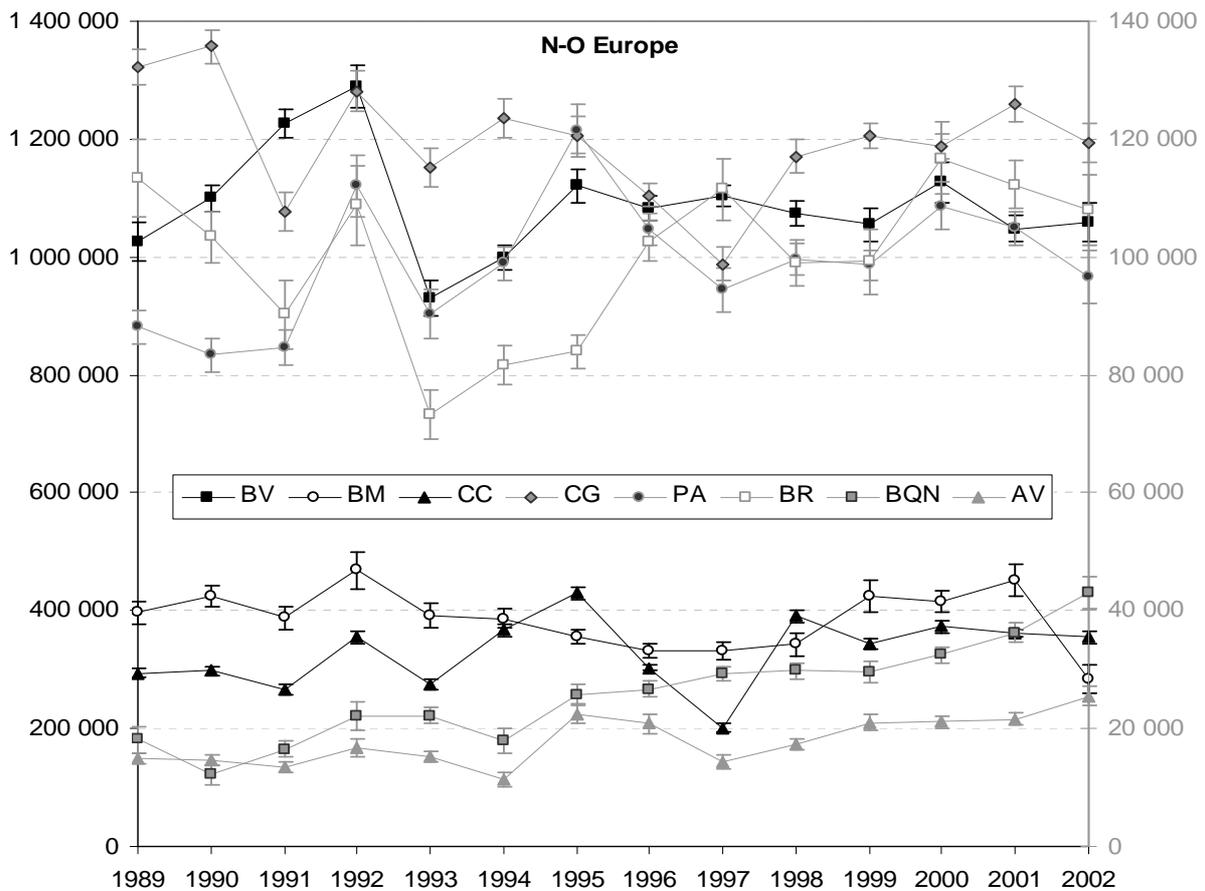


Figure 6-5 Dynamique des effectifs de Bécasseaux variables (BV), de Bécasseaux maubèches (BM) et de Courlis cendrés (CC) (en noir, ordonnées de gauche), et de Chevaliers gambette (CG), de Pluviers argentés (PA), de Barges rousses (BR) ou à queue noire (BQN) et d'Avocettes élégantes (AV) (en gris, ordonnées de droite). Les erreurs standard sont illustrées par des barres verticales (Wetlands International 2005).

Ainsi pour les 8 espèces de notre suivi, nous avons relevé les résultats des analyses statistiques (Tableau 6-3) réalisées par Wetlands International (2005). Si le nombre de sites suivis et de comptages diffère selon l'espèce, la qualité de l'ajustement du modèle aux données est toujours bonne ($p < 0,0001$).

Ainsi, nous pouvons observer une tendance à la **diminution** des effectifs de Bécasseaux maubèches ($N_{t+1} = [0,9893 \pm 0,0053] * N_t$) et variables ($N_{t+1} = [0,9972 \pm 0,0025] * N_t$), ainsi que des Chevaliers gambettes ($N_{t+1} = [0,9947 \pm 0,0021] * N_t$) à long terme en Europe du Nord-Ouest.

En revanche, les effectifs des Pluviers argentés ($N_{t+1} = [1,0116 \pm 0,0036] * N_t$), des Barges rousses ($N_{t+1} = [1,0101 \pm 0,0047] * N_t$) et des Courlis cendrés ($N_{t+1} = [1,0157 \pm 0,0022] * N_t$), ont **augmenté** légèrement au cours du suivi par Wetlands International (2005).

Enfin, les deux populations qui ont **augmenté** le plus significativement sont la population d'Avocette ($N_{t+1} = [1,041 \pm 0,007] * N_t$) et la population de Barges à queue noire ($N_{t+1} = [1,0782 \pm 0,0083] * N_t$).

Tableau 6-3 Résultats des analyses statistiques réalisées avec le logiciel TRIM par Wetlands International (2005) sur les données de comptage des limicoles du Nord-Ouest de l'Europe entre 1989 et 2002

		BV	BM	BR	BQN	CC	PA	AV	CG
Année 1990	Effectifs	1 099 602	424 506	103 405	12 236	298 722	83 346	14 655	135 727
	erreur standard	23 670	18 541	4 347	1 671	7 366	2 869	901	2 867
Nombre de sites		458	182	235	141	698	285	83	599
Nombre de comptages avec	observation nulle	1120	684	713	541	1580	708	370	1432
	observation positive	3914	1543	2009	1096	5499	2609	678	4800
	observation absente	1378	321	568	337	2693	673	114	2154
qualité de l'ajustement	Chi ²	4 983 617	3 663 915	826 101	284 011	1 625 391	645 941	121 280	448 725
	ddl	4570	2039	2480	1490	6371	3026	958	5624
	p	0,000							
Sur-dispersion		1091	1797	333	191	255	213	127	80
Correlation de la série temporelle		0,144	0,163	0,183	0,075	0,037	0,096	0,188	0,163
facteur multiplicatif		0,9972	0,9893	1,0101	1,0782	1,0157	1,0116	1,0410	0,9947
erreur standard		0,0025	0,0053	0,0047	0,0083	0,0022	0,0036	0,0070	0,0021

6.4.2. Dynamique à long terme des effectifs de limicoles sur le littoral français

En comparant la dynamique temporelle des effectifs de limicoles sur le littoral européen à celle observée sur le littoral français (Figure 6-6), des différences de tendances apparaissent.

En effet, alors qu'à l'échelle **européenne** les populations de **Bécasseaux variables et maubèches** et les populations de **Chevaliers gambette ont tendance à diminuer** (Tableau 6-3), sur le **littoral français** ces **populations augmentent** (Figure 6-6). Une légère augmentation de la population de Bécasseaux variables a été constatée par Deceuninck & Mahéo (2000) entre 1978 et 1999, avec des minima au cours des hivers 1979 puis 1993-1994 et des maxima en 1997 et en 1992. La population de Bécasseaux maubèches a quant à elle triplé entre 1978 et 1999 avec un minimum en 1979 et un maximum en 1991. De même, la population de Chevaliers gambette a plus que doublé avec des minima en 1978-1979 et un maximum relevé en 1999.

En outre, tandis que sur le littoral européen, la population de **Pluviers argentés** n'augmente que légèrement (Tableau 6-3), sur le littoral français leur population a triplé entre 1978 et 1999, avec un maximum en 1997 (Figure 6-6). En revanche, celle des **Courlis cendrés** augmente légèrement à l'échelle européenne, mais est relativement stable à l'échelle française. En effet, Deceuninck & Mahéo (2000) n'ont constaté que 3 pics d'abondance en 1983, en 1987 et en 1996-1997.

Le suivi de la dynamique des effectifs de limicoles étant plus long sur le littoral français (1978-1999) que sur le littoral du Nord-Ouest de l'Europe (1989-2002), il est plus facile d'observer la périodicité des fluctuations de populations. Ainsi, alors qu'en Europe la population de **Barges rouges** augmente légèrement entre 1989 et 2002 (Tableau 6-3), elle fluctue en France avec une **périodicité d'environ 15 ans** (Figure 6-6). En effet, cette espèce, vivant jusqu'à 18 ans environ (Cramp *et al.* 1983), avait des abondances minimales en 1978 et en 1993. Le maximum, enregistré en 1982, n'était pas à nouveau atteint en 1999. De même, la population de **Barges à queue noire**, d'une longévité d'environ 18 ans (Cramp *et al.* 1983), a plus que doublé en Europe du Nord-Ouest entre 1989 et 2002, mais montre en France des fluctuations de **période d'environ 20 ans**. En effet, Deceuninck & Mahéo (2000) ont observé une forte diminution des effectifs de Barges à queue noire entre 1980 et 1990, suivie d'une augmentation des effectifs, qui n'avait pas encore atteint en 1999 le maximum observé en 1980. Enfin, les **Avocettes élégantes** ont des effectifs **très variables** sur le littoral français (Figure 6-6), sans que l'on puisse constater d'augmentation aussi nette que sur le littoral européen (Tableau 6-3). Il semble que les fluctuations d'effectifs de la population d'Avocettes aient une période supérieure à la durée du suivi de Deceuninck & Mahéo (2000), ce qui correspondrait à leur longévité de 25 ans (Cramp *et al.* 1983). L'abondance minimale en Avocettes en hivernage en France a été enregistrée en 1987.

Selon Deceuninck & Mahéo (2000), les **fluctuations interannuelles** des effectifs de limicoles hivernant en France résultent la plupart du temps d'incidents climatiques. Ainsi, les vagues de froid des années 1979, 1982, 1985 et 1997 ont eu des conséquences marquées, provoquant des augmentations ou des diminutions significatives des stationnements de limicoles (Figure 6-6).

Enfin, Deceuninck & Mahéo (2000) ont constaté à l'échelle de toutes les espèces de limicoles hivernants en France une **augmentation** sensible des effectifs dénombrés entre 1978 et 1999. Ils attribuent en partie cette augmentation à une amélioration de la prospection et de la couverture des comptages. Afin de masquer les fluctuations interannuelles liées aux incidents climatiques et ainsi dégager des tendances liées à des changements plus globaux dans les populations de limicoles hivernant en France, des moyennes de comptages de janvier sur plusieurs années consécutives peuvent être réalisées (cumul des histogrammes de la Figure 6-7).

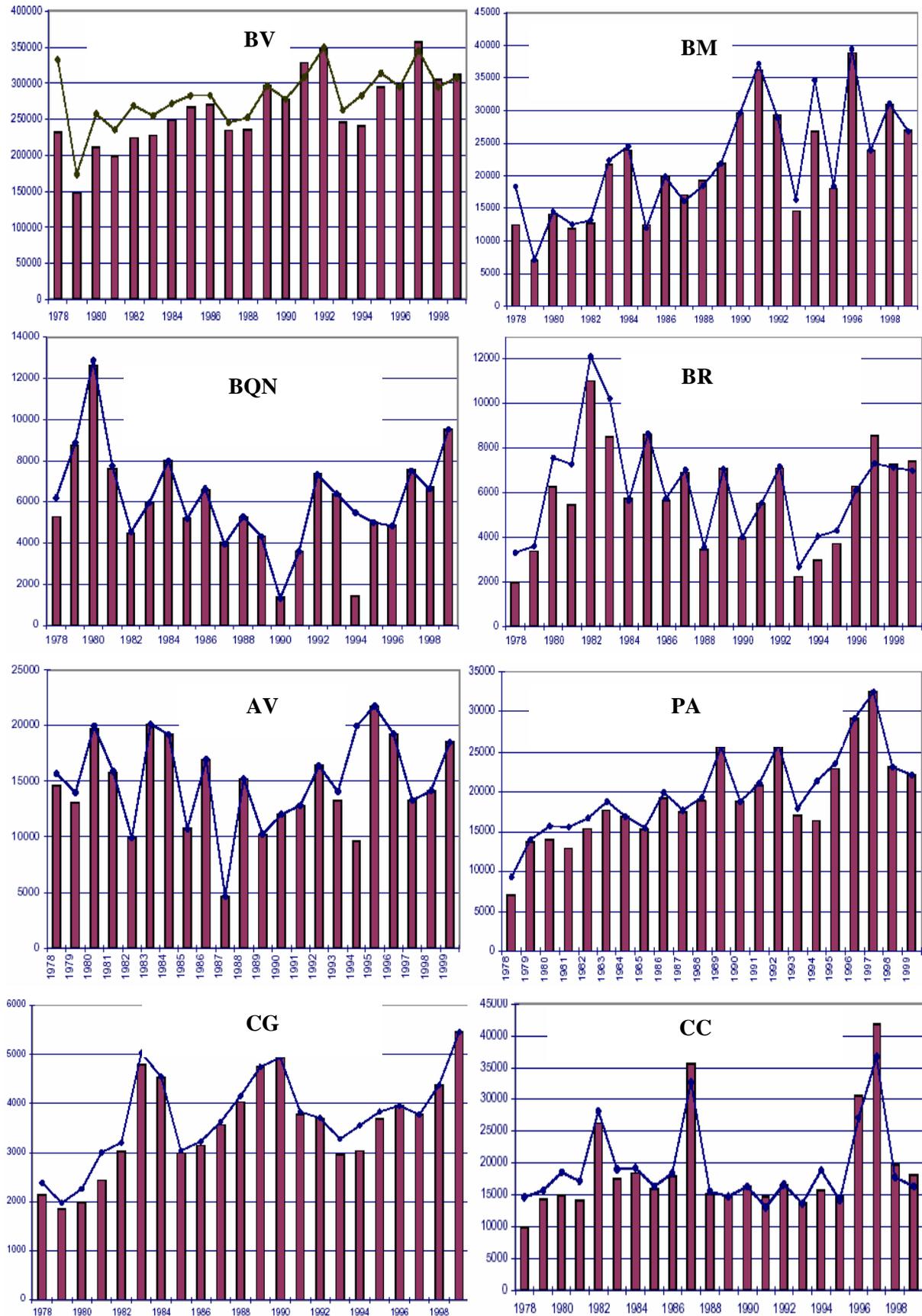


Figure 6-6 Effectifs totaux estimés (barres verticales) et comptés (courbes) des 8 espèces de limicoles (codes du Tableau 6-1) sur tout le littoral français entre 1978 et 1999 (d'après Deceuninck & Mahéo 2000)

6.4.3. Comparaison entre les dynamiques à long terme des effectifs de limicoles sur le littoral français, sur le Centre-Ouest et sur la baie de l'Aiguillon

En général, sur tout le **littoral français** les populations de Pluvier argenté et de Chevalier gambette sont en augmentation (respectivement de 20 431 à 29 350 individus et de 3 929 à 5 375 individus entre le premier et le dernier septénaire). Le Courlis cendré est stable (18 964 individus en moyenne sur les 4 septénaires ; Figure 6-7). L'Avocette élégante présente des fluctuations de ses effectifs, sans qu'aucune tendance significative ne soit décelable (entre 12903 et 17075 individus en moyenne au second et dernier septénaire). Si les effectifs de Bécasseaux maubèches montrent des fluctuations considérables (Figure 6-6), ils sont marqués, comme les effectifs de Bécasseaux variables, par une augmentation des moyennes d'un septénaire à l'autre (de 259 798 à 325 750 Bécasseaux variables et de 21 337 à 31 950 Bécasseaux maubèches ; Figure 6-7). Nous avons remarqué que la Barge à queue noire et la Barge rousse ont décliné respectivement de 1980 à 1990 de 1982 à 1993 (Figure 6-6). Depuis, elles ont augmenté sensiblement pour atteindre des moyennes respectives de 12 750 et 8 075 individus durant le dernier septénaire.

Nous pouvons remarquer que les tendances des effectifs observés sur les sites du **Centre-Ouest** sont identiques à celles observées sur tout le littoral français (Figure 6-7). En effet, les effectifs des Bécasseaux variables, des Pluviers argentés et des Chevaliers gambettes ont augmenté au cours des 28 années de suivi sur le littoral Centre-Ouest au même rythme que sur l'ensemble des sites nationaux. Ils atteignent respectivement 105 439, 11 129 et 1 736 individus, au dernier septénaire. De même, la stabilité de la population de Courlis cendrés (en moyenne 4 243 individus), ainsi que les déclinés et regains des populations de barges (jusqu'à 10 002 Barges à queue noire et 4 382 Barges rousses durant le dernier septénaire), sont semblables entre les sites du Centre-Ouest et les autres sites français. En revanche, les effectifs des Bécasseaux maubèches ont augmenté plus rapidement dans les sites du Centre-Ouest que sur le reste du littoral (20 333 individus pendant le dernier septénaire).

Cependant, ces moyennes françaises ou régionales masquent les **fluctuations intersites** qui peuvent être considérables. En effet, comme le remarquaient Deceuninck & Mahéo (2000), la grande proportion de sites majeurs bénéficiant de mesures de protection, comme les réserves naturelles de Moëze-Oléron et de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon, peut être en partie responsable de la relative bonne santé des espèces citées. Ainsi, en s'intéressant plus précisément à la dynamique des effectifs des principales espèces de limicoles dans les sites littoraux du Centre-Ouest, Deceuninck & Mahéo (2000) ont pu mettre en évidence des **remaniements** des effectifs entre les différents sites du littoral français.

Ainsi, même lorsque les effectifs de limicoles augmentaient sur le littoral Centre-Ouest, nous avons pu observer une diminution des effectifs de toutes les espèces de limicoles présentes sur **la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon** durant le second septénaire (Figure 6-7). Durant la période **1986-1992**, les moyennes des effectifs présents sur l'anse de l'Aiguillon étaient en effet **minimales** pour les Bécasseaux variables et maubèches (respectivement 9 990 et 3 745 individus), pour les Barges à queue noire et rousses (respectivement 3 296 et 278 individus) et pour l'Avocette (3 298 individus), le Pluvier argenté (1 039 individus) et le Chevalier gambette (200 individus). L'effectif minimal des Courlis cendré est quant à lui observé sur la période 1993-1999 (605 individus). Pour les bécasseaux et les courlis, les regains d'effectifs qui ont suivi ont permis de dépasser les effectifs du premier septénaire pour atteindre des **moyennes maximales entre 2000 et 2006** (24 134 variables, 5 429 maubèches et 815 courlis). En revanche, les effectifs des cinq autres espèces ont augmenté après 1993 sans pouvoir atteindre les **maxima observés en début de suivi** (6 444 Avocettes, 6 354 Barges à queue noire, 645 Barges rousses, 534 Chevaliers gambettes et 2 948 Pluviers argentés en moyenne de 1979 à 1985, contre 5 076 Avocettes, 5 431 Barges à queue noire, 533 Barges rousses, 249 Chevaliers gambettes et 2 042 Pluviers argentés en moyenne de 2000 à 2006).

Pourtant, durant toute la période d'étude, la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon est restée le **premier site national** pour l'hivernage de l'Avocette élégante (de 42 % des effectifs totaux entre 1979 et 1985, à 39 % entre 2000 et 2006) et de la Barge à queue noire (de 85 % des effectifs totaux entre 1979 et 1985, à 43 % entre 2000 et 2006) (Figure 6-7). Pour l'hivernage du pluvier argenté en revanche, tous les sites majeurs du Centre-Ouest, excepté celui de la baie de l'Aiguillon (passant de 14 à 7 % des effectifs français entre le premier et le dernier septénaire), ont gagné en importance relative (passant de 6 à 31 % des effectifs français dans les sites du Centre-Ouest autres que la baie de l'Aiguillon) (Figure 6-7). De même pour le Chevalier gambette (passant de 7 à 28 % des effectifs français dans les sites du Centre-Ouest autres que la baie de l'Aiguillon), dont les effectifs sont passés de 14 à seulement 5 % des effectifs français entre le premier et le dernier septénaire sur la baie de l'Aiguillon, alors que la création de la Réserve Naturelle de Moëze-Oléron, par exemple, a permis la multiplication par un facteur 8 du nombre d'individus sur ce site.

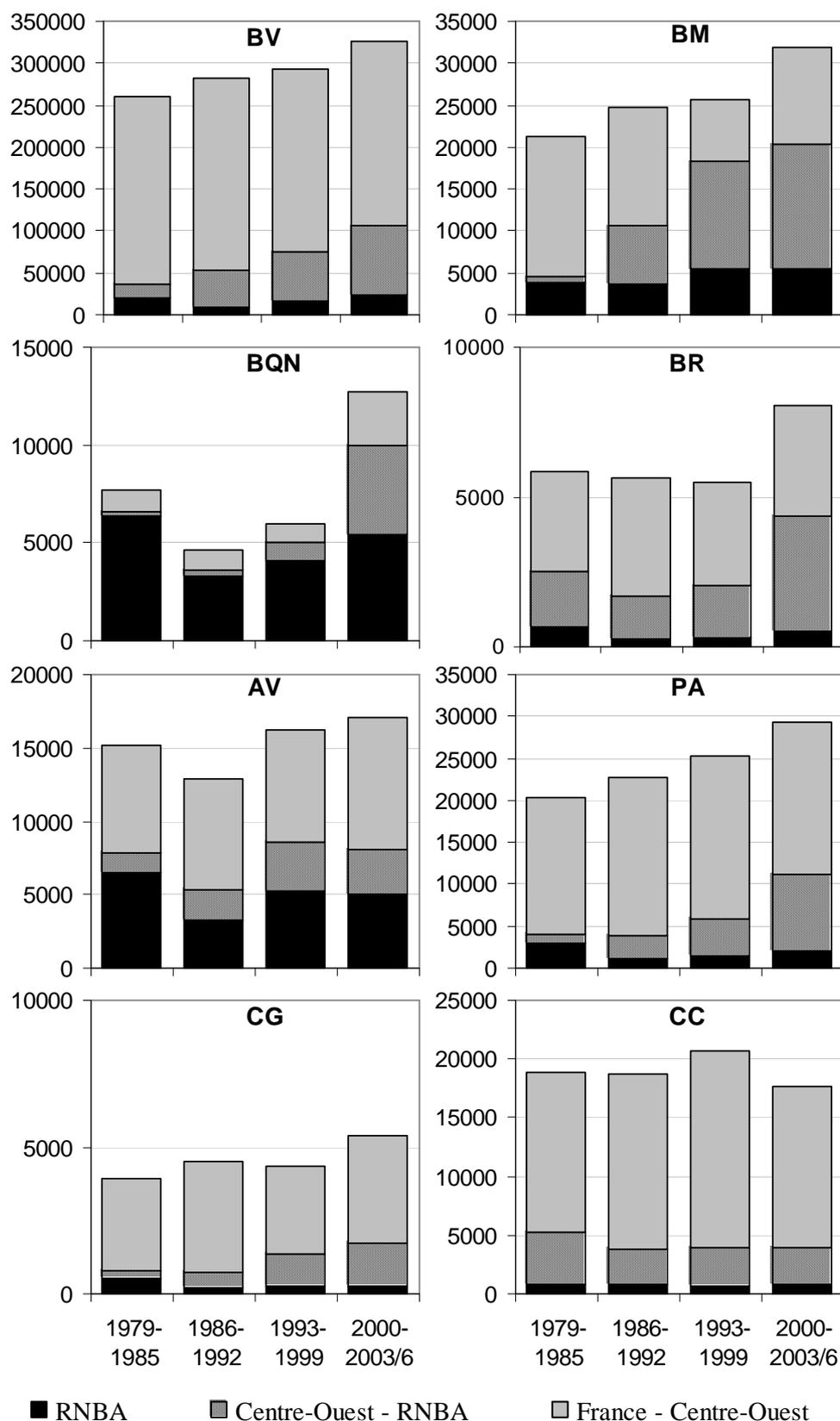


Figure 6-7 Dynamique des effectifs moyens par septénaires (de 1979 à 2006) des limicoles (codes dans le Tableau 6-1) observés en janvier sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon, sur le reste du littoral Centre-Ouest et sur le reste du littoral français

Pour conclure, après un **déclin préoccupant** des effectifs de limicoles hivernants dans la réserve naturelle de la Baie de l'Aiguillon durant les second et troisième septénaires (Deceuninck & Mahéo 2000), nous avons pu constater un **regain** des effectifs durant les sept dernières années.

Toutefois, l'analyse des tendances, portant uniquement sur les comptages effectués à la mi-janvier, ne représente qu'une image très partielle de ce qui se passe durant l'hiver. En outre, elle ne permet pas d'illustrer les fortes variations d'abondances liées à la présence temporaire des limicoles en migration longue-distance pendant leurs **étapes pré- ou post-nuptiales**. Certaines espèces, comme par exemple la Barge à queue noire de la sous-espèce *Limosa limosa limosa*, atteignent sur un site le seuil d'importance internationale en dehors du mois de janvier (Joyeux, com. pers.). En outre, une altération des conditions d'hivernage sur un site peut être masquée lors des comptages de janvier, mais se vérifier par le raccourcissement du séjour des limicoles sur le site. En effet, certains limicoles peuvent quitter prématurément leur site d'hivernage en cas de perturbations climatiques ou de restriction de la ressource alimentaire. Pour observer ce phénomène, il est nécessaire de ne pas s'intéresser uniquement aux comptages de janvier.

Afin de mieux comprendre la dynamique de l'hivernage des 8 espèces suivies, nous avons donc étudié les comptages mensuels sur l'anse de l'Aiguillon. La phénologie de leur migration et leur importance relative par saison, permettent d'affiner l'analyse des tendances.

6.4.4. *Dynamique saisonnière à moyen terme des effectifs de limicoles sur la réserve de la baie de l'Aiguillon*

L'accueil des limicoles sur l'anse de l'Aiguillon se fait principalement en hivernage (Figure 6-8 ; Tableau 6-4). Ainsi, la **période d'hivernage s'étend de novembre à mars** (avec entre 23 454 et 53 000 limicoles). C'est en janvier que sont dénombrés les effectifs de limicoles les plus abondants ($40\,958 \pm 7523$ individus, dont 97 % appartiennent aux 8 principales espèces). Des pics migratoires sont également observés en mai ($26\,830 \pm 22\,717$ individus) et en octobre ($28\,066 \pm 13\,705$ individus). Les effectifs sont moyens en avril ($17\,323 \pm 8\,132$ individus) et en septembre ($15\,076 \pm 5\,439$ individus). C'est en juin que sont dénombrés les effectifs de limicoles les moins abondants ($1\,963 \pm 363$ individus, dont 91 % appartiennent aux 8 principales espèces). C'est en août que la diversité des limicoles est la plus élevée avec 12 % des effectifs représentés par d'autres espèces que les 8 principales, dont près de 8 % de grands Gravelots.

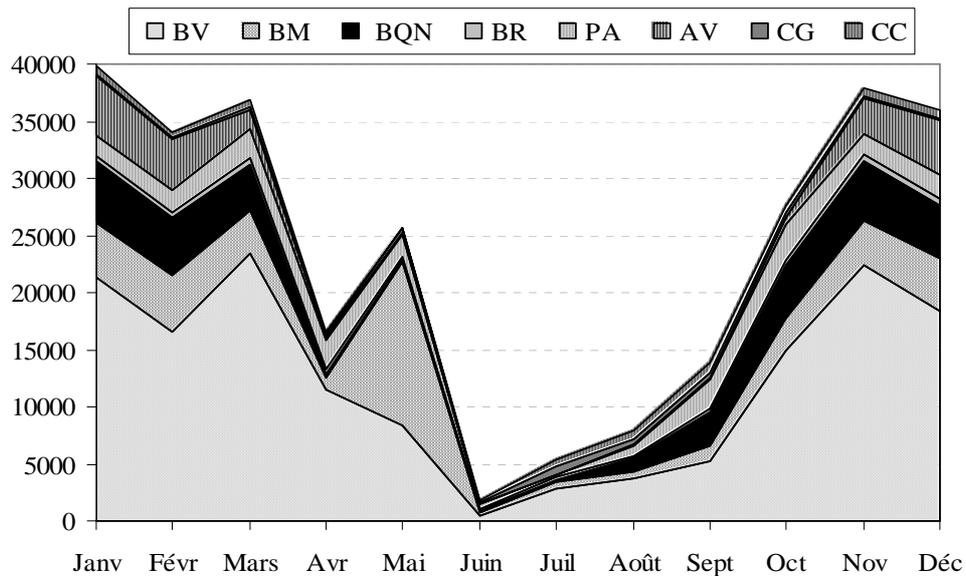


Figure 6-8 Dynamique saisonnière moyenne des effectifs des principales espèces de limicoles (codes dans le Tableau 6-1) sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon

Les **Bécasseaux variables** dominent le peuplement de limicoles presque toute l'année (en moyenne 47 % des effectifs, soit une abondance annuelle moyenne de $12\,900 \pm 9\,591$ individus) avec un maximum en mars (62 % des effectifs) et un minima en juin (23 % des effectifs) (Figure 6-8 ; Tableau 6-4).

Seuls les effectifs des **Bécasseaux maubèches dépassent ceux des Bécasseaux variables en mai** (54 % des effectifs, avec un maximum exceptionnel de 46 950 individus en mai 2005).

Les **Barges à queue noire**, représentant 10 % des effectifs annuels moyens, soit $2\,997 \pm 2\,386$ individus, sont surtout présentes d'août à mars, avec un maximum de 8 020 individus. Cette espèce emblématique de la réserve est absente en mai (Figure 6-8 ; Tableau 6-4).

L'**Avocette élégante** n'est présente que d'août à avril (avec au maximum 8 960 individus). Elle représente 13 % des effectifs totaux de limicoles côtiers entre décembre et février.

Le **Pluvier argenté** est moyennement abondant (avec $1\,865 \pm 1\,313$ individus en moyenne, soit 9 % des effectifs), mais toujours présent sur l'anse de l'Aiguillon (au minimum 45 individus, contre 7 215 individus au maximum). Si son abondance est minimale en juillet (4 % des effectifs), sa représentativité reste maximale en dehors de la période d'hivernage et atteint 18 % des effectifs en juin (Figure 6-8 ; Tableau 6-4).

Le **Courlis cendré**, la **Barge rousse** et le **Chevalier gambette** sont moins représentatives du peuplement limicoles (avec respectivement 575 ± 384 , 436 ± 336 et 328 ± 267 individus, soit entre 3 et 4 % des effectifs annuels moyens). Elles atteignent cependant plus de 9 % des effectifs de limicoles intertidaux en juin pour la Barge rousse et en juin-juillet pour le Courlis cendré et le Chevalier gambette (Figure 6-8 ; Tableau 6-4).

Tableau 6-4 Proportion des principales espèces de limicoles (codes dans le Tableau 6-1) aux effectifs totaux mensuels et annuels moyens (avec écart-type, minimum et maximum) sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (d'après les données ONCFS-LPO, de septembre 1998 à janvier 2006)

	BV	BM	BQN	BR	PA	AV	CG	CC	autres	Total ± Ecart-Type	Min-Max
Janvier	52	12	13	1	4	13	0	2	3	40 958 ± 7 523	30 637 - 53 000
Février	49	14	15	2	5	13	0	2	0	34 159 ± 9 104	23 545 - 44 764
Mars	62	10	10	2	7	4	1	2	3	38 038 ± 8 132	29 183 - 51 194
Avril	66	6	1	3	15	2	1	2	4	17 323 ± 7 644	7 890 - 25 436
Mai	31	54	0	1	8	0	2	0	4	26 830 ± 22 717	6 428 - 73 765
Juin	23	17	5	10	18	0	9	10	9	1 963 ± 363	1 515 - 2 536
Juillet	48	9	4	3	4	0	12	10	10	5 941 ± 3 144	2 425 - 10 054
Août	41	6	13	2	10	1	6	8	12	9 098 ± 4 740	3 888 - 17 706
Septembre	35	9	19	2	17	1	3	5	8	15 076 ± 5 439	9 801 - 27 272
Octobre	53	10	17	2	11	2	2	2	1	28 066 ± 13 705	14 671 - 52 038
Novembre	58	10	13	2	5	8	0	2	2	38 483 ± 7 328	28 785 - 50 929
Décembre	51	13	13	1	6	13	0	2	1	36 161 ± 5 404	30 713 - 43 885
% annuel	47	14	10	3	9	5	3	4	5		
Moyenne ±	12 900 ±	3 729 ±	2 997 ±	436 ±	1 865 ±	1 812 ±	328 ±	575 ±		25 369 ± 15 991	
Ecart-Type	9 591	5 785	2 386	336	1 313	2 360	267	384			
Min-Max	80 - 33420	0 - 46950	0 - 8020	0 - 1600	45 - 7215	0 - 8960	1 - 1580	17 - 1824		1 515 - 73 765	

6.4.5. Phénologie des migrations des limicoles sur l'anse de l'Aiguillon

Afin de mieux comprendre d'une part la phénologie générale des migrations de chacune des 8 espèces suivies, et d'autre part les événements particuliers de migration en masse des individus d'une espèce au moment d'un comptage mensuel, nous avons représenté la dynamique temporelle des effectifs de ces espèces entre septembre 1998 et janvier 2006 (données de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon, ONCFS-LPO).

Toutefois, les comptages mensuels, comme les comptages de janvier, contiennent un biais important pour le suivi de la dynamique des effectifs des limicoles. En effet, il s'agit de comptages réalisés une seule fois dans le mois, avec des observateurs plus ou moins expérimentés. Ils sont donc soumis à plusieurs sources de variations :

- 1- Les **conditions météorologiques** affectent à la fois les mouvements des limicoles et la qualité de l'observation. En effet, la pluie et le vent peuvent retrancher les limicoles dans des zones plus abritées que les vasières. En outre, la brume ou au contraire la brillance de la vase du fait d'un fort ensoleillement sont défavorables à l'observation des limicoles.
- 2- Les **grands mouvements migratoires** ont lieu sur de très courtes périodes (2 à 5 jours). Ainsi, un comptage effectué deux jours après un premier comptage pourrait donner des résultats très différents.

Par conséquent, nous ne pouvons pas considérer les courbes effectuées à partir des comptages mensuels comme des courbes de tendance moyenne de la dynamique des effectifs de limicoles sur l'anse. Lorsque deux comptages consécutifs montrent des fluctuations faibles, nous considérons que ces fluctuations sont inférieures au biais. Ainsi, seules les fluctuations les plus élevées sont considérées comme appartenant à différents modes. Dans les commentaires suivants, des petits pics consécutifs forment une courbe de tendance considérée comme uni-modale, alors que des fluctuations majeures forment une courbe de tendance considérée comme pluri-modale.

Ainsi, les deux principales espèces de bécasseaux n'ont pas la même phénologie (Figure 6-9). La distribution temporelle du **Bécasseau variable** sur l'anse de l'Aiguillon est **uni-modale**, centrée sur l'hiver. Le Bécasseau variable est donc une espèce **typiquement hivernante** sur l'anse de l'Aiguillon, comme sur les autres sites français et européens. En effet, les autres principaux quartiers d'hiver des Bécasseaux variables en Europe sont situés dans les îles britanniques et aux Pays-Bas.

Cependant, ce mode hivernal est tout de même marqué par des différences intra-mode pouvant atteindre 6 000 individus de plus ou de moins entre deux mois consécutifs, et une succession de trois à quatre pics d'abondance. Le premier pic de Bécasseaux variables a lieu en novembre (entre 15 000 individus en novembre 1998 et 32 440 individus en novembre 2005) ou exceptionnellement en octobre

(33 420 individus en octobre 2004). Le second pic est observé en janvier (19 920 individus en janvier 2002 à 30 720 individus en janvier 2003) et le dernier en mars (de 17 260 en mars 2001 à 33 000 en mars 2000). Cette succession de pics rapprochés masque une **phénologie plus complexe** des Bécasseaux variables sur l'anse de l'Aiguillon, avec des passages très occasionnels de *Calidris alpina arctica* en août-septembre, des étapes migratoires régulières post-nuptiales (en août-septembre) et pré-nuptiale (en avril-mai) de *C. a. schinzii*, et l'hivernage (d'octobre à mars) de *C. a. alpina* (Cramp *et al.* 1983).

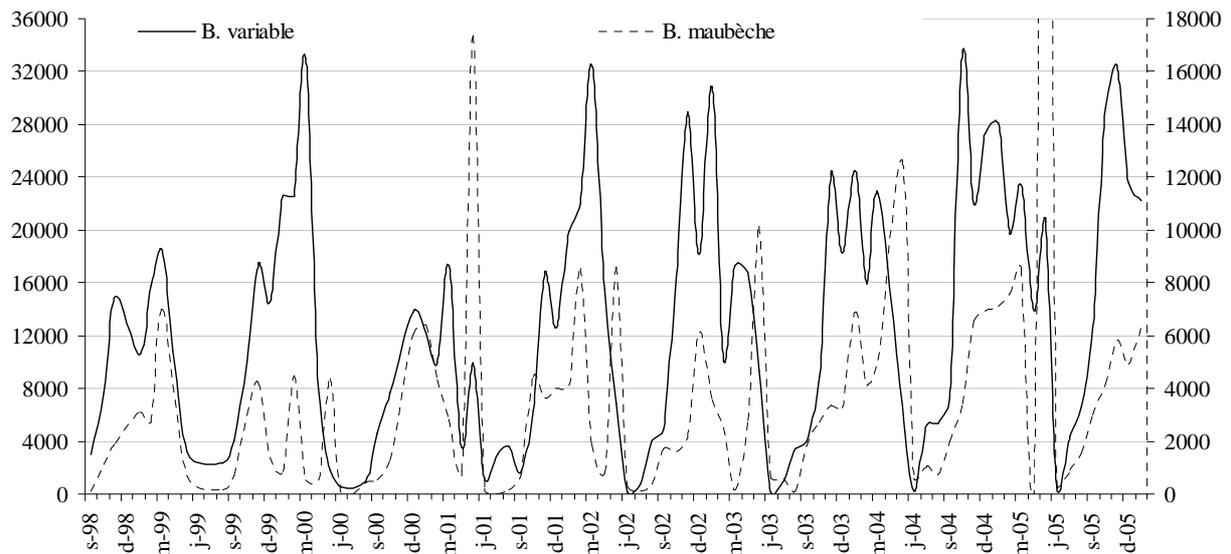


Figure 6-9 Phénologie de l'accueil des Bécasseaux variables et maubèches sur l'anse de l'Aiguillon entre septembre 1998 et janvier 2006

La distribution temporelle du **Bécasseau maubèche** montre une séparation plus nette des pics d'abondances que chez le Bécasseau variable. Ainsi, sa distribution peut être considérée comme **bi- ou tri-modale** selon les années (Figure 6-9). En effet, un premier mode d'abondance des Bécasseaux maubèches apparaît entre septembre et décembre selon les années et est plus ou moins imbriqué au second mode entre janvier et mars. De vrais pics d'hivernage apparaissent en effet en mars 1999, janvier 2001, février 2002, janvier 2004 et mars 2005. Ils sont cependant moins élevés que les pics migratoires observés en mai 2001 (17 380 individus), 2002 (8 580 individus), 2003 (10 166 individus), 2004 (12 590 individus), et 2005 (46 950 individus). La variabilité interannuelle des effectifs de Bécasseaux maubèches de passage sur l'anse de l'Aiguillon lors de la migration pré-nuptiale est très élevée (de 700 individus seulement en mai 1999 à 46 950 en mai 2005). En effet, les étapes migratoires sont de courte durée. Les effectifs dénombrés dépendent donc très fortement de la date de comptage mensuel, qui peut être réalisé un jour pendant, avant ou après le pic de passage des Bécasseaux maubèches. Sur l'anse de l'Aiguillon, le Bécasseau maubèche est donc représenté par une sous-espèce **hivernante** *Calidris canutus islandica*, mais par des effectifs encore **plus abondants de C. c. canutus en étape migratoire pré-nuptiale**.

De même, les deux principales espèces de barges montrent des phénologies très différentes l'une de l'autre (Figure 6-10). La **Barge à queue noire** montre une distribution temporelle **uni-modale**, centrée sur l'hiver, et constituée de 1 à 3 pics rapprochés. Les différences intra-mode entre deux mois consécutifs peuvent atteindre 6 000 individus. Le premier pic d'abondance des Barges à queue noire peut avoir lieu dès octobre (par exemples en 2002 avec 6 400 individus et en 2005 avec 8 020 individus) ou novembre (jusqu'à 7 870 individus en 2001). Le second pic, généralement le plus élevé, est observé en décembre (jusqu'à 6 190 individus en 2003) ou en janvier (avec 5 410 individus en janvier 2004, 6 700 individus en janvier 2001 et 7 900 individus en janvier 2002). Un dernier pic peut avoir lieu en février (de 5 680 en 1999, 6 050 en 2002, à 7 000 individus en 2000) ou en mars (5 170 BQN en 2001). La Barge à queue noire était absente en mai 2001, mai-juin 2002 et en mai et juillet 2002, et son abondance est toujours inférieure à 500 individus entre mai et juillet. La Barge à queue noire, plus abondante en décembre-janvier, est donc une espèce **typiquement hivernante** sur l'anse de l'Aiguillon, mais le premier et le dernier pic d'abondance peuvent être liés à l'arrêt sur le site de quelques migrants en plus des hivernants déjà présents ou pas encore partis. La plupart des individus présents en hiver proviennent de la sous-espèce *Limosa limosa islandica*, qui niche en Islande, et peuvent arriver dans l'anse de l'Aiguillon dès juillet (Meunier, com. pers.), alors que les migrateurs, qui fréquentent en nombre les marais voisins, sont issus de la sous-espèce *L. l. limosa*, qui niche aux Pays-Bas, en Allemagne et en Scandinavie (Deceuninck & Mahéo 2000).

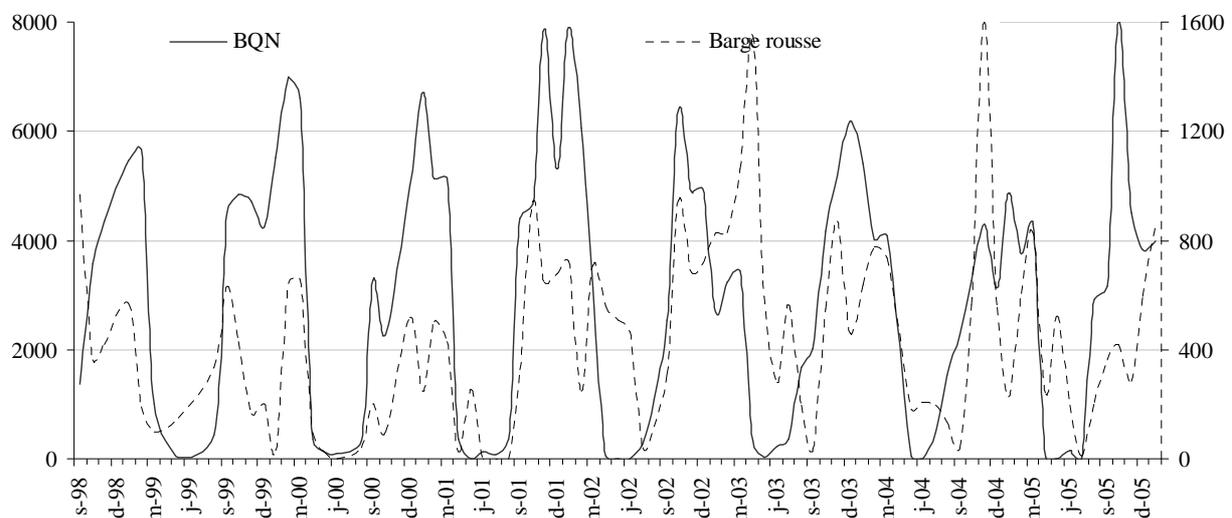


Figure 6-10 Phénologie de l'accueil des Barges rouges et Barges à queue noire (BQN) sur l'anse de l'Aiguillon entre septembre 1998 et janvier 2006

La **Barge rousse** est présente toute l'année (Figure 6-10). Sa distribution temporelle est **pluri-modale** avec des pics séparés différents selon les années et des variations inter-mensuelles pouvant atteindre 1000 individus. Les pics d'abondance les plus élevés sont observés en septembre (970

individus en 1998), en octobre (940 et 950 individus en 2001 et 2002), en novembre (870 et 1 600 individus en 2003 et 2004), en mars (660, 735 et 830 individus respectivement en 2000, 2004 et 2005) ou en avril (jusqu'à 1550 individus en 2003). Des passages de Barges rousses sont également observés entre mai et juillet. Ces **pics migratoires** sont cependant moins élevés que les **pics d'hivernants** et appartiennent tous à la sous-espèce *Limosa lapponica lapponica*.

L'**Avocette** est une espèce monotypique **typiquement hivernante** (Figure 6-11). Sa distribution temporelle **uni-modale** centrée sur l'hiver montre peu de différences inter-mensuelles (au maximum 2520 individus gagnés entre janvier et février 2000), mais des maxima très différents d'une année sur l'autre (au minimum 2 870 individus en février 2001 et au maximum 8 960 individus en décembre 2003). Il peut y avoir de légers passages d'Avocettes en août et septembre (inférieurs à 300 individus).

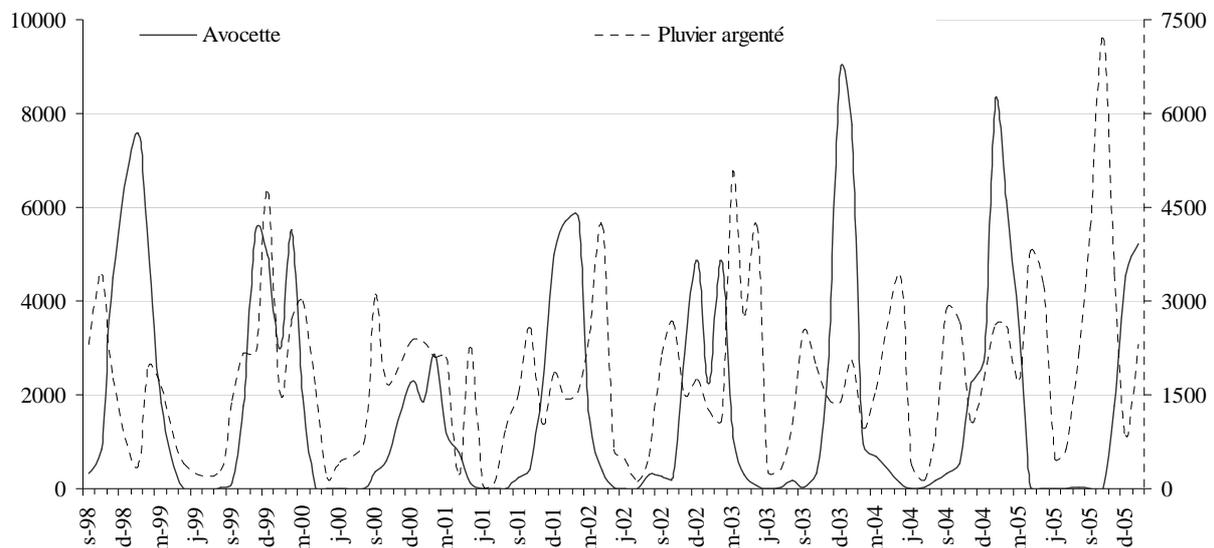


Figure 6-11 Phénologie de l'accueil de l'Avocette et du Pluvier argenté sur l'anse de l'Aiguillon entre septembre 1998 et janvier 2006

Le **Pluvier argenté** est présent toute l'année sur l'anse de l'Aiguillon (Figure 6-11). Sa distribution temporelle est **pluri-modale** avec des pics différents selon les années et des variations inter-mensuelles pouvant atteindre 4 000 individus. Les pics d'abondance les plus élevés (supérieurs à 2 000 individus) sont observés en septembre (2 529, 2 888 et 3 110 individus en 2003, 2004 et 2000) ou octobre (2 570 et 2 655 individus en 2001 et 2002 ; et jusqu'à 3 420 et 7 215 individus en 1998 et 2005), puis en décembre (4 750 individus en 1999) ou janvier (2 360 et 2 620 individus en 2001 et 2005), ainsi qu'en mars (2 990 et 5 052 individus respectivement en 2000 et 2003), avril (3 805 et 4 220 individus en 2005 et 2002) ou mai (2 260 en 2001, 3 400 en 2004 et 4 200 en 2003). Ces **pics d'hivernants** sont très supérieurs aux effectifs d'estivants (entre 45 et 964 individus).

Le **Chevalier gambette** est **toujours présent** sur l'anse de l'Aiguillon (Figure 6-12). Son abondance fluctue beaucoup, avec des maxima supérieurs à 1 000 individus en juillet (1 580 en 2004 et 1 020 en 2005), et supérieurs à 500 individus en mars 2000 (575 individus), en mai 2000, 2003, 2004 et 2005 (respectivement 620, 588, 543 et 590 individus), ainsi qu'en août, septembre et octobre. Le Chevalier gambette, représenté par la sous-espèce *Tringa totanus totanus*, n'est donc **pas seulement hivernant** sur l'anse de l'Aiguillon et montre généralement des pics durant les migrations pré- et post-nuptiales.

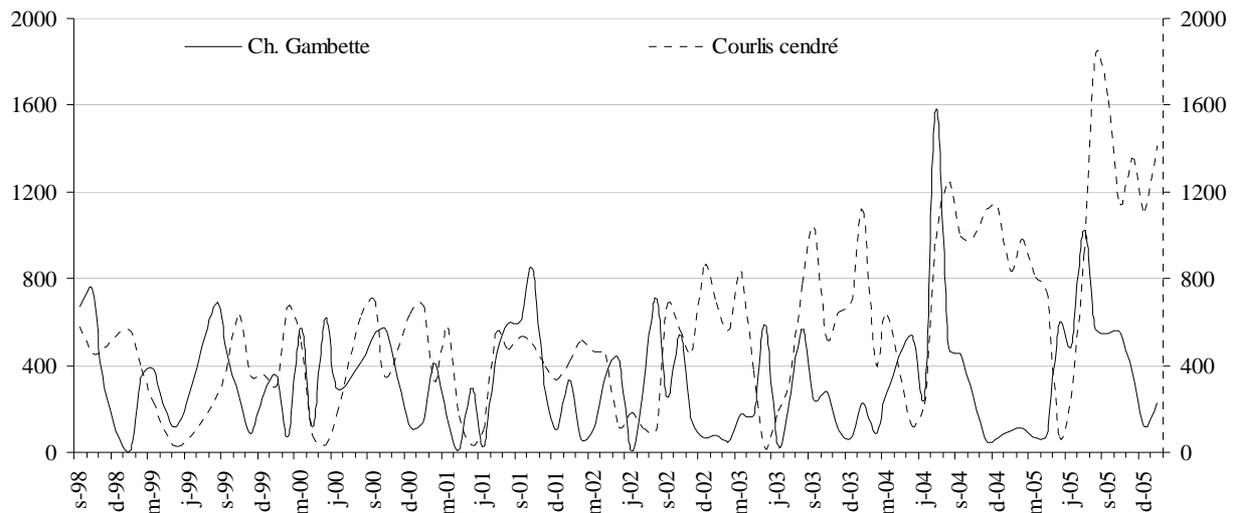


Figure 6-12 Phénologie de l'accueil du Chevalier gambette et du Courlis cendré sur l'anse de l'Aiguillon entre septembre 1998 et janvier 2006

Le **Courlis cendré** est également **toujours présent** sur l'anse de l'Aiguillon (Figure 6-12). Son abondance est plus élevée en hivernage, et fluctue moins que celle du Chevalier gambette. Les minima sont observés en mai (effectifs inférieurs à 130 individus) et en juin (inférieurs à 300 individus). Outre un pic en février 2005 (986 individus) et en mars 2003 (837 individus), les maxima sont observés en août (1 243 et 1 824 en 2004 et 2005), en septembre (1 036 individus en 2003 et 705 en 2000), en novembre (1 355 en 2005), en décembre (860 et 1 127 en 2002 et 2004) et en janvier (1 116 et 1 414 en 2004 et 2006). L'anse de l'Aiguillon est donc à la fois un site d'**hivernage** (entre novembre et janvier) et une **étape migratoire post-nuptiale** (en août-septembre) pour la sous-espèce européenne du Courlis cendré *Numenius arquata arquata*.

En matière de passage migratoire, les effectifs de grands Gravelots ne peuvent être négligés, car ils atteignent de 580 à 1542 individus en migration pré-nuptiale et de 405 à 1773 individus en migration post-nuptiale. Cependant, cette espèce présente moins d'une centaine d'individus en hivernage.

6.5. Discussion et conclusion

La réserve naturelle de la Baie de l'Aiguillon est donc un site d'accueil d'**importance internationale** en termes d'effectifs totaux de limicoles, mais aussi pour cinq espèces particulières : l'Avocette élégante, la Barge à queue noire, le Bécasseau variable, le Pluvier argenté et le Bécasseau maubèche (Deceuninck & Mahéo 2000). Ces cinq espèces représentent avec le Courlis cendré, la Barge rousse et le Chevalier gambette 92 % des effectifs de limicoles hivernants sur l'anse de l'Aiguillon.

Notre étude a montré l'intérêt de réaliser des suivis des populations à **différentes échelles spatiales**. En effet, il est nécessaire d'étudier les **populations entières**, à l'échelle de leur voie majeure de migration (ici la voie Est-Atlantique), pour statuer sur la dynamique de leurs effectifs et prendre si nécessaire des mesures de protection. En outre, pour comprendre l'importance d'un site d'accueil particulier par rapport aux autres sites de cette voie migratoire, il est également nécessaire de **mettre en relation toutes fluctuations intra-site avec les fluctuations inter-sites**. Par exemple à l'échelle régionale, il peut y avoir des remaniements entre différents sites d'accueil. Ces remaniements peuvent parfois être expliqués par une diminution de la capacité d'accueil d'un des sites du fait de dérangements locaux ou de la diminution de la ressource alimentaire. En revanche, à l'échelle nationale, les fluctuations traduisent des phénomènes plus globaux comme des perturbations climatiques, qui peuvent être à l'origine soit d'avance ou de retard dans les migrations pré- ou post-nuptiales (Archaux 2003), soit plus rarement de changements de site d'accueil. Enfin, les conséquences de fluctuations démographiques des limicoles à l'échelle internationale, liées à des différences de taux de natalité sur le site de nidification ou de mortalité sur l'un ou l'autre des sites d'accueil, peuvent être également observées aux échelles locales et nationales.

Dans ce chapitre, nous avons rappelé que les populations totales de la voie migratoire Est-Atlantique ont tendance à diminuer (Wetlands-International 2005). En revanche, nous avons montré que celles dénombrées en France ont tendance à augmenter, traduisant donc la bonne **qualité des sites d'accueil français** par rapport aux autres sites d'accueil de la voie migratoire Est-Atlantique.

Dans la réserve naturelle de la Baie de l'Aiguillon, des diminutions d'effectifs ont été observées entre 1986 et 1992, principalement liées à une diminution des populations hivernantes de Barges. En raison de l'importance internationale de la **Barge à queue noire** sur la réserve naturelle de la Baie de l'Aiguillon, la diminution de ses effectifs sur ce site s'est faite ressentir sur les effectifs régionaux, nationaux et même internationaux. Toutefois, elle s'est accompagnée de légères augmentations d'effectifs dans les autres sites du Centre-Ouest et du littoral français, laissant supposer

un **problème local temporaire dans l'accueil de cette espèce emblématique** de la réserve naturelle. Depuis, les effectifs de Barges observés entre 2000 et 2006 sur l'anse de l'Aiguillon ont **ratrapé les effectifs maximaux observés en 1980**, confirmant le caractère temporaire de la perturbation de la population sur le site. Le retour aux effectifs maximaux de la population de Barges à queue noire à l'échelle locale s'est traduite par une augmentation des effectifs à toutes les échelles spatiales. En outre, les autres sites d'accueil français, et en particulier ceux du Centre-Ouest, ont également observé une augmentation de leurs effectifs de Barges à queue noire. Ainsi, la population de cette espèce, après un déclin inquiétant de la sous-espèce *Limosa limosa limosa* (International Wader Study Group 2003), semble bénéficier d'un remaniement entre ces sites d'accueil, tel que ses effectifs ne dépendent plus presque exclusivement de ceux présents sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon.

Notre étude a également montré l'importance des suivis des populations à **différentes échelles temporelles**. En effet, nous avons constaté que les tendances à long terme ont une périodicité proche de la durée de vie des espèces. Il apparaît donc essentiel de suivre les populations de limicoles sur des **périodes supérieures à leur longévité**. Il serait en outre intéressant de pouvoir distinguer les différentes générations, afin de comprendre à quelles **échelles démographiques** s'exercent les perturbations ayant des conséquences à long terme sur les effectifs des populations. En outre, le suivi de toutes les populations de la voie Est-Atlantique **à la mi-janvier de chaque année** reste une bonne méthode d'évaluation des effectifs totaux, car la simultanéité des comptages sur tous les sites évite les doubles comptages d'individus en migrations. En revanche, pour évaluer l'importance relative des sites d'hivernage, cette méthode est sensible aux incidents climatiques. En outre, elle doit être complétée sur chaque site par un **suivi mensuel** des effectifs, pour pouvoir comprendre la phénologie des migrations de chaque espèce ou sous-espèce de limicoles. La précision de ce suivi mensuel pourrait être améliorée par la réalisation de plusieurs comptages consécutifs, afin d'avoir une moyenne mensuelle moins influencée par les conditions climatiques et les fluctuations journalières d'effectifs.

Sur l'anse de l'Aiguillon, l'accueil des limicoles se fait principalement **en hivernage** entre novembre et mars. Toutefois, la phénologie des migrations des espèces présentes sur ce site est plus complexe qu'il n'y paraît. En effet, de nombreux **pics migratoires** sont observés en mai et en octobre. En outre, **différentes sous-espèces** sont présentes successivement ou simultanément sur le site. Par exemples chez les Bécasseaux maubèches et les Barges à queue noire : *Calidris canutus islandica* et *Limosa limosa islandica* sont des sous-espèces hivernantes sur l'anse de l'Aiguillon, tandis que *Calidris canutus canutus* et *Limosa limosa limosa* sont plutôt de passage en périodes de migrations pré- ou post-nuptiales. Pour comprendre la dynamique à court terme des effectifs de limicoles sur un site d'accueil, il est donc important de tenir compte des différences de phénologie entre sous-espèces.

L'étude de la dynamique des effectifs de limicoles, intégrée dans l'espace et dans le temps, apparaît donc essentielle pour pouvoir prendre des mesures de **protection** ou de **conservation** adéquates pour les populations de limicoles (Piersma & Baker 2000). En effet, ce type de suivi permet de mettre en évidence des dangers imminents d'extinction de certaines espèces comme par exemple le courlis *Numenius tenuirostris* (Piersma & Baker 2000, International Wader Study Group 2003) ou des déclinés sévères d'autres espèces comme par exemple *Calidris alpina schinzii* (International Wader Study Group 2003).

Chapitre 7 :

Dynamique spatiale de la répartition des limicoles

7. Dynamique spatiale de la répartition des limicoles sur la réserve naturelle

7.1. Introduction

De nombreuses études ont montré que les limicoles choisissent leurs sites d'hivernage ou de migration en fonction de la disponibilité des proies, de la sûreté des reposoirs et du faible dérangement du site (Myers *et al.* 1980, Ens *et al.* 1990, 1992, 1994). En outre, la répartition spatiale des limicoles au sein d'un site particulier répond également à différents **facteurs biotiques** (compétition inter- ou intra-spécifique (Goss-Custard *et al.* 2002), prédation (Ens *et al.* 1994), disponibilité des proies (O'Connor 1981)) et **abiotiques** (nature des sédiments (Myers *et al.* 1980, Grant 1984), degré d'émersion (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998) et d'apports en eau douce (Ravenscroft & Beardall 2003) distance au reposoir (Dias *et al.* 2006) et dérangement (Triplet *et al.* 1999)).

Sur l'anse de l'Aiguillon les premiers comptages à marée basse des limicoles ont été initiés en mars 2001 et **trois hivernages successifs** sont ici comparés (hivers 2001-2002, 2002-2003 et 2003-2004). Seules **quatre espèces** de limicoles ont été retenues pour leur intérêt patrimonial : la Barge à queue noire (*Limosa limosa islandica*) l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) et le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) ou leur abondance exceptionnelle : le Bécasseau variable (*Calidris alpina*). Du fait de la difficulté d'identification à grande distance entre la Barge à queue noire et la Barge rousse (*Limosa lapponica*), la répartition spatiale de ces deux espèces a été illustrée sur les mêmes cartes (sachant que *Limosa limosa* représente 80 à 90 % des hivernants du genre *Limosa*).

Ce chapitre a pour but de décrire la répartition à marée basse des principaux limicoles sur l'anse de l'Aiguillon, afin 1- de comprendre la **variabilité inter-annuelle** des répartitions spatiales en période d'hivernage, et 2- de mettre en évidence l'influence potentielle de quelques **facteurs trophiques** (biomasse disponible et ingestible en mollusques) et **environnementaux** (granulométrie des sédiments, teneur en eau et en matière organique, salinité de l'eau interstitielle et temps d'émersion) sur la répartition des limicoles à leur arrivée sur l'aire d'hivernage (à l'automne). Ces résultats sont ensuite commentés en fonction de l'abondante littérature sur les facteurs influençant la répartition spatiale des limicoles. Enfin, ces répartitions spatiales à marée basse n'offrant qu'une image instantanée des zones de nourrissage préférentielles pour les limicoles, nous nous sommes intéressé aux traits de vie et aux rythmes d'activité pouvant influencer sur la **dynamique** de ces répartitions.

7.2. Matériel et méthodes de cartographie des répartitions

7.2.1. Protocole de comptage des limicoles à marée basse

Initiés en mars 2001, les premiers comptages des limicoles à marée basse ont été organisés mensuellement par le personnel de la réserve naturelle. Depuis janvier 2004, la fréquence et la qualité des suivis se sont améliorées, grâce à deux comptages mensuels. Ces comptages sont réalisés pendant 1 à 2 h centrées sur l'étale de basse mer de coefficient 55-65 au moyen de longues vues munies d'un oculaire zoom 20-60 (KOWA TSN 832 ou SWAROVSKI AT 80). Quatre postes d'observation sont prévus afin de couvrir le maximum de superficie malgré le faible nombre d'observateurs (Figure 7-1). Les 3 premiers, localisés à proximité du canal de Luçon (mirador, obs 1), du chenal de la Raque (obs 2) et de la pointe St Clément (obs 3), permettent de couvrir les vasières vendéennes Est et Ouest ainsi que la partie Sud de la vasière Charentaise. Le dernier poste d'observation est mobile (obs 4). Il permet aux observateurs, se déplaçant à bord d'un bateau le long du chenal de Marans, de couvrir les rives en contre bas de la vasière. Ainsi, lorsque les conditions climatiques sont adéquates et que le nombre d'observateurs est suffisant, seules la partie Nord de la vasière Charentaise (à proximité du Port de Charron) et la basse slikke anciennement cultivée de la rive gauche du Chenal de Marans ne sont pas observées (Figure 7-1).

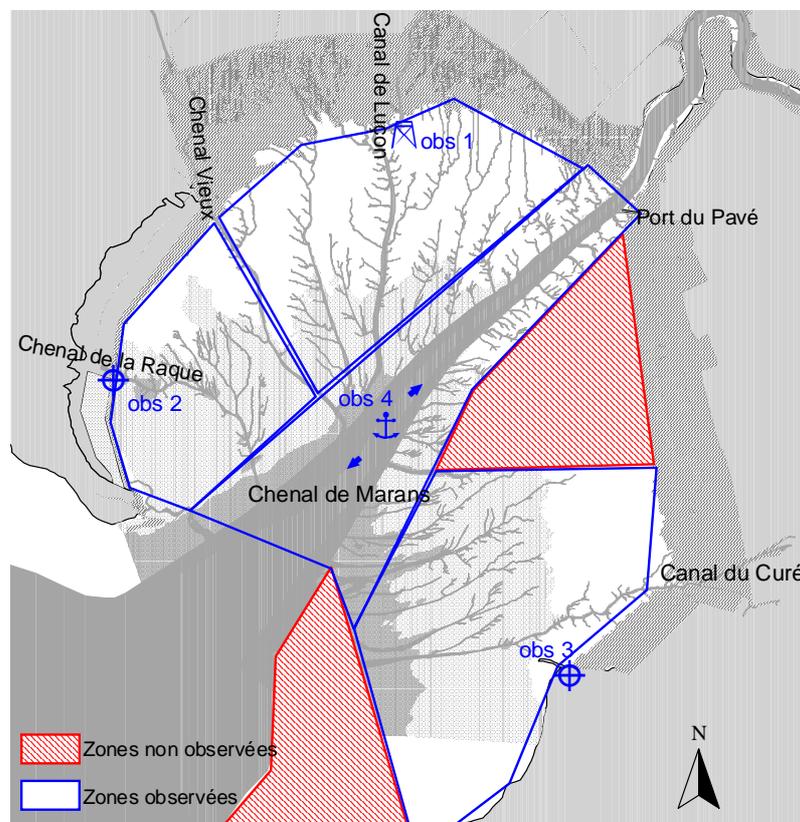


Figure 7-1 Protocole de comptage des limicoles à marée basse (en hachure rouge les zones non observées et en symboles bleus les points et zones d'observations)

La localisation de tous les groupes de limicoles, leur espèce, leur nombre et leur activité par groupe sont reportés sur des fonds de carte de l'Institut Géographique National (IGN) au 25 000^{ème} afin de déterminer si les principales espèces de limicoles occupent des zones préférentielles sur les vasières de l'anse de l'Aiguillon.

7.2.2. *Mise en place de bases de données géo-référencées et de cartographies*

Afin de mettre en forme l'ensemble des données de répartition des limicoles à marée basse, une base de données géo-référencées a été initiée par des étudiants de LUPSIG (Paradis & Mirlyaz 2003), puis poursuivie et améliorée par Ogereau (2004). Pour chaque date de comptage, un projet est créé sous ArcView, ayant pour fond de carte les vasières et la végétation de la baie de l'Aiguillon (Haie com. pers. et Levé 2002). Les localisations tracées sur les cartes de terrain sont **numérisées** par des polygones (Paradis & Mirlyaz 2003) et différents champs sont ajoutés à leurs tables attributaires (informant sur l'identifiant de l'objet, sa forme et sa localisation) pour y associer les informations biologiques (espèce, effectifs et comportement).

Différentes **géodatabases** sont créées, à l'aide de ArcCatalog sous ArcGis 8.3, en fonction des informations recherchées. Afin de comprendre la répartition des limicoles sur la vasière non pas ponctuellement (pour un comptage donné) mais préférentiellement (pour plusieurs comptages consécutifs), nous avons cumulé les données sur plusieurs mois. Ainsi, nous avons créé 3 géodatabases sur les **répartitions hivernales** des limicoles pour **les hivers 2001-2002, 2002-2003 et 2003-2004**. Chaque géodatabase hivernale regroupe donc les fichiers de forme de chaque comptage marée basse complet entre Octobre et Février d'un même hiver. De même, une géodatabase sur la **répartition automnale** des limicoles a été créée au moyen de tous les comptages complets entre **septembre et décembre 2002**. En revanche, l'étude de la répartition des limicoles au cours du printemps 2002 a dû être abandonnée, par manque de données durant cette période de mise en place du suivi.

Les **cinq espèces de limicoles** retenues pour l'étude de la répartition spatiale à marée basse sont sélectionnées une par une pour chaque date de comptage (ArcMap / requête / sélection / sélectionner par attributs / [Espèces] = ' Nom', puis sauvegarder / « Nom_date »), puis les requêtes par espèce sont regroupées **par périodes** (Assistant de géotraitement/ Combiner, puis sauvegarder / « espèce_MERGE ») pour chacun des 3 hivers consécutifs et pour l'automne 2002. Les nouvelles classes d'entités cumulent ainsi toutes les localisations d'une espèce au cours d'une même période.

Afin de visualiser des zones préférentielles de nourrissage des limicoles, en fonction de leur densité cumulée sur une période, une **analyse par maille** est réalisée. Cette méthode permet en effet de représenter quantitativement des données graphiques qui se superposent (outil téléchargeable sur le site www.support.esrifrance.fr, sous ArcGis 8.x). Un maillage carré de 125 m de côté a été choisi. Cette maille représente 1/6 de la maille des prélèvements de la macrofaune benthique (750m) et permet d'estimer une abondance cumulée de limicoles par 1,56 ha, avec la précision maximale de localisation des limicoles sur la vase par l'observateur. Les classes d'entités (mailles) sont regroupées dans la géodatabase appropriée sous le nom « espèce_MAILLE », et les **coordonnées de leurs centroïdes** sont calculées sous ArcGis 8.x (lignes de code, dans Ogereau 2004). Enfin, les densités par maille sont visualisées sous ArcMap (4 classes logarithmiques, de 1 à 10 000 individus).

7.2.3. Préparation des tableaux de données pour les analyses multivariées

7.2.3.1. Comparaisons inter-hivers des répartitions spatiales des limicoles

Afin de comparer la répartition des limicoles durant les hivers successifs, une **grille de 125 m de côté** est créée (entre la latitude 2 143 250 et 2 152 000 Nord et la longitude 333 500 et 326 750 Est, en Lambert II étendu). Elle est ensuite associée, par jointure spatiale, aux tables attributaires des centroïdes des mailles de densité cumulée des limicoles les plus proches. Ces nouvelles tables attributaires sont exportées et regroupées sous un fichier Excel, dont chaque feuille correspond à la répartition d'une espèce de limicole durant chacune des périodes étudiées. Pour chaque table, l'abondance cumulée est calculée dans un nouveau champ. Si la distance entre un centroïde et le point de la grille le plus proche est inférieure à 88,38 m (c'est-à-dire que le centroïde est situé dans un rayon inférieur à la moitié de la diagonale d'un carré de 125 m de côté), alors l'abondance des limicoles en ce point de la grille est égal à la densité cumulée par maille dans le centroïde. Si la distance est supérieure à 88,38 m alors l'abondance des limicoles en ce point est nulle. Un dernier champ permet d'exprimer cette abondance en logarithme. Nous obtenons donc un fichier prêt pour les analyses statistiques et multivariées, avec en lignes les différents points de la grille de 125 m de côté et en colonnes **l'abondance cumulée de chacune des espèces et pour chacune des périodes**.

7.2.3.2. Répartition spatiale des limicoles selon les facteurs trophiques et environnementaux

Afin de comprendre en quoi les facteurs trophiques et environnementaux influent ou non sur la répartition des limicoles durant l'automne 2002, l'ensemble des informations a été regroupé en différentes colonnes dans un fichier où chaque ligne correspond à une station de prélèvement lors de la campagne d'octobre 2002 (91 stations). Pour cela, une **jointure spatiale** a été réalisée depuis la répartition de la densité par maille de limicoles entre septembre et décembre 2002

(« Espèces_MAILLE », polygones) vers la distribution de la macrofaune et des sédiments (points). Ainsi, selon la règle « du plus proche voisin », à chaque point de prélèvement benthos-sédiments est associée l'abondance de limicoles de la maille la plus proche. Toutefois, seuls 3 053 ha de vasières ont fait l'objet d'études simultanées du benthos, des sédiments et des observations de limicoles à marée basse. Afin d'éviter tout problème de données absentes, un polygone «**masque**» est créé aux dimensions de la zone complètement étudiée (67 stations). Les entités obtenues par jointure spatiale sont alors découpées en fonction des limites de ce polygone (Outils / Assistant de géotraitement / Découper un thème en fonction d'un autre thème). Les tables attributaires de ces dernières classes d'entités sont exportées sous Excel et l'abondance des limicoles cumulée en automne est calculée dans un nouveau champ. Si la distance entre un centroïde des mailles de densité de limicoles et le point de la grille de prélèvement le plus proche est inférieure à 530,33 m (c'est-à-dire que le centroïde est situé dans un rayon inférieur à la moitié de la diagonale d'un carré de 750 m de côté), alors l'abondance des limicoles en ce point de la grille est égal à la densité cumulée par maille dans le centroïde. Si la distance est supérieure à 530,33 m alors l'abondance des limicoles en ce point est nulle.

7.2.4. *Analyses statistiques et multivariées*

7.2.4.1. *Analyse statistique des répartitions spatiales hivernales appariées par maille*

Un test non paramétrique de **Friedman** est utilisé pour tester l'indépendance des répartitions spatiales des limicoles entre les trois hivers successifs, considérées comme appariées par centroïde de maille (2339 mailles non vides). Le Q de Friedman est un paramètre, distribué comme un Khi^2 , mais qui tient compte des rangs et notamment des *ex aequo*. L'hypothèse nulle H_0 testée est « les répartitions hivernales par espèce de limicoles sont identiques pour les trois hivers successifs ». Si l'hypothèse alternative, selon laquelle les répartitions hivernales diffèrent d'un hiver à l'autre, est vérifiée, alors une comparaison multiple est réalisée selon la méthode de Bonferroni pour savoir quelles répartitions diffèrent des autres. L'analyse est effectuée au moyen du logiciel XSLTAT.

7.2.4.2. *Analyse factorielle des correspondances*

Une Analyse Factorielle des Correspondances ou AFC a également été réalisée sur l'ensemble des données de répartition hivernale (grille 125 m), afin de déterminer quelles espèces de limicoles influent le plus sur la structuration spatiale du peuplement de limicoles hivernants et quelles sont les répartitions spatiales les plus ressemblantes entre hivers ou entre espèces. Les libellés des profils lignes (2339 mailles non vides) ne sont pas figurés, afin de ne pas alourdir l'analyse sous XSLTAT. En outre, ces informations seraient redondantes avec les cartographies présentées en premier lieu.

Dans cette AFC et dans le test de Friedman, les codes suivants (Tableau 7-1) ont été utilisés pour représenter les données des répartitions hivernales des quatre espèces de limicoles étudiées.

Tableau 7-1 Codes utilisés pour représenter les données de répartition hivernale des limicoles

Espèce	Nom commun	Hiver	Code
<i>Calidris alpina</i>	Bécasseau variable	2001-2002	BV1
		2002-2003	BV2
		2003-2004	BV3
<i>Calidris canutus</i>	Bécasseau maubèche	2001-2002	BM1
		2002-2003	BM2
		2003-2004	BM3
<i>Recurvirostra avosetta</i>	Avocette élégante	2001-2002	AV1
		2002-2003	AV2
		2003-2004	AV3
<i>Limosa spp.</i>	Barges	2001-2002	BA1
		2002-2003	BA2
		2003-2004	BA3

7.2.4.3. Analyse canonique des correspondances

Une Analyse Canonique des Correspondances ou ACC a été réalisée avec CANOCO sur les données de répartition des limicoles en fonction des données environnementales (diamètre moyen des sédiments, teneur en eau et en matière organique en surface des sédiments, salinité de l'eau interstitielle et temps d'émersion (voir Chapitre 3)) et trophiques (biomasses ingestibles et profitables des principaux mollusques en g de masse sèche sans cendres (voir Chapitre 4)) (grille 750 m). Les codes suivants ont été utilisés pour représenter chacune des variables (Tableau 7-2).

Tableau 7-2 Codes utilisés pour représenter les données de répartition automnale des limicoles en fonction des variables environnementales et trophiques

Variabiles	Espèce	Nom commun	Code	Type d'axes
Abondance des limicoles à l'automne 2002	<i>Calidris alpina</i>	Bécasseau variable	BV	Spécifiques SP (F1 à F4)
	<i>Calidris canutus</i>	Bécasseau maubèche	BM	
	<i>Recurvirostra avosetta</i>	Avocette élégante	AV	
	<i>Limosa spp.</i>	Barges	BA	
Biomasse ingestible et profitable en mollusques en octobre 2002	<i>Scrobicularia plana</i>	scrobiculaire	Spla	Environnementaux ENV (F1 à F4)
	<i>Macoma balthica</i>	telline balthique	Mbal	
	<i>Cerastoderma edule</i>	coque	Cedu	
	<i>Abra tenuis</i>		Aten	
	<i>Abra nitida</i>		Anit	
Variables environnementales en octobre 2002		hydrobie	Hulv	
		Temps d'émersion	tem	
		Salinité de l'eau interstitielle	Sal-o	
		Diamètre moyen des sédiments	D-o	
		Teneur en eau des sédiments de surface	W-o	
	Teneur en matière organique des sédiments de surface	MO-o		

L'ACC, définie par Ter Braak (1986) comme la recherche d'une combinaison linéaire de variables quantitatives (environnementales) maximisant la variance des moyennes conditionnelles par colonnes (espèces) pour des relevés floro-faunistiques, peut être appliquée en hydrobiologie (Chessel *et al.* 1987). D'une part, elle permet, comme l'AFC, de visualiser les ressemblances soit entre les modalités-colonnes, soit entre les modalités-lignes, soit entre modalités-lignes et modalités-colonnes. D'autre part, elle permet, comme l'ACP, de mettre en évidence les corrélations entre variables et l'influence de ces variables sur la distribution des espèces. L'ACC est donc une analyse par gradient direct de l'influence de facteurs environnementaux sur la distribution d'espèces.

7.3. Résultats : répartitions des limicoles à marée basse

7.3.1. Cartographies des répartitions des limicoles à marée basse durant 3 hivers

Le **Bécasseau variable** est à la fois **l'espèce la plus abondante et la plus dispersée** sur l'anse de l'Aiguillon (Figure 7-2). Il forme tout de même des groupes resserrés montrant le caractère **grégaire** de l'espèce, mais il est difficile de déterminer leurs zones préférentielles de nourrissage.

La répartition spatiale du **Bécasseau maubèche** (Figure 7-3) est **extrêmement variable d'un hiver à l'autre**. En effet, durant l'hiver 2001-2002, les Bécasseaux maubèches formaient des groupes épars dans les secteurs du coup de vague (au sud de la pointe Saint-Clément) et de la pointe de l'Aiguillon et des groupes resserrés à l'ouest du canal du Curé. En revanche, durant l'hiver 2002-2003, les Bécasseaux maubèches se dispersaient le long du chenal de Marans, du canal du Curé et dans le bas du canal de Luçon. Enfin, durant l'hiver 2003-2004, ils formaient des groupes resserrés au nord-est du chenal de Marans. Cette espèce forme donc des groupes de taille différente et varie fortement sa répartition d'un hiver à l'autre. Ces variations inter-hivers dans la répartition de ces groupes peuvent soutenir l'hypothèse de changements de zones de nourrissage chaque hiver, afin de toujours avoir une ressource non-épuisée en proies.

La répartition spatiale des **Avocettes élégantes** (Figure 7-4) est toujours centrée **sur les bords du chenal de Marans**, cependant des différences inter-hivers apparaissent sur des zones secondaires d'occupation par l'avocette. Durant l'hiver 2001-2002, des groupes resserrés d'Avocettes ont été observés à l'ouest du chenal Vieux et du canal du Curé, et des groupes épars au sud du canal du Curé. Durant l'hiver 2002-2003, les groupes resserrés ont été observés le long du chenal Vieux et des falaises du coup de vague entre la pointe St Clément et le port de la Pelle, et les groupes épars à l'est du canal de Luçon et au nord de la pointe de l'Aiguillon. Enfin, durant l'hiver 2003-2004, les groupes resserrés ont été observés à proximité des anciens bouchots du coup de vague, et les groupes épars

dans une large zone haute autour du canal de Luçon.

La répartition spatiale des barges, incluant les **Barges rousses** et les **Barges à queue noire**, est également centrée sur les bords du **chenal de Marans, mais aussi sur le canal du Curé** (Figure 7-5). Les différences inter-hivers apparaissent dans l'occupation des zones secondaires du coup de vague (au sud de la pointe Saint-Clément), du nord Curé, du canal de Luçon et de la pointe de l'Aiguillon. La présence de nombreux groupes resserrés montre que les espèces de **barges sont plus grégaires que les Avocettes élégantes**, à marée basse.

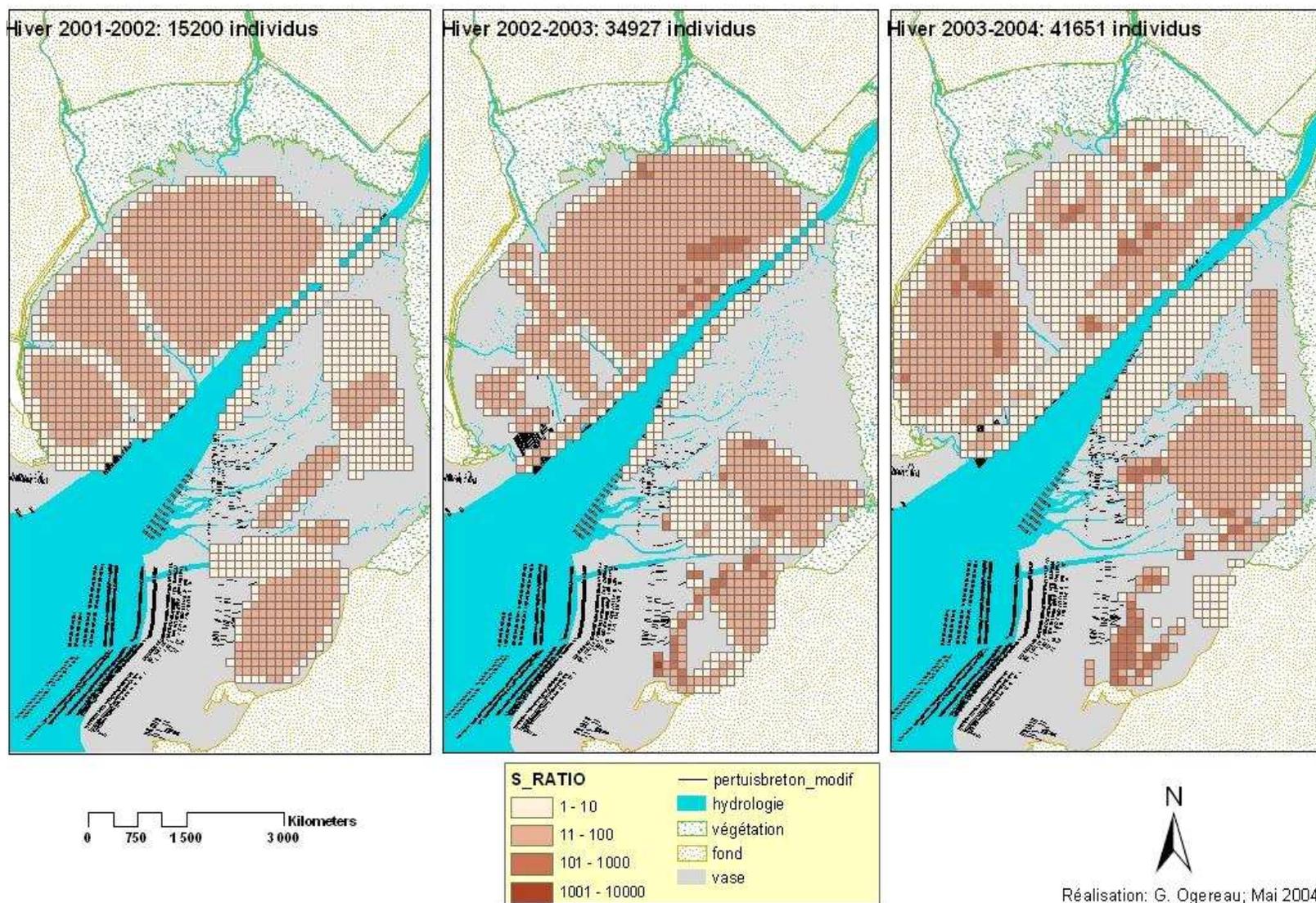
Distributions hivernales des Bécasseaux variables (*Calidris alpina*)

Figure 7-2 Comparaison inter-hivers des répartitions à marée basse des Bécasseaux variables sur l'anse de l'Aiguillon

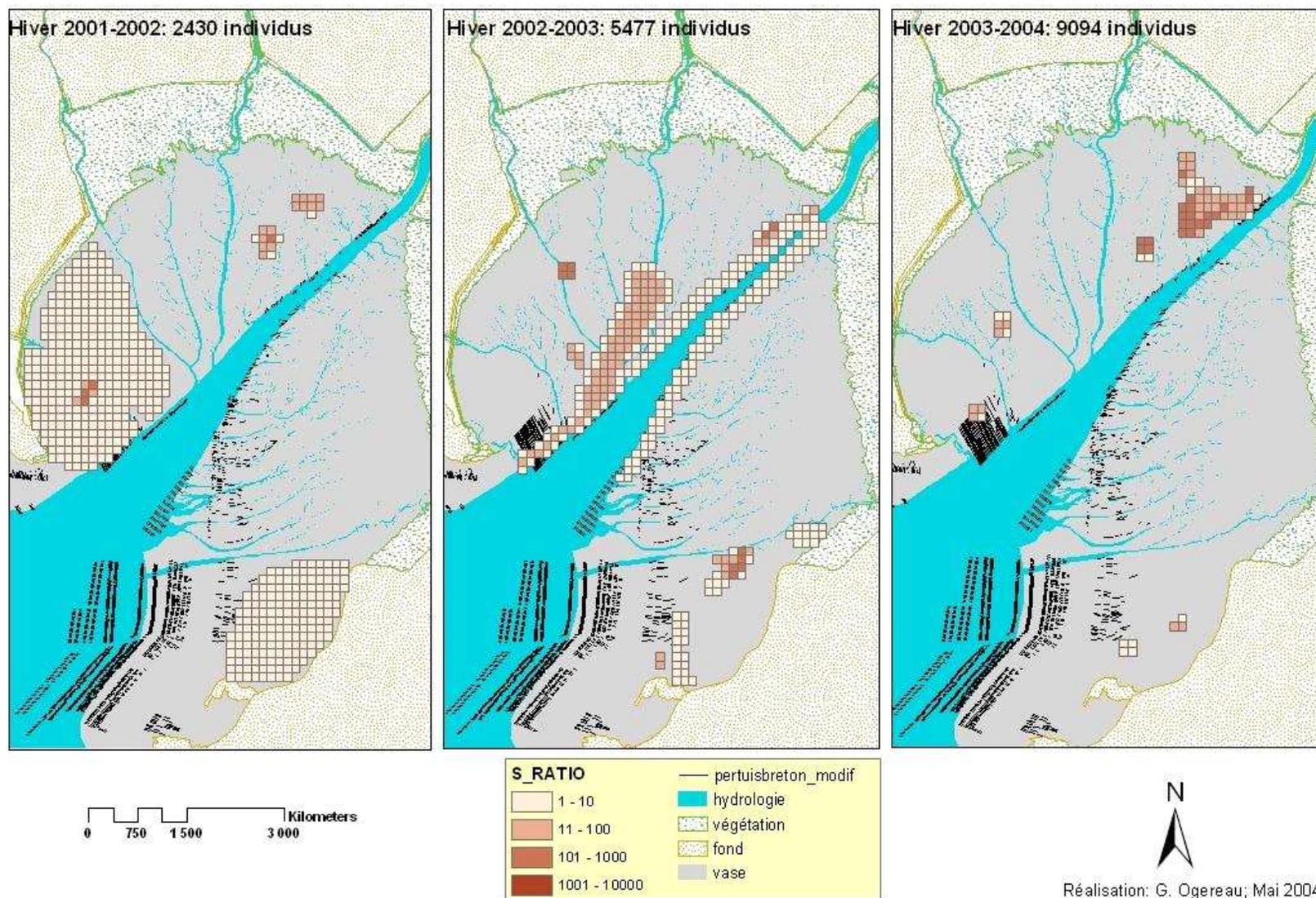
Distributions hivernales des Bécasseaux maubèches (*Calidris canutus*)

Figure 7-3 Comparaison inter-hivers des répartitions à marée basse des Bécasseaux maubèches sur l'anse de l'Aiguillon

Distributions hivernales des Avocettes élégantes (*Recurvirostra avosetta*)

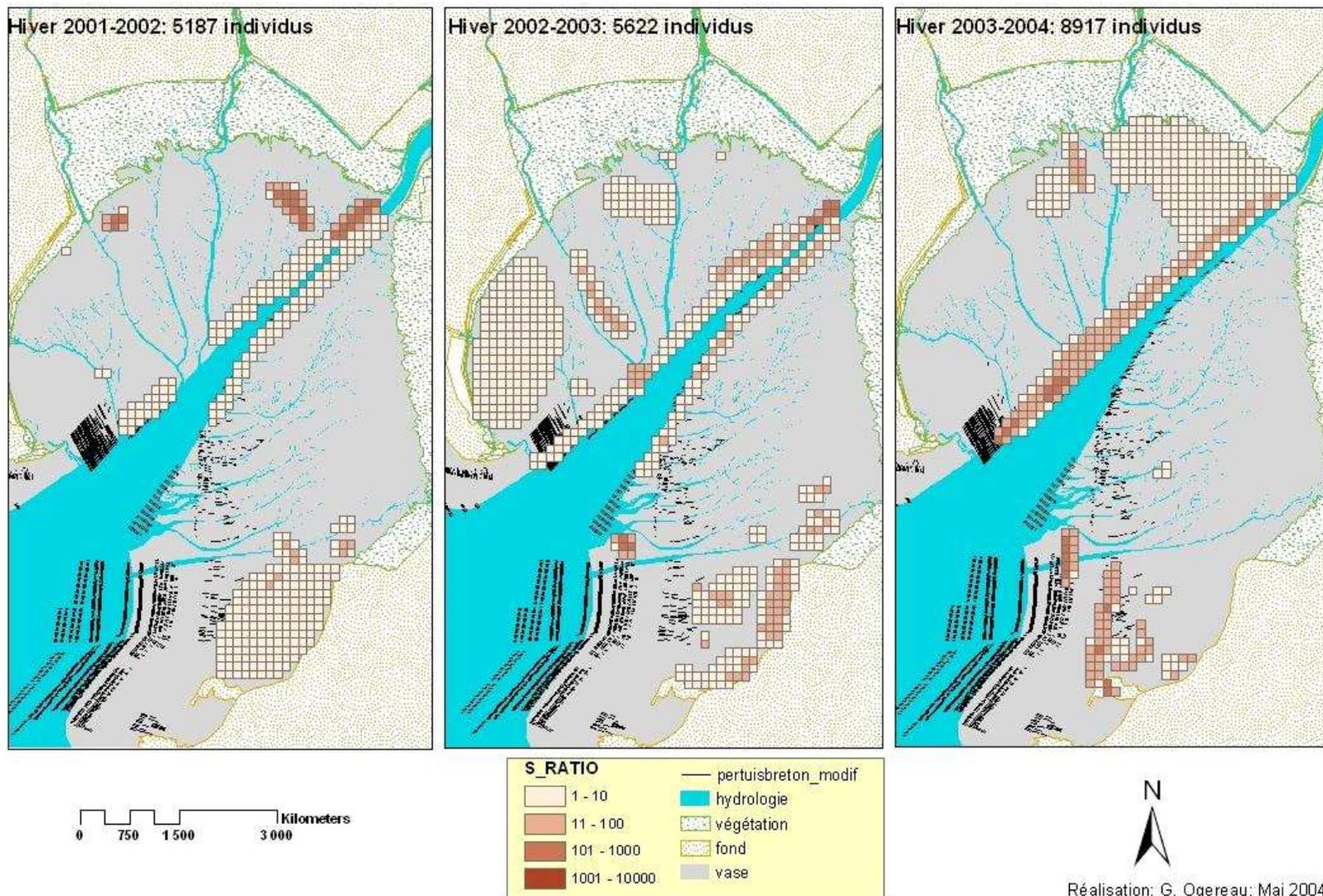


Figure 7-4 Comparaison inter-hivers des répartitions spatiales des Avocettes sur l'anse de l'Aiguillon à marée basse

Distributions hivernales des Barges (*Limosa spp.*)

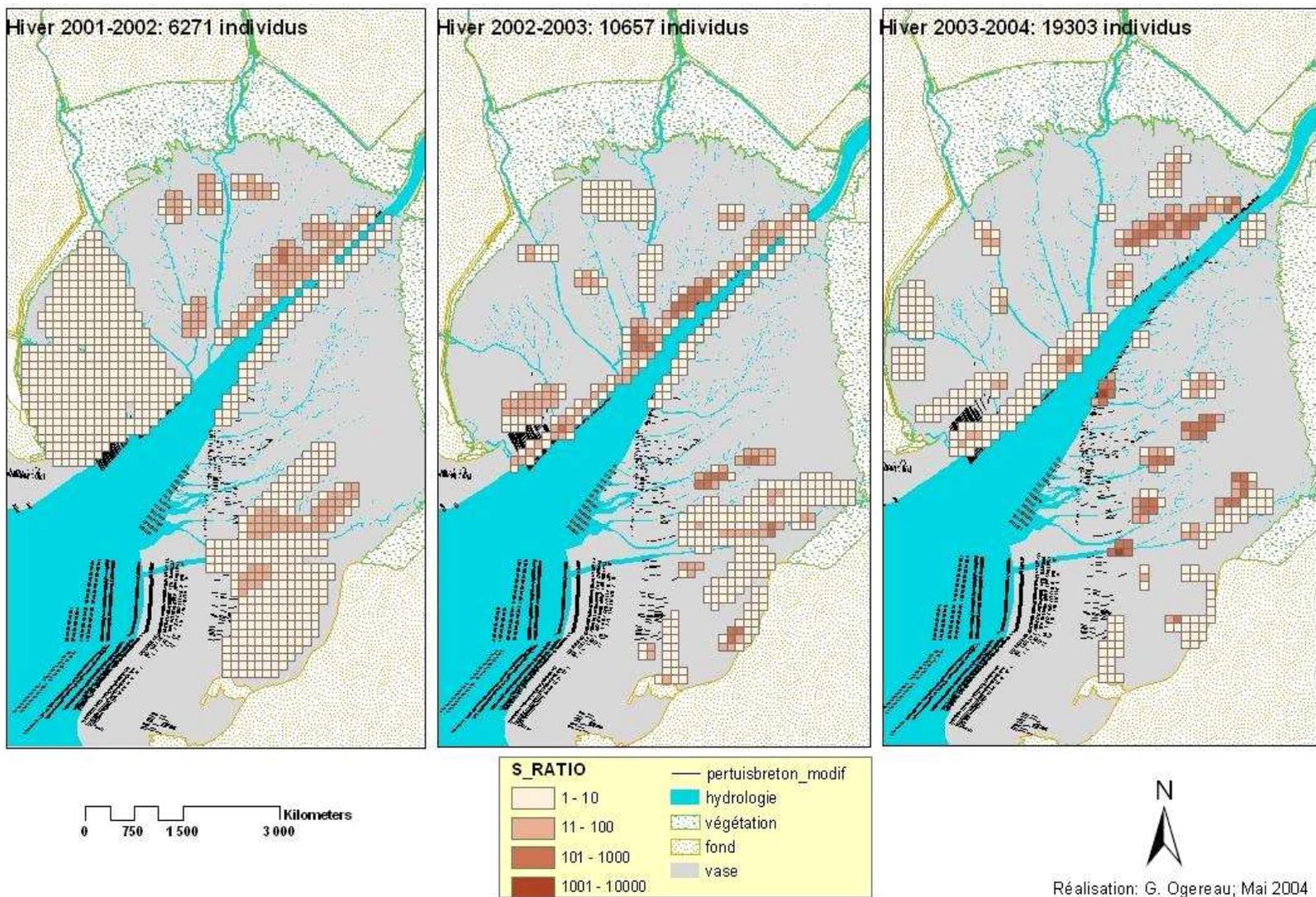


Figure 7-5 Comparaison inter-hivers des répartitions à marée basse des Barges rouges et à queue noire sur l'anse de l'Aiguillon

7.3.2. Comparaison inter-hivers des répartitions à marée basse

7.3.2.1. Test de Friedman et comparaisons multiples

Au seuil de signification $\alpha = 0,05$, l'**hypothèse nulle d'absence de différence entre les 12 répartitions hivernales est rejetée** avec une probabilité $p < 0,0001$, car $Q_{\text{obs}} = 7059,6$ est très supérieur à $Q_{\text{crit}} = 19,7$. Etant donné que la valeur critique pour la différence est de 830,5, la méthode de Bonferroni permet de classer les différentes répartitions hivernales (Tableau 7-3).

Tableau 7-3 Résultats du test de comparaisons multiples de Bonferroni (codes identitiques au Tableau 7-1)

	Somme des rangs	Groupes
BV3	10771,5	A
BV1	11177	A B
AV1	12353,5	C
BV2	13083	C D
BA3	13319	D E
AV3	13854,5	D E F
BA2	14188,5	F G
AV2	15445,5	H
BA1	16176	H I
BM1	19815	J
BM2	20463	J K
BM3	21795,5	L

Ainsi, l'analyse de la somme des rangs montre que la répartition des Bécasseaux variables diffère peu entre l'hiver 2001-2002 (BV1) et l'hiver 2003-2004 (BV3), mais est très différente de celle observée durant l'hiver 2002-2003 (BV2). De même, les répartitions spatiales des Bécasseaux maubèches sont significativement différentes entre les trois hivers, la situation de l'hiver 2002-2003 étant moyenne par rapport à celles des hivers 2001-2002 et 2003-2004. **Les bécasseaux ont donc des répartitions spatiales très différentes entre les deux espèces, et très variables entre les hivers. La répartition des Avocettes élégantes et celle des barges apparaissent significativement différentes entre les trois hivers.** Cependant, la répartition des Avocettes durant l'hiver 2003-2004 (AV3) est peu différente de celles des barges en hiver 2003-2004 (BA3) et en hiver 2002-2003 (BA2) ou de celle des Bécasseaux variables en hiver 2002-2003 (BV2).

7.3.2.2. Analyse factorielle des correspondances

L'AFC permet de visualiser quelle part des mailles de 1,56 ha est caractérisée par la présence des différentes espèces de limicoles et quelles sont les répartitions spatiales les plus ressemblantes entre limicoles ou entre hivers.

Les **valeurs propres sont peu différentes et peu élevées** (Tableau 7-4). En effet, elles varient entre 0,36 et 0,69 pour les huit premiers axes factoriels, ce qui permet de représenter près de 87 % de la variabilité du nuage de points. En outre, plus de 50 % de la variabilité du nuage de points est exprimée sur les quatre premiers axes.

Cependant, il n'est pas utile de représenter la distribution des données sur le second axe factoriel, qui n'apporte qu'une information redondante à l'axe F1 sur la répartition des Bécasseaux variables durant le premier hiver (BV1). En outre, la distribution des barges et des Bécasseaux variables durant l'hiver 2003-2004 est bien exprimée sur l'axe F1. Le troisième axe factoriel permet d'illustrer la répartition des Avocettes élégantes durant l'hiver 2003-2004 et des Bécasseaux variables durant l'hiver 2002-2003. L'axe F4 représente quant à lui la distribution des Avocettes élégantes durant les trois hivers successifs et celle des Bécasseaux maubèches durant l'hiver 2003-2004 (Tableau 7-4). Pour distinguer la distribution des barges et des Bécasseaux maubèches durant l'hiver 2002-2003, il faut observer le plan F7-F8, qui ne représente plus que 15,5 % de la variabilité du nuage de points. Enfin, la distribution des barges et des Bécasseaux maubèches durant l'hiver 2001-2002 influe peu sur la variance de la distribution totale des limicoles (seulement 4,5 % sur l'axe F10).

Tableau 7-4 Valeurs propres et pourcentage de variance portée par chacun des axes factoriels (en haut) et contribution des répartitions hivernales des quatre espèces à la formation de ces axes (en bas) (en gras : les pourcentages > 100/12) (codes identitiques au Tableau 7-1)

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11
VP	0,69	0,67	0,62	0,59	0,58	0,47	0,42	0,36	0,28	0,23	0,16
%var	13,66	13,23	12,19	11,66	11,33	9,25	8,35	7,14	5,51	4,52	3,16
AV1	0,20	0,15	0,18	11,87	8,59	30,48	0,04	4,22	40,60	0,48	0,02
AV2	0,83	0,68	0,92	13,66	0,12	29,04	0,08	1,42	47,58	1,64	0,01
AV3	8,15	2,70	11,25	34,71	14,82	18,21	1,91	0,15	1,87	0,01	0,03
BA1	0,18	0,06	0,02	0,45	0,00	0,02	0,02	0,69	0,50	53,89	40,69
BA2	2,07	0,58	1,49	1,53	0,43	0,09	83,16	3,13	0,06	0,92	0,01
BA3	52,18	7,87	0,32	0,05	24,82	0,49	0,00	0,17	0,01	0,06	0,02
BV1	15,80	79,42	2,26	1,09	0,09	0,03	0,02	0,00	0,00	0,01	0,00
BV2	2,89	7,16	80,66	1,79	1,65	0,30	0,00	0,88	0,00	0,14	0,01
BV3	12,05	0,24	0,20	6,55	48,52	21,13	0,20	0,06	2,80	0,01	0,09
BM1	1,20	0,19	0,13	3,75	0,00	0,16	0,41	0,01	0,70	30,12	55,98
BM2	1,29	0,54	0,11	5,45	0,44	0,05	0,22	60,83	5,49	5,74	0,12
BM3	3,15	0,41	2,45	19,12	0,51	0,00	13,94	28,42	0,39	6,97	3,02

Ainsi, nous avons donc choisi de représenter les nuages de points dans les plans factoriels F1-F3 (Figure 7-6) et F4-F7 (Figure 7-7).

Tout d'abord, les différentes mailles de 125 m de côté accueillant des limicoles apparaissent relativement centrées sur l'origine du premier plan factoriel (F1-F3), illustrant une **forte similitude de densité de limicoles sur la majorité des mailles**, notamment pour les Bécasseaux maubèches (Figure 7-6). Les Avocettes élégantes et les Barges apparaissent également centrées sur l'origine du plan factoriel F1-F3, excepté durant l'hiver 2003-2004, pendant lequel elles se concentrent dans des zones particulières dépourvues des autres espèces de limicoles.

Ensuite, la répartition à marée basse des **Bécasseaux variables** influe beaucoup sur la distribution du nuage de points. En effet, sur l'axe F1, la répartition des Bécasseaux variables apparaît très différente entre les trois hivers. Ainsi, BV1 tire le nuage de points sur la gauche du graphique, montrant une dispersion de l'espèce dans des zones non utilisées par les autres limicoles. De même, BV3 tire le nuage de points sur la droite du graphique, dans des zones uniquement utilisées par l'Avocette durant l'hiver 2003-2004. Enfin, BV2 tire le nuage de points vers le haut du graphique, avec des zones uniquement utilisées par les Bécasseaux variables durant l'hiver 2002-2003 (Figure 7-6).

Le plan F1-F3 permet donc de **distinguer les espèces concentrées dans des zones préférentielles** (AV, BM, BA), **des espèces dispersées** (BV).

Sur le plan factoriel F4-F7, l'axe F4 permet de distinguer 4 types de répartitions spatiales des limicoles en fonction de leur proximité par rapport au chenal de Marans.

- 1- Ainsi, à droite de l'axe F4, la répartition spatiale des Avocettes élégantes apparaît différente de celles des autres espèces durant les trois hivers successifs, de par sa localisation en groupes denses sur les bords du chenal de Marans.
- 2- Les Bécasseaux variables se distinguent avec leur répartition dense sur l'ensemble de la baie, mais avec toujours des individus localisés le long du chenal.
- 3- Les barges ont une position centrale sur l'axe F4 pendant les trois hivers, avec quelques groupes d'individus bordant le chenal de Marans, et durant l'hiver 2002-2003, quelques groupes denses au niveau de la pointe de l'Aiguillon.
- 4- Enfin les Bécasseaux maubèches montrent les abondances les plus faibles. Ils sont situés sur **le nuage de points le plus dense** : celui des **zones de l'estran les moins utilisées par les limicoles**. Au cours de l'hiver 2002-2003, quelques individus bordent le chenal de Marans, tandis que durant les hivers 2001-2002 et 2003-2004, ils en sont éloignés.

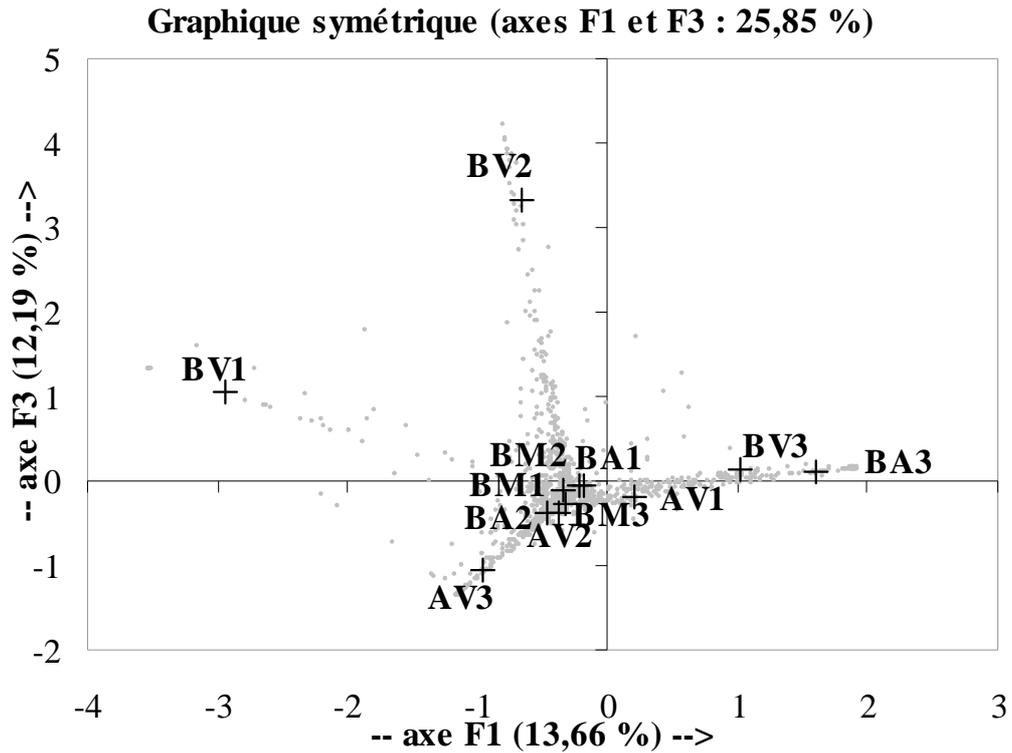


Figure 7-6 Représentation des répartitions hivernales des différentes espèces de limicoles (croix noires, codes identitiques au Tableau 7-1) sur les mailles 125 m de vasières (points gris), sur le plan factoriel F1-F3

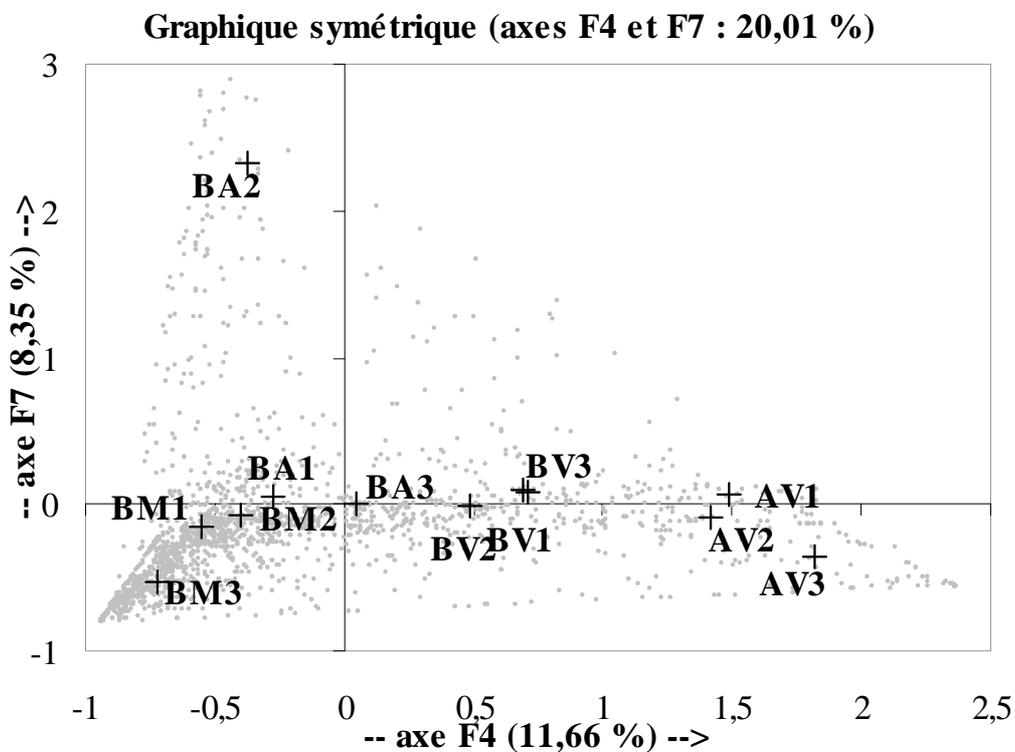


Figure 7-7 Représentation de la répartition des différentes espèces de limicoles (croix noires, codes identitiques au Tableau 7-1) sur les mailles 125 m de vasières (points gris), sur le plan factoriel F4-F7

7.3.3. Influence des facteurs trophiques et environnementaux sur les répartitions à marée basse des limicoles à leur arrivée sur l'aire d'hivernage

7.3.3.1. Cartographie des abondances en limicoles et en mollusques en automne 2002

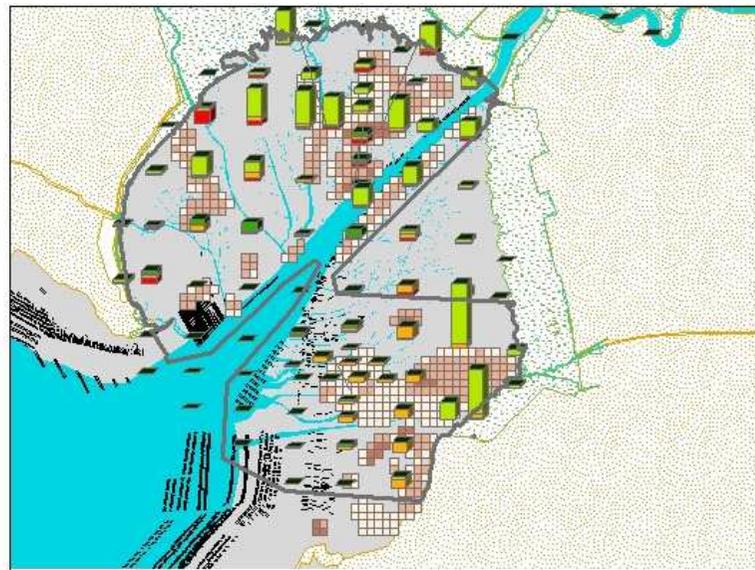
Sur les quatre cartes suivantes, les répartitions des abondances des quatre principaux bivalves (*Cerastoderma edule*, *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis*) et de la principale espèce de gastéropodes (*Hydrobia ulvae*) sont superposées aux répartitions spatiales des limicoles durant l'automne 2002.

Visuellement, la **répartition spatiale des limicoles ne semble pas liée à l'abondance de ces proies**. En effet, certains groupes de limicoles sont localisés à marée basse dans des zones pauvres en mollusques (par exemple la basse slikke de la pointe de l'Aiguillon pour les Bécasseaux variables et les barges ; Figure 7-8 et Figure 7-11). En outre, certaines zones riches en mollusques ne sont pas utilisées à marée basse par les limicoles (par exemple la haute slikke Est du canal de Luçon pour les deux espèces de bécasseaux ; Figure 7-8 et Figure 7-9).

7.3.3.2. Analyse canonique des correspondances entre les limicoles et leur environnement

Afin de voir l'influence de la **biomasse ingestible et profitable en mollusques** et de la **nature de la vasière** (temps d'émersion, salinité, diamètre moyen des sédiments, teneur en eau et en matière organique à la surface des sédiments) sur la répartition des limicoles, une analyse canonique des correspondances a été menée sur les données de comptage marée basse d'automne 2002 et de campagne de prélèvement d'octobre 2002 (soit 67 stations). Les codes utilisés dans la présentation des résultats sont présentés dans le Tableau 7-2.

Du fait de l'utilisation d'une analyse de gradient direct, il peut exister une **corrélation entre les axes définis par la distribution des limicoles** (notamment entre SP F3 et SP F4) (A Tableau 7-5). Il existe également une corrélation décroissante entre les axes définis par la distribution des limicoles (SP F1, SP F2 et SP F3) et ceux définis par les variables environnementales (ENV F1, ENV F2 et ENV F3). En revanche, l'axe ENV F4 n'apparaît pas corrélé à l'axe SP F4 (C Tableau 7-5). En outre, **les axes définis par les variables environnementales sont toujours indépendants** (D Tableau 7-5).



Distribution de la malacofaune et du Bécasseau variable en baie de l'Aiguillon (Automne 2002)



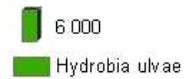
0 1 520 3 040 Meters

Réalisation: G. Ogereau;
Mai 2004

Abondances Bivalves



Abondances Gastéropodes



Densité Oiseaux

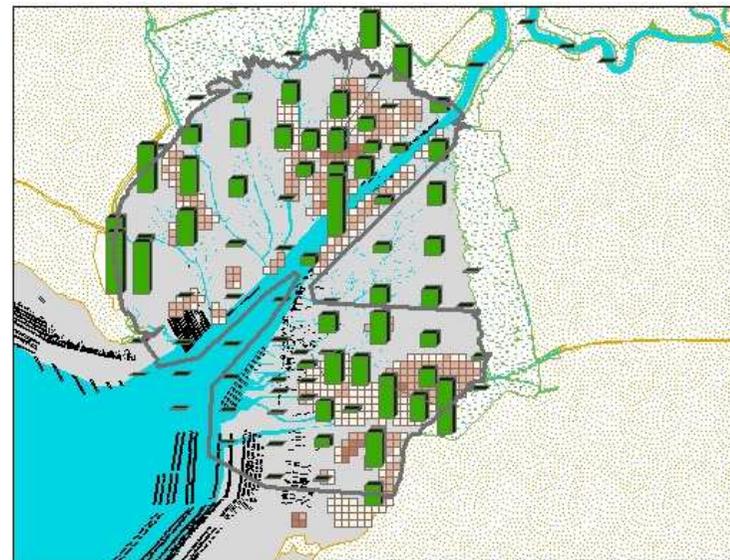
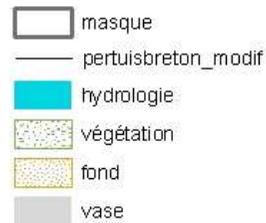
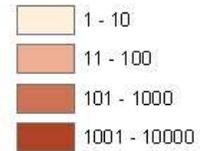
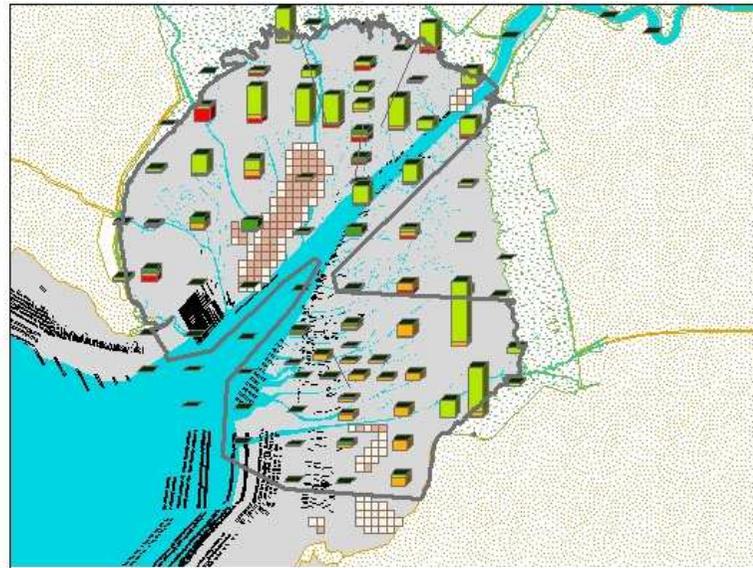


Figure 7-8 Répartition des bécasseaux variables en automne par rapport à la répartition des bivalves (en haut) et des hydrobies (en bas) en octobre 2002



Distribution de la malacofaune et du Bécasseau maubèche en baie de l'Aiguillon (Automne 2002)



0 1 520 3 040 Meters

Réalisation: G. Ogereau;
Mai 2004

Abondances Bivalves

- 1 200
- Cerastoderma edule
- Scrobicularia plana
- Macoma balthica
- Abra tenuis

Abondances Gastéropodes

- 6 000
- Hydrobia ulvae

Densité Oiseaux

- 1 - 10
- 11 - 100
- 101 - 1000
- 1001 - 10000

- masque
- pertuisbreton_modif
- hydrologie
- végétation
- fond
- vase

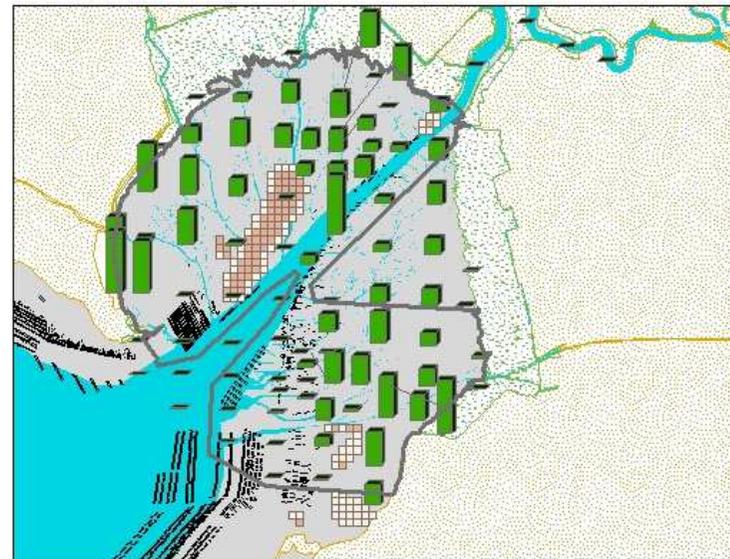
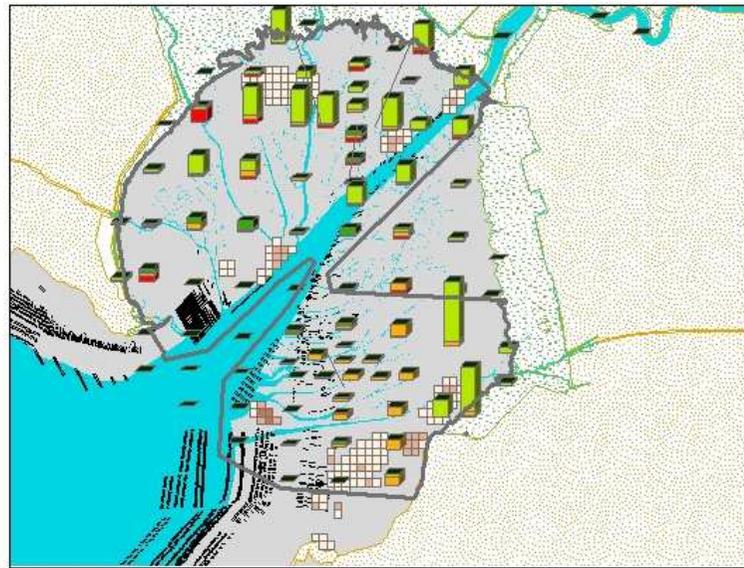


Figure 7-9 Répartition des bécasseaux maubèches en automne par rapport à la répartition des bivalves (en haut) et des hydrobies (en bas) en octobre 2002



Distribution de la malacofaune et de l'Avocette élégante en baie de l'Aiguillon (Automne 2002)



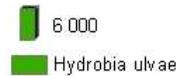
0 1 520 3 040 Meters

Réalisation: G. Ogereau;
Mai 2004

Abondances Bivalves



Abondances Gastéropodes



Densité Oiseaux

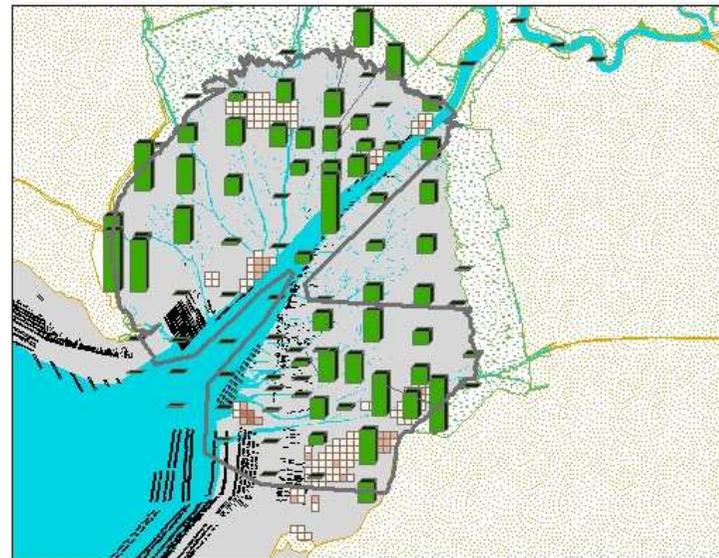
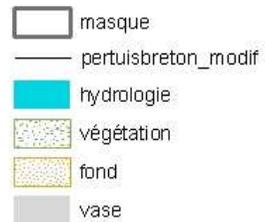
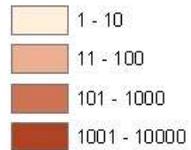
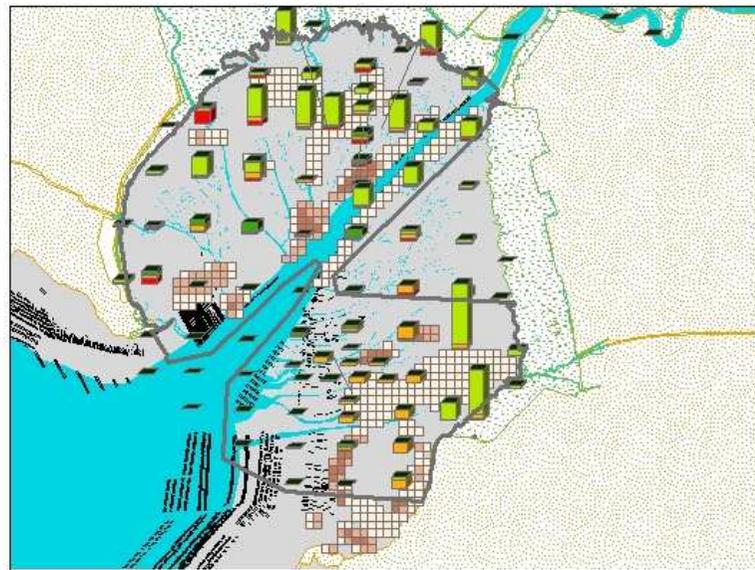
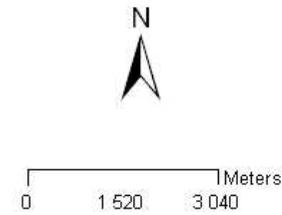


Figure 7-10 Répartition des avocettes en automne par rapport à la répartition des bivalves (en haut) et des hydrobies (en bas) en octobre 2002



Distribution de la malacofaune et des deux espèces de Barges en baie de l'Aiguillon (Automne 2002)

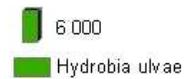


Réalisation: G. Ogereau;
Mai 2004

Abondances Bivalves



Abondances Gastéropodes



Densité Oiseaux

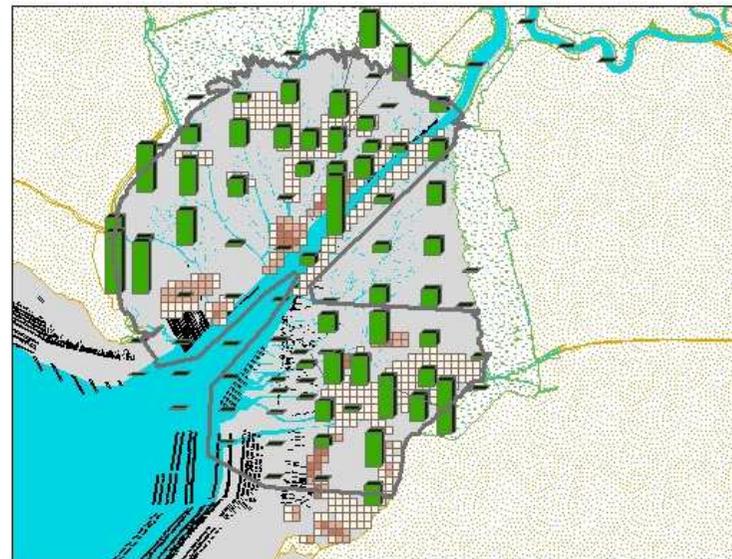
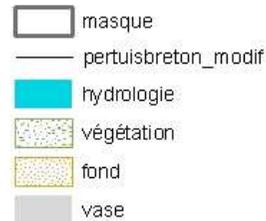
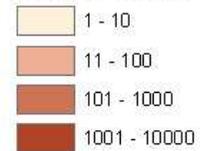


Figure 7-11 Répartition des barges en automne par rapport à la répartition des bivalves (en haut) et des hydrobies (en bas) en octobre 2002

La variabilité de la répartition spatiale des limicoles exprimée sur l'axe SP F1 est corrélée positivement à la salinité de l'eau interstitielle ainsi qu'aux biomasses en *Abra tenuis* et *Hydrobia ulvae* et négativement aux biomasses en *Cerastoderma edule* (E Tableau 7-5). La variabilité de la répartition spatiale des limicoles exprimée sur l'axe SP F2 est corrélée négativement à la salinité de l'eau interstitielle (G Tableau 7-5). En revanche, la variabilité de la répartition spatiale des limicoles exprimée sur les axes SP F3 et SP F4 n'est corrélée à aucune des variables environnementales étudiées (E et G Tableau 7-5).

Les axes définis par les variables environnementales expriment significativement la variabilité spatiale de certains facteurs. Ainsi, l'axe ENV F1 exprime négativement la biomasse en *Cerastoderma edule* et positivement la biomasse en *Abra tenuis* et *Hydrobia ulvae* (F Tableau 7-5) ainsi que la salinité de l'eau interstitielle et le temps d'émersion (H Tableau 7-5). L'axe ENV F2 exprime négativement la biomasse en *Cerastoderma edule* et *Hydrobia ulvae* et positivement la biomasse en *Scrobicularia plana* ainsi que négativement la salinité de l'eau interstitielle et positivement la teneur en matière organique des sédiments (H Tableau 7-5). L'axe ENV F3 exprime négativement les biomasses en *Macoma balthica*, *Abra nitida* et *Hydrobia ulvae* (F Tableau 7-5) ainsi que le temps d'émersion. L'axe ENV F4 ne représente pas significativement la variabilité des variables.

Tableau 7-5 Matrice des corrélations pondérées par le nombre total d'échantillons entre les différents axes canoniques des espèces de limicoles et des variables environnementales (codes identiques au Tableau 7-2)

	SP F1	SP F2	SP F3	SP F4	ENV F1	ENV F2	ENV F3	ENV F4	
SP F1	1			A				B	
SP F2	0,053	1							
SP F3	0,030	0,044	1						
SP F4	0,109	0,192	0,906	1					
ENV F1	0,723	0	0	0	C	1		D	
ENV F2	0	0,582	0	0		0	1		
ENV F3	0	0	0,379	0		0	0	1	
ENV F4	0	0	0	0		0	0	0	
Spla	0,170	0,193	-0,086	0	E	0,235	0,331	-0,226	0
Mbal	-0,147	-0,007	-0,173	0		-0,203	-0,011	-0,457	0
Cedu	-0,414	-0,178	0,066	0		-0,573	-0,305	0,175	0
Aten	0,287	-0,101	-0,051	0		0,397	-0,174	-0,134	0
Anit	-0,164	-0,033	-0,129	0		-0,227	-0,057	-0,340	0
Hulv	0,356	-0,164	-0,179	0		0,492	-0,282	-0,473	0
tem	0,229	-0,007	-0,100	0	G	0,317	-0,011	-0,264	0
Sal-o	0,393	-0,278	0,039	0		0,544	-0,478	0,102	0
D-o	-0,077	-0,026	0,057	0		-0,107	-0,044	0,151	0
W-o	-0,064	-0,002	-0,037	0		-0,089	-0,004	-0,097	0
MO-o	0,026	0,174	-0,011	0		0,036	0,299	-0,030	0

En outre, l'analyse canonique permet, comme une ACP, de déterminer quelles variables environnementales sont corrélées entre elles (Tableau 7-6). Ainsi, les biomasses ingestibles et profitables en *Macoma balthica* sont **corrélées positivement** aux biomasses en *Scrobicularia plana* et **négativement** aux biomasses en *Abra tenuis*. Les biomasses en *Scrobicularia plana*, *Abra tenuis* et *Hydrobia ulvae* sont **corrélées positivement au temps d'émergence et à la salinité** (tem et Sal étant positivement corrélés entre eux). Les biomasses en *Abra nitida* et *Hydrobia ulvae* sont **corrélées positivement au diamètre des sédiments et négativement à leur teneur en eau** (D-o et W-o étant négativement corrélés entre eux). Le diamètre des sédiments est également corrélé négativement à leur teneur en matière organique et positivement à la salinité. Les teneurs en matière organique et en eau sont positivement corrélées entre elles.

Tableau 7-6 Matrice des corrélations entre les différentes variables trophiques et environnementales (codes identiques au Tableau 7-2)

	Spla	Mbal	Cedu	Aten	Anit	Hulv	tem	Sal-o	D-o	W-o	MO-o
Spla	1										
Mbal	0,453	1									
Cedu	-0,127	0,106	1								
Aten	-0,061	-0,272	-0,103	1							
Anit	-0,198	-0,060	-0,157	-0,180	1						
Hulv	0,021	0,415	-0,094	0,102	0,144	1					
tem	0,377	0,113	-0,013	0,579	-0,187	0,291	1				
Sal-o	0,243	0,042	-0,204	0,276	0,163	0,438	0,374	1			
D-o	-0,164	0,175	0,232	-0,181	0,530	0,361	-0,225	0,318	1		
W-o	-0,086	-0,130	0,003	0,032	-0,440	-0,256	-0,127	-0,308	-0,581	1	
MO-o	-0,031	-0,020	-0,113	0,013	-0,204	-0,094	-0,060	-0,209	-0,253	0,260	1

L'ACC permet également d'estimer le poids de chacune des variables dans l'analyse. Ainsi, les variables ayant le poids le plus élevé sont la teneur en eau et la salinité des sédiments (Tableau 7-7). Comme les facteurs d'inflation sont supérieurs à 1 et inférieurs à 20, les **variables ne sont pas ni complètement colinéaires ni mutuellement non-corrélées**, ce qui autorise l'analyse. L'option choisie pour présenter les données par la méthode de gradient direct étant focalisée sur les distances inter-stations, les écarts-types du poids des axes environnementaux ne sont pas pondérés à 1.

L'ACC permet de représenter **l'inertie d'un nuage de points** (Valeur propre totale de 2,06), dans un espace réduit, défini par des axes canoniques (Valeur propre de 0,704). Ainsi, **34,2 % de la variabilité spatiale des densités de limicoles en octobre 2002 sont expliqués par les variables environnementales exprimées sur les trois premiers axes canoniques** (Tableau 7-8).

Tableau 7-7 Matrice des poids moyens et écarts-types des différents axes et des différentes variables trophiques et environnementales et leur facteur d'inflation (codes identiques au Tableau 7-2)

N	nom	poids		facteur d'inflation
		moyen	ET	
1	SP F1	0	0,865	
2	SP F2	0	0,799	
3	SP F3	0	0,820	
4	SP F4	0	0,765	
5	ENV F1	0	0,625	
6	ENV F2	0	0,465	
7	ENV F3	0	0,311	
8	ENV F4	0	0	
4	Spla	0,471	1,269	2,179
5	Mbal	0,462	0,392	2,124
6	Cedu	0,016	0,034	1,623
7	Aten	0,036	0,081	2,104
8	Anit	0,006	0,011	1,814
9	Hulv	2,154	2,262	2,159
11	tem	9,307	4,610	2,985
12	Sal-o	38,873	1,421	2,001
13	D-o	17,044	4,446	3,454
14	W-o	190,91	43,876	1,913
15	MO-o	10,212	4,270	1,143

Tableau 7-8 Valeurs propres portées sur chaque axe canonique, inertie totale des axes canoniques et inertie totale du nuage de points (premières lignes) et pourcentage de variance cumulée sur chaque axe canonique pour les espèces ou les variables (dernières lignes)

Axes	1	2	3	4	Inertie ACC	Inertie totale
Valeurs propres	0,391	0,216	0,096	0,585	0,704	2,06
Pourcentage de variance cumulé					34,2	100
pour les espèces	19	29,5	34,2	62,6		
pour les variables	55,5	86,3	100	0		

Le premier axe canonique permet d'expliquer 19 % de la variabilité spatiale des densités de limicoles et 55,5 % de celle des variables environnementales. Si le deuxième axe est ajouté, 29,5 % de la variabilité spatiale des densités de limicoles et 86,3 % de celle des variables environnementales sont exprimés dans le plan F1-F2 (Tableau 7-8 et Figure 7-12).

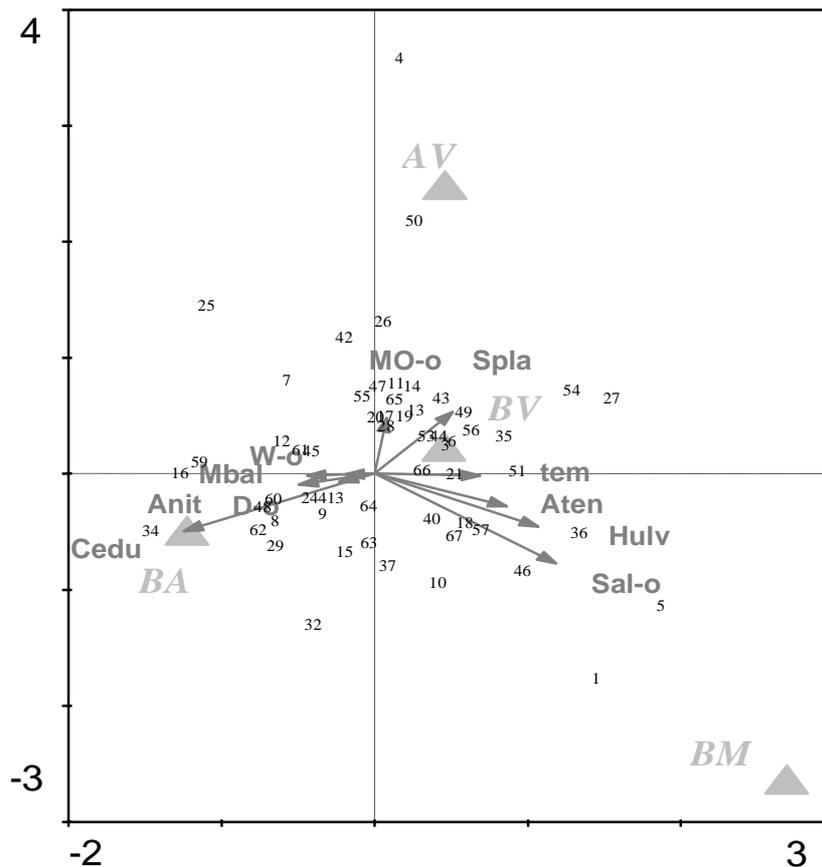


Figure 7-12 Représentation tri-plot des données de répartition spatiales des limicoles et des variables trophiques et environnementales au sein des stations de prélèvement en octobre 2002 sur le plan canonique F1-F2 (codes identiques au Tableau 7-2)

La superposition des trois types de données sur le plan canonique F1-F2 permet de localiser les **Barges dans des stations riches en *Cerastoderma edule* et *Abra nitida***, c'est-à-dire des stations de basse slikke essentiellement vendéenne (ainsi, les échantillons 16, 34 et 59 correspondent aux stations 24, 45 et 79 localisée sur la basse slikke vendéenne) (Figure 7-12). Les Avocettes sont fortement influencées par l'axe F2 de dessalure. En effet, la majorité des **Avocettes** sont localisées dans l'échantillon 50, correspondant à la station 67 **en sortie de la Sèvre Niortaise**. Les **Bécasseaux variables** sont localisés en position centrale sur le graphique, et correspondent à la **majorité des échantillons**, dont les valeurs des données environnementales sont moyennes. Les Bécasseaux variables sont notamment présents dans les échantillons 3 et 6, correspondant aux stations 6 et 12, localisées au niveau des parcs ostréicoles de la pointe de l'Aiguillon (Figure 7-12). D'autres sont situés dans les échantillons 35, 43, 44, 49, 53 et 56, correspondant aux stations 46, 57, 58, 66, 72 et 76, localisées sur la moyenne slikke à proximité du canal de Luçon. Enfin, les **Bécasseaux maubèches** sont présents à proximité du schorre où les sédiments contiennent une eau interstitielle très salée en octobre 2002 (échantillons 1, 5 et 46, correspondant aux stations 2, 8 et 60 au Nord des pointes de l'Aiguillon et Saint-Clément) dans des zones où les autres limicoles sont peu concentrés (Figure 7-12).

Il est également possible de visualiser les coordonnées canoniques de chaque échantillon dans un diagramme XYZ où X est la longitude, Y la latitude et Z, représenté par des ronds plus ou moins gros, la coordonnée de l'échantillon sur l'axe F1 (Figure 7-13). En effet, un test de Monte-Carlo a montré la significativité du 1^{er} axe canonique ($F = 10,771$ et $p = 0,036$). Les valeurs négatives représentent l'emplacement préférentiel des barges, les valeurs moyennes l'emplacement des Bécasseaux variables ou des Avocettes. Enfin, les deux points les plus gros représentent des stations non fréquentées par les limicoles.

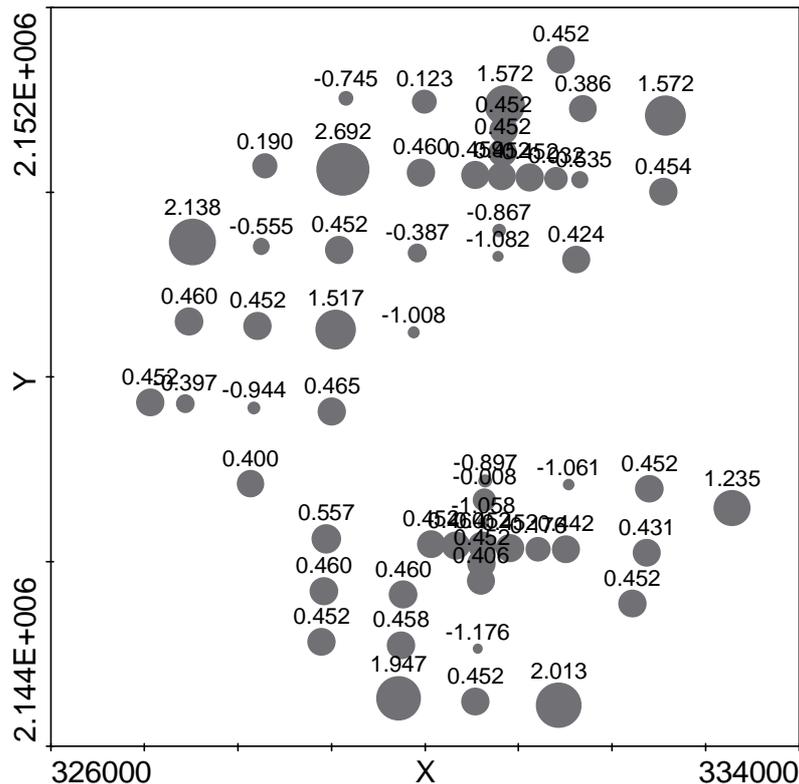


Figure 7-13 Cartographie des coordonnées des échantillons sur l'axe F1 (ronds) selon la latitude X et la longitude Y

Afin de tester la significativité de l'influence des variables environnementales sur la répartition des limicoles, 499 permutations non restreintes, sous modèle réduit, ont été réalisées (Tableau 7-9). La variance expliquée par toutes les variables atteint une valeur propre λ de 0,7 correspondant à 34 % de la variance totale, mais seuls **la salinité, le diamètre moyen des sédiments et la biomasse en coques ont une influence significative**. En effet, la salinité de l'eau interstitielle explique hautement significativement ($p < 0,005$) 8,3 % de la variabilité des densités de limicoles ($\lambda = 0,17$). De même, le diamètre des sédiments et la biomasse en coques expliquent significativement ($p < 0,05$) respectivement 3,9 et 5,9 % de la variabilité des densités de limicoles ($\lambda = 0,08$ et $0,12$) (Tableau 7-9).

Tableau 7-9 Résultats des tests de permutation (effet significatif de la variable testée si $p < 0,05$) et part de la variance des données limicoles expliquées par les différentes variables trophiques et environnementales (Lambda)

N°	Variable	Effet										
		marginal		Effet conditionné par la sélection des variables								
4	Spla	0,05	0,06	0,05	0,05	0,05	0,08					
5	Mbal	0,04	0,04	0,04	0,04	0,07						
6	Cedu	0,15	0,13									
7	Aten	0,07	0,03	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02		
8	Anit	0,03	0,05	0,07								
9	Hulv	0,13	0,06	0,06	0,07							
11	tem	0,05	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,01	0,02			
12	Sal-o	0,17										
13	D-o	0,01	0,04	0,02	0,04	0,06	0,06	0,08				
14	W-o	0	0,01	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0	0,01	0,01	
15	MO-o	0,02	0,02	0,01	0	0	0	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Variable testée		Sal-o	Cedu	Anit	Hulv	Mbal	Spla	D-o	tem	Aten	W-o	MO-o
p		0,004	0,034	0,076	0,106	0,102	0,070	0,040	0,542	0,602	0,762	0,670
F		4,92	3,97	2,19	2,23	2,17	2,63	2,67	0,69	0,58	0,38	0,29
Ajout au modèle	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui
Lambda absolu		0,17	0,12	0,07	0,07	0,07	0,07	0,08	0,02	0,01	0,02	0
Lambda cumulé		0,17	0,29	0,36	0,43	0,50	0,57	0,65	0,67	0,68	0,70	0,70

7.4. Discussion : facteurs influençant la répartition des limicoles

7.4.1. Choix d'un site d'accueil

Le choix des limicoles pour un site d'accueil (en migration ou en hivernage) par rapport aux autres sites potentiels dépend de sa capacité d'accueil (Goss-Custard *et al.* 2002), liée d'une part à la disponibilité des proies, la sûreté des repositoires et au faible dérangement du site (Myers *et al.* 1980, Ens *et al.* 1990, 1994) et d'autre part à la compétition inter- ou intra-spécifique (Goss-Custard *et al.* 2002). Une fois le site d'accueil sélectionné, les limicoles se répartissent sur les différentes zones du site selon différents facteurs jouant à la fois sur la **structure spatiale** de la répartition et sur sa **dynamique** à différentes échelles de temps. En effet, chez les limicoles les modèles de nourrissage dépendent non seulement de la densité et de la sélectivité des proies, mais aussi de la période de nourrissage selon l'âge, du degré d'émergence et du moment du cycle d'hivernage (O'Connor 1981).

7.4.2. Précautions pour l'interprétation des données

Les cartographies des répartitions des limicoles à marée basse nous permettent d'aborder quelques facteurs influençant la répartition des limicoles sur l'anse de l'Aiguillon. Cependant il est

nécessaire de prendre en compte les différents types de **biais** liés à la méthode.

En effet, les comptages à marée basse initiés au tout début de l'étude sont de **moindre qualité durant la première année** (moins de comptages par mois et manque d'expérience des compteurs), par rapport aux années suivantes (meilleure précision dans la localisation).

En outre, les observateurs peuvent exercer malgré eux un **dérangement** des limicoles et ainsi modifier leur répartition à marée basse.

De plus, il s'agit d'une **photographie quasi-instantanée** de la répartition des limicoles alors que les vasières sont totalement découvertes. Elle ne tient pas compte du cycle tidal : c'est-à-dire ni de la **durée d'émergence** des différentes zones, ni de **l'accessibilité des proies** le long de la ligne de marée. Elle ne peut être utilisée pour extrapoler les données ni aux différentes heures de la marée, ni à la marée basse de nuit.

Enfin, elle n'apporte pas d'information quant au **comportement** des limicoles. Les observations du personnel de la réserve naturelle semblent confirmer que les limicoles sont bien en alimentation au cours de la marée basse. Toutefois, la configuration spatiale de l'anse et le manque de personnel observateur ne permet pas de réaliser des focales sur quelques individus pour estimer leur temps passé en nourrissage, ou mieux leur temps de recherche alimentaire, leur taux de réussite de prise des proies et leur type de proies préférentielles.

7.4.3. Rythme d'activité

Sur l'anse de l'Aiguillon, la seule étude sur l'activité alimentaire des limicoles a été réalisée par Ogereau (2003). Il a étudié le comportement des principales espèces en fonction du niveau de marée dans trois zones centrées sur les trois stations de suivi des peuplements de bivalves (Esnandes, Luçon et l'Aiguillon) et représentant $\frac{1}{4}$ de la surface totale des slikkes. Il a observé une **activité alimentaire élevée quelque soit le niveau de marée** (Ogereau 2003), telle que **72 à 100 % des limicoles observés se nourrissent**.

De manière générale, le rythme d'activité de nourrissage chez les limicoles dépend du temps passé aux autres activités de repos ou de confort (bain, lissage des plumes ou étirement). Il varie selon le cycle de marée, les contraintes météorologiques et le risque de prédation (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1994). Selon Ntiamoa-Baidu *et al.* (1998), le rythme et le **pourcentage d'activité** des limicoles ne semblent pas dépendants de la guildes auxquels ils appartiennent (chasseurs tactiles, chasseurs à vue ou chasseurs dans l'eau). Le pourcentage d'activité varie entre **20 et 74 % de nourrissage**, pour 37 à 70 % de repos et seulement 5 à 31 % d'activité de confort (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). Les limicoles qui passent le moins de temps en activité de confort sont les barges. Les Barges rousses sont celles qui passent le plus de temps en nourrissage, tandis que les Barges à queue noire sont celles qui se reposent le plus, tout comme les Avocettes. Les Courlis passent un tiers de leur temps pour chaque activité (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo (1997) ont étudié le rythme d'activité

alimentaire du Bécasseau variable sur tout un cycle de marée. Ils ont montré que les Bécasseaux variables se nourrissent pendant 8 à 10 heures par cycle de marée. A marée haute (HM, HM-1 et HM+1), 20 % des effectifs recherchent de la nourriture, souvent sur les reposoirs situés dans les marais endigués adjacents (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997). L'activité alimentaire augmente rapidement au cours de la 2^{ème} heure de flot, avec une activité alimentaire de 100 % entre HM+3 et HM+5. A marée basse (BM et HM-5), 10 à 30 % des effectifs de Bécasseaux variables se regroupent pour se reposer. Ils reprennent leur activité alimentaire lors du jusant (> 90 % à HM-3). Enfin, l'activité alimentaire diminue deux heures avant la fin du cycle tidal (< 60 % à HM-2). Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo (1997) ont également montré que les Bécasseaux variables se nourrissent pendant des temps plus longs que les Huîtriers pies, ce qui confirme l'hypothèse de Zwarts *et al.* (1990b) selon laquelle les petites espèces s'alimentent plus longtemps que les grosses.

7.4.4. Répartition des limicoles selon la disponibilité de leurs proies

Le premier facteur considéré dans la littérature comme influant sur la distribution des limicoles sur leur aire d'hivernage est la **distribution des ressources alimentaires** (Wolff 1969, Bryant 1979). Des corrélations entre abondance des limicoles et **biomasse des proies** ont été observées dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord (Hulscher 1976, Goss-Custard *et al.* 1977a, Goss-Custard *et al.* 1977b, Bryant 1979, Colwell & Landrum 1993), comme dans l'hémisphère Sud (Turpie & Hockey 1996). Par exemple, les Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* et les Courlis corlieu *Numenius phaeopus* se distribuent en fonction des variations locales de biomasses en crevettes du genre *Upogebia* dans l'estuaire du Swartkops (Turpie & Hockey 1996). De même, les Bécasseaux variables fréquentent préférentiellement les zones les plus riches en polychètes et en gastéropodes *Hydrobia ulvae* sur les Traicts du Croisic (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997) et les Barges à queue noire, les zones les plus riches en *Mytilus edulis*, *Macoma balthica*, *Hediste diversicolor* et *Lanice conchylega* dans la baie du Mont-Saint-Michel (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1994). Piersma *et al.* (1995) ont montré une bonne adéquation entre la distribution spatiale des Bécasseaux maubèches en nourrissage (groupes > 500 individus) et la quantité minimale de proies consommables, définie par la relation empirique entre stock de coques *Cerastoderma edule* et taux de prise défini par l'équation de Holling (1959). En outre, il existe des **corrélations significatives** entre l'intensité de nourrissage (en h.km²) et la densité des proies (*Nereis* et *Hydrobia* chez le Courlis ; *Hydrobia* chez la Barge rousse ; *Nereis*, *Corophium* et *Hydrobia* chez le Chevalier gambette ; *Nephtys*, *Macoma*, *Cerastoderma* et *Hydrobia* chez le Bécasseau maubèche ; *Nereis* et *Hydrobia* chez le Bécasseau variable) (Bryant 1979). Pourtant, Wilson (1990) a montré que la densité de *Corophium volutator* affecte fortement la sélection du site, mais pas le taux de nourrissage chez le Bécasseau semipalmé *Calidris pusilla*, en raison du temps incompressible de digestion.

Cependant, certaines relations limicoles-proies connues ne donnent **pas de corrélations significatives**, comme dans notre étude. C'est le cas pour la Barge rousse et le polychète *Nephtys*, ou pour le Chevalier gambette et le bivalve *Macoma* dans l'estuaire du Forth (Bryant 1979). De même, la distribution des Bécasseaux maubèches sur le versant normand de la baie du Mont Saint-Michel et celle des Barges rousses dans toute la baie ne sont pas liées à la densité des proies (Le Dréan-Quénech'du *et al.* 1994). En outre, la distribution préférentielle des limicoles dans les zones les plus riches est parfois associée à des redistributions dans des zones plus pauvres du fait de l'accroissement de la compétition dans les zones de nourrissage les plus favorables (Goss-Custard 1977c, Turpie & Hockey 1996). Ce phénomène confirme les prédictions de Fretwell & Lucas (1970) sur la « **distribution libre idéale** » des oiseaux dans leur habitat. Si la recherche de nourriture est aléatoire, alors l'inverse de l'efficacité de recherche : $1/a = t_s(x-n)$ suit une distribution exponentielle (Marschall *et al.* 1989). Mais lorsque les limicoles sont capables de quitter une zone pour une autre, la recherche de nourriture peut ne plus être aléatoire. Pourtant, Van Gils *et al.* (2003b) ont montré que la distribution de $1/a$ n'est pas significativement différente d'une exponentielle et que la distribution spatiale des Bécasseaux maubèches reste **discrète**, même si celles de leurs proies sont continues ou non-discrètes.

Ainsi, le fait que les cartographies des répartitions spatiales des limicoles à marée basse sur l'anse de l'Aiguillon ne se superposent pas aux cartographies des abondances en mollusques n'est pas si surprenant. Par exemple, pour le **Bécasseau variable**, espèce la plus abondante et la plus dispersée sur l'anse de l'Aiguillon, aucune zone préférentielle de nourrissage n'a pu être déterminée. Leur **répartition semble aléatoire à marée basse**. Toutefois, leurs fortes densités et leur large dispersion peuvent induire un effet d'aplatissement lorsque les observateurs localisent leurs zones de présence. Cet effet peut amplifier l'impression de répartition aléatoire. Seules des observations aériennes pourraient éviter ce type de biais. La mise en place d'engins aériens fixes et silencieux à vision grand angle résoudrait les problèmes d'observation sur l'anse de l'Aiguillon, tout en évitant des dérangements intempestifs aux limicoles.

Toutefois, la répartition des **Bécasseaux variables** montre bien que les limicoles sont également présents dans les zones à faible abondance en mollusques. Il est donc possible d'émettre l'hypothèse que les **densités de mollusques ne soient pas limitantes**, même lorsqu'elles sont basses.

Au contraire, les **Avocettes élégantes**, les **Barges rousses** et les **Barges à queue noire** sont toujours localisées sur les bords du chenal de Marans, principalement à l'embouchure de l'estuaire de la Sèvre Niortaise et accessoirement à proximité du chenal Vieux et du canal du Curé ainsi qu'au sud de la pointe St Clément et au nord de la pointe de l'Aiguillon. Ce type de répartition laisse supposer une préférence de ces espèces pour certaines zones de nourrissage, soit en raison de la présence d'une espèce proie préférentielle, soit par l'influence d'autres facteurs non trophiques. Or, nous avons pu constater une **corrélations spatiale entre les biomasses disponibles et ingestibles en *Cerastoderma edule* et *Abra nitida* et les densités de Barges** au cours de l'automne 2002. Il est probable qu'à cette

période, les Barges se nourrissaient préférentiellement de coques dont la forme ronde est souvent associée à une forte valeur énergétique (Zwarts 1991, Beukema *et al.* 1993, Zwarts & Wanink 1993). En revanche, la répartition spatiale des Avocettes est apparue corrélée à aucune biomasse en mollusques, mais à la salinité. En effet, les Avocettes **sont très localisées dans les zones à dessalures**. Ceci peut être soit directement lié au paramètre de salinité (voir paragraphe sur le débit d'eau douce), soit indirectement *via* la présence de proies appartenant à d'autres taxons que les mollusques et positivement influencées par des apports en eau douce. Par exemple, nous avons pu observer *Corophium volutator* dans le bas estuaire de la Sèvre Niortaise en mars 2002. Ce petit amphipode est en effet connu pour avoir une occurrence croissante avec une salinité décroissante et une occurrence optimale à une salinité comprise entre 0 et 5 (Ysebaert & Meire 1999). Il serait donc intéressant d'étendre l'analyse des corrélations spatiales entre les densités de limicoles et les biomasses disponibles et ingestibles en proies aux autres taxons. En effet, bien que les mollusques prennent souvent la plus grande part de la biomasse ingérée (avec coquille) lorsqu'ils sont les plus abondants (Moreira 1997), les polychètes et les crustacés peuvent également prendre une grande part de l'énergie assimilée par les limicoles (Pienkowski 1983). En outre, ces autres proies potentielles sont parfois plus accessibles que les bivalves restant enfouis dans la vase.

7.4.5. Répartition des limicoles selon l'accessibilité de leurs proies

La plupart des invertébrés endogés ont besoin de retourner à la surface des sédiments pour se nourrir, respirer ou déféquer. Mais si l'enfouissement est plus coûteux énergétiquement (Trevor 1978), la vie en surface présente des risques de prédation et une vulnérabilité aux changements de température élevés. L'accessibilité des proies varie selon différents **rythmes 1- saisonnier** (selon la température, l'action du vent), **2- nyctéméral** ou **3- tidal**.

7.4.5.1. Selon un rythme saisonnier, lié à la température

Pienkowski (1983) a montré l'augmentation de l'activité en surface des proies du grand Gravelot *Charadrius hiaticula* et du Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* avec l'élévation de la **température**. Il a également rappelé les résultats de Smith (1975 in Pienkowski 1983) sur l'augmentation linéaire de la formation de tortillons de défécation par *Arenicola marina* lorsque la température passe de -1 à +3 °C. D'autres polychètes montrent une activité réduite et un enfouissement plus profond en hiver (*Nereis diversicolor*) ou des migrations vers la zone subtidale (*Arenicola marina* ou *Nerine cirratulus*) (Evans *et al.* 1979). Chez les amphipodes, comme *Bathyporeia pelagica*, l'activité de nage diminue à basse température. De même, l'émergence en dehors de la vase des antennes de *Corophium volutator* augmente avec la température (Goss-Custard 1969). Chez les bivalves, une baisse de température entraîne un enfouissement en profondeur (chapitre 5), tandis qu'une augmentation de température peut stimuler l'émergence des siphons de *Macoma*

balthica (Goss-Custard *et al.* 1977a).

Ainsi, les différences de répartition spatiale des limicoles à marée basse sur l'anse de l'Aiguillon observées à l'échelle **saisonnaire**, notamment entre l'automne 2002 et l'hiver 2002-2003, peuvent être en partie expliquées par l'influence de la température sur la détectabilité des proies. Par exemple, le Bécasseau variable était plus présent à proximité du canal de Luçon et du canal du Curé en automne 2002, alors qu'il était dispersé sur toutes les vasières en hiver 2002-2003. Nous pouvons émettre l'hypothèse de changements de type de proies entre les deux saisons, avec des proies d'activité intense en surface de sédiments humides en automne, et des proies d'activité modérée en hiver sur toutes les vasières.

7.4.5.2. Selon un rythme nycthémeral

Bien que de nombreux auteurs considèrent le **nourrissage nocturne** comme secondaire et compensatoire du **nourrissage diurne** lorsque ce dernier ne satisfait pas pleinement la demande énergétique journalière (Evans 1976, Pienkowski *et al.* 1984), l'activité nocturne des limicoles n'est pas négligeable. Par exemple, le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* passe en moyenne 54 % de son temps de nourrissage le jour contre 46 % la nuit (Turpie & Hockey 1996) ; et le Courlis corlieu *Numenius phaeopus* passe en moyenne 56 % de son temps de nourrissage le jour contre 44 % la nuit (Turpie & Hockey 1996).

Le nourrissage nocturne est considéré comme moins profitable que le nourrissage diurne (Evans 1976), car les limicoles détectent moins bien les indices de présence de leurs proies (Pienkowski *et al.* 1984). Ceci est particulièrement vrai pour les limicoles **chassant à vue**. Par exemple, les proies du Pluvier argenté sont généralement plus accessibles le **jour**. C'est le cas pour les polychètes *Arenicola marina*, *Notomastus latericeus* et *Scoloplos armiger* ou pour les crustacés *Bathyporeia pelagica* et *Eurydice pulchra* (Pienkowski 1982, 1983). Pourtant, les Pluviers argentés avec leurs grands yeux sont bien adaptés à la détection nocturne des polychètes comme *Phyllodoce maculata* (Pienkowski 1983) et sont même capables de capturer également quelques individus de *A. marina* de nuit (Pienkowski 1982, 1983).

Les limicoles à **chasse tactile** peuvent bénéficier de l'activité plus importante du benthos la **nuit** que le jour, notamment pendant les périodes de reproduction (Pienkowski *et al.* 1984). Ainsi, *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule* ont une activité alimentaire plus importante la nuit dans les zones recouvertes par la marée (Pienkowski 1983).

Le Dréan-Québec'hdu & Mahéo (1997) ont constaté l'activité circadienne des Bécasseaux *Calidris alpina* et *C. canutus*, du Courlis cendré *Numenius arquata* et du Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, mais aussi du grand Gravelot *Charadrius hiaticula* et de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*. Toutefois, leurs observations sur les Traits du Croisic montraient que seule l'Avocette

Recurvirostra avosetta adopte un rythme nyctéméral avec repos diurne sur les Traits et alimentation nocturne sur les marais (Le Dréan-Québec'hdu & Mahéo 1997). Pourtant, Ntiamoa-Baidu *et al.* (1998) ont montré que les chasseurs à vue (*Pluvialis squatarola* et *Tringa totanus*) comme les chasseurs tactiles (*Limosa lapponica*, *L. limosa*, *N. arquata*, *C. canutus*) ou les chasseurs dans l'eau (*R. avosetta*) ont une activité de jour comme de nuit. Ntiamoa-Baidu *et al.* (1998) concluent au **rythme d'activité circadien** de ces limicoles appartenant pourtant à trois guildes différentes.

Il apparaît donc essentiel de ne pas considérer les cartographies des limicoles à marée basse réalisées le jour sur l'anse de l'Aiguillon comme une image de l'activité des limicoles à marée basse la nuit. Toutefois, la mise en place d'observations nocturnes, même avec des caméras infra-rouges, semble illusoire sur l'anse de l'Aiguillon.

7.4.5.3. Selon un rythme tidal

De nombreux invertébrés s'enfouissent plus profondément et diminuent leur activité **lorsque la mer descend et que le substrat s'assèche** (Newell 1962, Pienkowski 1983). De même, les taux d'alimentation des invertébrés déclinent lorsque le temps d'emersion et la force du vent augmentent (Pienkowski 1983). Les résultats de Smith (1975 in Pienkowski 1983) montrent également l'influence de la **marée** sur la formation de tortillons de défécation par *Arenicola marina*. En effet, le taux de défécation est supérieur durant le jusant par rapport au flot, mais la proportion de tortillons le long de la ligne de marée est supérieure durant le flot par rapport au jusant (Smith 1975 in Pienkowski 1983). Les petits amphipodes et isopodes, tels que *Bathyporeia pelagica* et *Eurydice pulchra*, sont également plus actifs, notamment pour leur activité d'alimentation, lorsqu'ils sont recouverts par la mer. En effet, les amphipodes sont stimulés par de rapides et faibles changements de pression hydrostatique provoqués par l'arrivée des vagues et se mettent alors à nager (Enright 1962 in Pienkowski 1983).

Sur l'anse de l'Aiguillon, les observations des limicoles à marée basse montraient une activité de nourrissage essentiellement à proximité du chenal de Marans et des petits canaux, c'est-à-dire surtout **le long de la ligne de marée**. En outre, les limicoles remontent avec cette ligne de marée au fur et à mesure du flot (obs. pers.).

En effet, les limicoles à **chasse tactile** concentrent leur alimentation le long de la ligne de marée où leurs proies sont plus actives (c'est le cas de la Barge rousse, selon Smith & Evans 1973). C'est par exemple le cas chez le Bécasseau variable *Calidris alpina*, qui suit généralement la ligne de marée jusqu'à la fin du jusant (Nehls & Tiedemann 1993, Dierschke *et al.* 1999a). Toutefois, comme nous avons pu le remarquer sur l'anse de l'Aiguillon, quelques Bécasseaux sont capables de rester sur les hautes slikkes à marée basse (Dias *et al.* 2006).

Mais ce n'est pas le cas des Pluviers argentés dont la **chasse à vue** nécessite plus d'espace entre les individus (Pienkowski 1983). Ils détectent alors leurs proies soit grâce aux jets d'eau sortant

de certains trous (68 % des picorages dans les trous à jets permettent la capture de polychètes contre 22 % dans les autres trous, selon Pienkowski 1983), soit grâce à l'émergence d'une tête (comme chez le polychète *Notomastus latericeus*) ou de siphons (comme chez le bivalve *Macoma balthica*). En outre, ils sont capables de stimuler l'activité des amphipodes en faisant trembler le sol par des battements de leurs pattes (Pienkowski 1983).

Le **degré d'immersion** du site de nourrissage influe également sur la dispersion dans l'eau des limicoles. En effet, en fonction de la longueur moyenne de leurs pattes, les limicoles peuvent chasser dans quelques centimètres d'eau (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). Alors que chez les chasseurs à vue, les Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* et les Chevaliers gambettes *Tringa totanus* pratiquent le picorage (*pecking*) dans des zones recouvertes par 0 à 5 ou 6 cm d'eau, chez les chasseurs dans l'eau, l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* balaye la surface de l'eau dans des zones recouvertes par 2 à 11 cm d'eau (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). Les chasseurs tactiles pratiquent le sondage (*probing*) dans des zones plus ou moins recouvertes d'eau : de 0 à 3 cm pour le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, de 0 à 7 cm pour la Barge rousse *Limosa lapponica*, de 5 à 10 cm pour la Barge à queue noire *L. limosa*, et de 0 à 12 cm pour le Courlis cendré *Numenius arquata* (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998).

7.4.6. Répartition des limicoles selon la productivité et la profitabilité des proies

Toutes les espèces de limicoles suivies dans notre étude montraient des **différences significatives de répartition entre les hivers**, mais les changements de zones de nourrissage étaient encore plus flagrants chez le **Bécasseau maubèche**. Ces variations inter-hivers dans la répartition des groupes d'individus par espèce montrent l'infidélité des limicoles à une zone de nourrissage particulière dans un site. Cela peut s'expliquer par la recherche de zones soit où la ressource en proies n'a pas été épuisée par les consommations durant les hivers précédents, soit où elle a été fraîchement renouvelée. Cette hypothèse ne peut être vérifiée que par un suivi spatial simultané et à long terme de la dynamique des populations de proies et de limicoles.

En outre, les **changements de répartitions spatiales entre les saisons** peuvent faire penser à un **épuisement de la ressource énergétique la plus profitable** aux limicoles, c'est-à-dire des proies à la fois les plus facilement détectables, les plus grosses et les plus assimilables. Pour infirmer ou confirmer cette hypothèse, il faudrait estimer la **balance énergétique** des limicoles (Pienkowski *et al.* 1984) sur le site de l'anse de l'Aiguillon, c'est-à-dire le bilan entre les dépenses énergétiques liées à la recherche de nourriture, à son ingestion et à sa digestion (Van Gils *et al.* 2003b) et le gain obtenu par l'assimilation des proies. Ceci montre la nécessité de réaliser *in situ* des études physiologiques et comportementales complémentaires chez les limicoles hivernant sur l'anse de l'Aiguillon. En outre, il serait intéressant d'étudier la dynamique spatiale et temporelle de la détectabilité des proies par espèce et par classe de taille, par exemple en observant le comportement bioturbateur de la macrofaune (Davey 1993, De Deckere *et al.* 2001, Orvain & Sauriau 2002, Caradec *et al.* 2004, Orvain 2005).

7.4.7. Répartition des limicoles selon la nature des sédiments et des apports en eau

7.4.7.1. Selon l'humidité des sédiments

Les cartographies des répartitions spatiales des limicoles à marée basse ont mis en évidence une préférence des limicoles pour les **bords de chenaux**. En revanche, les tests de permutations réalisés dans l'ACC n'ont **pas révélé d'influence de la teneur en eau** des sédiments de surface mesurée sur des carottes prélevées à marée haute lors de la campagne d'échantillonnage d'octobre 2002. Ceci peut s'expliquer par l'homogénéité de la texture du sédiment sur les vasières de l'anse de l'Aiguillon (Chapitre 3). Toutefois, lorsque la mer se retire, nous pouvons supposer que les sédiments de surface subissent une légère dessiccation. Ce phénomène pourrait également expliquer la préférence des limicoles pour les bords de chenaux.

En effet, les limicoles évitent certains types de sédiments, notamment les sédiments secs (Prater 1972, Smith 1974, Grant 1984, Colwell & Landrum 1993). L'**humidité** des sédiments augmente la pénétrabilité du bec (Myers *et al.* 1980, Grant 1984), et favorise l'accessibilité aux proies dont l'activité est stimulée par l'humidité (Pienkowski 1983). Contrairement à la plupart des limicoles, les Pluviers et les Tournepierrres se nourrissent par picorage dans des sables grossiers plus secs, à plus d'un mètre de la ligne de marée (Colwell & Landrum 1993). Pourtant les Pluviers argentés évitent quand même les substrats trop secs (Pienkowski 1983).

Nous avons tout de même remarqué qu'à marée basse, les Bécasseaux variables et les Bécasseaux maubèches forment des groupes plus ou moins grands à **proximité du schorre** de la pointe de l'Aiguillon ou d'Esnandes. Il semble donc que les sédiments de l'anse de l'Aiguillon, même émergés, aient une **humidité suffisante pour la pénétrabilité des becs des bécasseaux**.

7.4.7.2. Selon la granulométrie des sédiments

Les tests de permutations réalisés dans l'ACC ont mis en évidence l'**influence significative du diamètre moyen des sédiments** sur la distribution des limicoles. En effet, seules les Barges sont présentes en densité élevée dans les vases légèrement sableuses (secteur de la pointe de l'Aiguillon et du coup de vague). Bécasseaux et Avocettes sont en revanche présents sur les zones où les sédiments appartiennent à la classe texturale des limons peu argileux (Chapitre 3).

Le **type de substrat** influence la distribution des limicoles sur l'aire d'hivernage (Quammen 1982). En effet, la **texture** des sédiments influe sur le temps de prise. Les sédiments grossiers permettent de diminuer le temps de prise (Myers *et al.* 1980, Quammen 1982). En général, les Bécasseaux se nourrissent par sondage dans des zones sableuses le long de la ligne de marée (Colwell & Landrum 1993). Dans la baie du Mont Saint-Michel, les Bécasseaux variables se dispersent préférentiellement dans les zones les plus meubles (Le Dréan-Quénech'du & Mahéo 1997).

Si la nature du substrat influe sur la distribution des limicoles, notamment *via* son impact sur la distribution des proies (Wolff 1969), la réciproque est aussi vraie. En effet, les limicoles influent sur la **cohésion** des sédiments. Par exemple, à leur arrivée sur la baie de Fundy, les limicoles consomment plus de 10 000 *Corophium* par oiseau et par jour, ce qui réduit le broutage et la bioturbation des sédiments et favorise la production de polysaccharides par les diatomées, augmentant ainsi la cohésion des sédiments (Daborn *et al.* 1993).

7.4.7.3. Selon le débit d'eau douce

Les **apports en eau douce** influent sur la salinité, la teneur en nutriments et la nature des sédiments, et par conséquent sur les assemblages d'espèces de macrofaune et leur abondance. Mais Ravenscroft & Beardall (2003) ont également montré l'influence des flux d'eau douce sur la répartition des limicoles. En effet, il existe une corrélation significative entre le débit d'eau douce (l.s^{-1}) et la densité de limicoles (ind.ha^{-1}). La relation est significative pour des débits d'eau douce inférieurs à 10 l.s^{-1} pour les Pluviers argentés, les Chevaliers gambettes, les Courlis cendrés et les grands Gravelots. Elle n'est significative que pour les Chevaliers gambettes lorsque les débits sont très variables (entre 1 et 167 l.s^{-1}). Ainsi, les limicoles sont plus nombreux à proximité des flux d'eau douce ou dans les corridors de 20 à 400 m autour des chenaux (Ravenscroft & Beardall 2003). Les Bécasseaux variables et les Barges à queue noire sont également plus nombreux aux alentours de l'eau douce, mais leurs effectifs sont respectivement trop variables ou trop faibles pour que la relation soit significative (Ravenscroft & Beardall 2003). Les Bécasseaux maubèches utilisent également les corridors autour des flux d'eau douce, mais leur utilisation est trop brève, car ils les quittent très brutalement. Les zones alimentées en eau douce sont donc attractives pour boire et prendre un bain, mais aussi pour se nourrir. En effet, les corridors d'eau douce sont utilisés entre 94 et 99 % pour l'alimentation, et entre 1 et 6 % pour la toilette et la boisson (Ravenscroft & Beardall 2003). Chez les Courlis cendrés, l'alimentation a lieu pendant 33 % du temps dans le flux d'eau douce, chez les Chevaliers gambettes pendant 12 % du temps. Le reste du temps, ces limicoles s'alimentent aux alentours au sein des corridors (Ravenscroft & Beardall 2003). Les flux d'eau douce permettent en effet d'alimenter les vasières en eau plus chaude, d'éviter les gelées, et d'augmenter l'activité des invertébrés (Pienkowski 1983). En outre, les bords de chenaux peuvent constituer des zones de refuge en cas de vent (Ravenscroft & Beardall 2003).

Dans notre étude, nous avons mis en évidence l'influence significative de la salinité sur la répartition des limicoles. En effet, les Barges et les Avocettes sont préférentiellement localisées dans les zones dessalées à proximité de la Sèvre Niortaise, du chenal de Marans ou des canaux de Luçon ou du Curé. En revanche, quelques Bécasseaux maubèches sont présents à proximité du schorre, où les sédiments contiennent une eau interstitielle très salée en octobre 2002. Il semble donc que les

Bécasseaux soient moins dépendants des apports en eau douce à marée basse que ne le sont les Barges et les Avocettes.

7.4.8. Répartition des limicoles selon la nature du site d'accueil

7.4.8.1. Selon la distance par rapport au site de repos et/ou de nourrissage à marée haute

La distance entre reposoirs et zones de nourrissage est également un facteur important pour la répartition des limicoles (Le Dréan-Quénech'du *et al.* 1994, Rosa *et al.* 2006). Sur la baie du Mont Saint-Michel, seuls quelques Barges rousses et des Bécasseaux maubèches du versant normand fréquentent des zones d'alimentation éloignées de leurs reposoirs (Le Dréan-Quénech'du *et al.* 1994). En général, la **densité de limicoles** sur les vasières accessibles au nourrissage **diminue avec la distance par rapport au site de repos**. En effet, Dias *et al.* (2006) ont montré que la densité de Bécasseaux variables *Calidris alpina* est maximale à une distance de 0 à 4 km par rapport aux reposoirs (de 1,3 à 2,2 ind.ha⁻¹ sur les vasières du Tage) et diminue considérablement au delà de 5 km (inférieur à 0,5 ind.ha⁻¹), sans que cela soit lié à une diminution de la qualité du site. En outre, les limicoles marqués sur leur site de repos sont ensuite observés dans des aires de nourrissage peu éloignées de celui-ci (Dias *et al.* 2006). Ainsi, la partie ouest de l'estuaire du Tage n'est pas utilisée par les Bécasseaux variables, car elle est trop éloignée des sites de repos (Dias *et al.* 2006). Les marais salants constituent par exemple des sites d'accueil des limicoles à marée haute (Masero *et al.* 2000). En outre, ces marais salants permettent aux limicoles qui n'ont pas satisfait leurs besoins énergétiques de continuer à se nourrir à marée haute, notamment aux moments où les demandes énergétiques sont les plus élevées (périodes pré- et post-migratoires) (Velasquez & Hockey 1991). La perte de reposoirs peut diminuer la capacité d'accueil du site. Par exemple, la perte de deux sites de repos induirait une diminution de 28 à 40 % de l'utilisation de la surface de vasières disponible pour les limicoles (Dias *et al.* 2006). En outre, chez *C. alpina*, les Bécasseaux dominants semblent se reposer sur des zones plus proches de leurs zones de nourrissage que les individus dominés (van der Have *et al.* 1984). Minimiser la distance entre les sites de nourrissage et de reposoir permet aux limicoles de minimiser leurs dépenses énergétiques (Luís *et al.* 2001).

Comme le montrent les cartographies de répartition spatiale, l'anse de l'Aiguillon présente de larges vasières intertidales servant au nourrissage des limicoles à marée basse. Sa forme semi-circulaire offre également la possibilité de gagner les marais alentours dans toutes les directions (excepté au Sud). En outre, les mizottes et pré-salés bordant l'anse bénéficient également de mesure de protection par leur intégration dans la Réserve Naturelle de la baie de l'Aiguillon (Meunier & Joyeux 2003). Cependant, depuis le centre de l'anse, il faut compter 3 km pour rejoindre les marais. Il est donc probable que lorsque les limicoles se nourrissent sur les vasières charentaises, ils choisissent des reposoirs adjacents, comme par exemple les prises situées entre Charron et Esnandes. De même,

lorsque les limicoles se nourrissent sur les vasières vendéennes, ils ont un accès facilité aux mizottes vendéennes ainsi qu'aux mares temporaires situées dans ces prés-salés entre la slikke et la première digue, aux prises (prés-salés situés entre la première digue et la seconde) et à la retenue d'eau derrière la digue située à l'est de la pointe de l'Aiguillon. Les mares et les retenues d'eau constituent également des zones de nourrissage à marée haute (obs. pers.). Seul un suivi par radio-tracking permettrait de préciser quels sont les trajets préférentiels entre zones de nourrissage et zones de repos à marée haute pour les limicoles hivernant sur l'anse de l'Aiguillon.

7.4.8.2. Selon l'intensité du dérangement sur le site

Toutes les **sources de dérangement** (1-prédation, 2- activité conchylicole ou aquacole, activité touristique et engins motorisés, 3- activité cynégétique ...) représentent un facteur important dans le **choix des sites d'alimentation ou de repos** (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1994). En effet, le dérangement entraîne des coûts de vigilance plus importants (Fitzpatrick & Bouchez 1998) ainsi que des envols plus ou moins fréquents et plus ou moins prolongés, surtout chez les espèces les plus farouches telles que la Barge rousse et le Bécasseau maubèche (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1994). Ces envols réduisent le temps imparti aux activités de repos ou de nourrissage, et diminuent par conséquent la capacité d'accueil du site. En effet, les limicoles ont parfois des difficultés à soutenir les besoins énergétiques. D'autres fois, ils augmentent leur taux de prise lorsque le dérangement est terminé (exemple de l'Huîtrier pie, Triplet *et al.* 1999).

1- Les principaux prédateurs des limicoles sont les **rapaces**. Ils constituent 73 % des dérangements dans la baie de Somme (Triplet *et al.* 1999). Ainsi, dans un petit estuaire écossais, les Chevaliers gambettes adultes minimisent leur risque de prédation par l'épervier en s'alimentant dans des moulières, où le taux de prise est inférieur mais le risque de prédation moins élevé que dans les marais salants environnants (Cresswell 1994). De même, dans l'estuaire du Tage, les limicoles choisissent les hauts de vasière comme reposoirs, plutôt que les champs, les marais salants ou les plages, afin d'éviter la prédation par les faucons et les busards (Rosa *et al.* 2006).

2- Différents types d'activités anthropiques sont susceptibles de déranger les limicoles. Les **dérangement réguliers** (comme les activités conchylicoles et aquacoles, ou les trajets de surveillance des plages en hélicoptère) peuvent provoquer des phénomènes d'accoutumance (Fitzpatrick & Bouchez 1998, Triplet *et al.* 1998). Au contraire, les **dérangements irréguliers** (comme les marcheurs, les chevaux, les chars à voiles, les cerfs-volants, les avions ou autres aéronefs de publicité ou de tourisme ...) induisent des envols plus ou moins prolongés, qui si le dérangement est répété peuvent induire la fuite du site (Triplet *et al.* 1998). Ainsi, dans la baie du Mont Saint-Michel, les limicoles ont fini par désertier la plage de Dragey trop dérangée (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1994).

3- Il est difficile d'évaluer l'impact du **dérangement cynégétique** sur les populations de limicoles, car peu d'études permettent d'estimer 1- les prélèvements par chasse et 2- les redistributions

des populations de limicoles suite à des activités cynégétiques (Schricke *et al.* 1997). Il semble que la mortalité par chasse durant la migration d'automne soit compensée par une mortalité naturelle réduite et n'affecte pas les populations reproductrices, alors que la chasse hivernale peut augmenter la mortalité totale et réduire la capacité de reproduction des populations (Schricke *et al.* 1997). En outre, une chasse intensive associée à une forte densité de chasseurs peut considérablement influencer la distribution spatiale des oiseaux d'eau. En effet, les zones non chassées et les réserves accueillent plus d'oiseaux d'eau que les zones chassées (surtout le jour) (Triplet *et al.* 1998). En général, les espèces chassables ont une plus grande distance de fuite que les espèces non chassées (Schricke *et al.* 1997). Les aménagements cynégétiques (tels que les étangs ou les pâturages) influent également la distribution spatiale des oiseaux d'eau en créant des zones de meilleure qualité biologique attractives pour ces oiseaux (Schricke *et al.* 1997).

Sur l'anse de l'Aiguillon, les secteurs les plus dérangés par l'activité anthropique sont le Port du Pavé et les bords du chenal de Marans pour la navigation des barges mytilicoles, la pointe de l'Aiguillon et la pointe Saint-Clément pour la pêche à pied et les visites touristiques, ou encore les concessions ostréicoles et mytilicoles sur la basse slikke de la pointe de l'Aiguillon et le secteur du Coup de vague. Or ces secteurs sont des zones très fréquentées par les limicoles à marée basse. Toutefois, Joyeux (com. pers.) a observé que les Avocettes cessent de se nourrir à marée haute, peut-être en raison de l'augmentation de l'activité portuaire au Pavé lors de la pleine mer. En comparaison, des secteurs très peu dérangés, comme la vasière Est du canal de Luçon, semblent peu fréquentés. Le dérangement ne semble donc pas induire durablement de modification dans la répartition spatiale des limicoles à marée basse sur l'anse de l'Aiguillon.

7.4.9. Répartition des limicoles selon leur comportement

7.4.9.1. Densité de limicoles, recouvrement de niches et comportement de groupe

Sur l'anse de l'Aiguillon, les densités de Bécasseaux variables, de barges et d'Avocettes élégantes sont maximales durant l'hiver (jusqu'à 42,7 Bécasseaux.ha⁻¹ à Luçon, et jusqu'à 17,4 Barges.ha⁻¹ et 9,3 Avocettes.ha⁻¹ à Esnandes). En revanche, la densité de Bécasseaux maubèches est maximale au printemps (jusqu'à 12,3 ind.ha⁻¹ à l'Aiguillon) (Ogereau 2003). La densité de limicoles **augmente trivialement lorsque la surface de vasières émergées diminue.**

Sur l'anse de l'Aiguillon, nous avons constaté que les Bécasseaux variables forment des groupes de grande taille mais de densité élevée, alors que les Bécasseaux maubèches forment des groupes, épars ou resserrés, de taille différente. Les Bécasseaux variables semblent donc plus grégaires que les Bécasseaux maubèches. De même, les barges forment des groupes plus resserrés et se déplacent plus souvent en groupes à marée basse que les Avocettes élégantes. Les barges semblent donc plus grégaires sur l'anse de l'Aiguillon que les avocettes.

Sur une lagune du Ghana, les Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* ne forment pas de **groupes** pendant le nourrissage, les Chevaliers gambettes *Tringa totanus* et les Barges à queue noire *Limosa limosa* forment des groupes lâches et les autres limicoles, des groupes serrés (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). Chez l'Avocette *Recurvirostra avosetta*, l'activité de nourrissage est toujours simultanée pour tous les membres du groupe, alors que le groupe, même serré, n'a que parfois, chez *Tringa totanus*, ou jamais, chez les autres limicoles, une incidence sur l'activité de nourrissage (Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). *Limosa lapponica* forme également des groupes plus ou moins serrés pendant le nourrissage (Yates *et al.* 2000).

Notre étude a également montré des **différences significatives dans la répartition de toutes les espèces de limicoles**. Toutefois, les cartographies ont mis en évidence **quelques recouvrements de zones de nourrissage à marée basse**, en hiver. Ainsi, l'aire de nourrissage des Bécasseaux variables recouvre celle des 4 autres espèces. Les zones bordant les chenaux ainsi que le secteur du coup de vague (au sud de la pointe Saint-Clément) sont également des zones de recouvrement pour toutes les espèces en hiver. Ces recouvrements sont également observés à une seule date de comptage. Par exemple, en janvier 2004, des Avocettes ont été observées en mélange avec des Pluviers argentés le long du chenal de Marans. Dans le secteur du Coup de vague, des Barges ont été observées en mélange avec des Pluviers argentés, des Courlis cendrés, des Bécasseaux variables et des Bécasseaux maubèches (Joyeux, com. pers.).

Turpie & Hockey (1996) ont observé un recouvrement important des niches écologiques du Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* et du Courlis corlieu *Numenius phaeopus* dans l'estuaire du Swartkops, en terme d'aire de nourrissage, d'espèces et de classe de taille de proies. Malgré la surabondance de leurs proies, Turpie & Hockey (1996) supposent que ce recouvrement de niches peut s'expliquer par une compétition interspécifique affectant le succès de nourrissage.

7.4.9.2. Territorialité et compétition

Dans l'hémisphère Nord, de nombreuses études concluent à l'influence majeure de la **compétition** sur les performances de nourrissage et la dispersion locale des limicoles (Goss-Custard 1976, 1977c, Bryant 1979, Burger *et al.* 1979). Dans l'hémisphère Sud, Turpie & Hockey (1996) ont mis en évidence l'existence de compétition **intra-spécifique** chez le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* et le Courlis corlieu *Numenius phaeopus*, ainsi qu'une large superposition de leurs niches écologiques, en terme de dispersion pour le nourrissage et de régime alimentaire, laissant supposer l'existence conjuguée de compétition **inter-spécifique**. L'étude de Turpie & Hockey (1996) dans l'estuaire Sud-Africain du Swartkops a montré que la distribution de *Pluvialis squatarola* et *Numenius phaeopus* dépend de la biomasse en proies. En effet, les limicoles sont confinés dans les zones les plus riches en proies, et la densité des limicoles par hectare dépend de la biomasse en proies. *Pluvialis*

squatarola défend son **territoire** de nourrissage contre ses congénères en été, mais pas contre *Numenius phaeopus*. Le comportement agressif de *Pluvialis squatarola* a été décrit par Turpie (1995), mais *Numenius phaeopus* est peu agressif et a peu de comportements territoriaux, toujours de courte durée (Turpie & Hockey 1996). La distance moyenne entre deux congénères est linéairement et négativement corrélée à la densité des limicoles (chez *Pluvialis squatarola* et *Numenius phaeopus*, Turpie & Hockey 1996), de telle façon qu'en cas d'augmentation des effectifs, ils forment des groupes compacts. La taille moyenne du territoire des Pluviers argentés augmente proportionnellement avec le nombre de Pluviers argentés sur le site d'étude, mais la fréquence des comportements territoriaux diminue au fur et à mesure de la familiarité entre congénères (Turpie & Hockey 1996). La proportion de temps d'occupation des territoires du Pluvier argenté pour le nourrissage augmente avec leur territorialité. En effet, à leur arrivée en hiver, ils passent 59 % du temps d'émergence sur les zones de nourrissage et s'y nourrissent pendant 91-98 % du temps. Au printemps, lorsque leur territorialité est affirmée, ils passent 86 % du temps d'émergence sur les zones de nourrissage (Turpie & Hockey 1996). Les limicoles chassant à vue sont plus enclins à la territorialité que les autres. En effet, lorsque la densité d'oiseaux est élevée et le taux de prise faible, la probabilité pour deux limicoles voisins de convoiter la même proie augmente (Turpie & Hockey 1996). Le taux d'agressivité augmente donc avec la densité d'oiseaux (Hamilton 1959, Burger *et al.* 1979), mais peut être supprimé lorsque les limicoles forment des groupes très compacts, notamment chez les chasseurs tactiles (Harrington & Groves 1977, Burger *et al.* 1979). En outre, les oiseaux dominants s'alimentent sur les zones les plus profitables (Goss-Custard *et al.* 1982), alors que les juvéniles et les dominés exploitent les zones périphériques (Ens & Goss-Custard 1984). D'autres fois, les juvéniles sont exclus des zones où le risque de prédation est le plus faible par les adultes. Par exemple, les juvéniles de Chevalier gambette *Tringa totanus* sont exclus des moulières et doivent s'alimenter dans les marais salants où les éperviers sont plus fréquents (Cresswell 1994). Cependant les Chevaliers gambettes n'ont pas de comportement agressif, même lorsque leur densité dépasse 100 ind.ha⁻¹ et que l'abondance en *Corophium* diminue (Yates *et al.* 2000). Ils évitent toutefois de picorer dans les zones déjà exploitées par leurs congénères et sont alors obligés de multiplier par trois leur vitesse de nourrissage (Yates *et al.* 2000). En revanche, les Barges rousses *Limosa lapponica* peuvent avoir un comportement agressif pour des densités supérieures à 300 ind.ha⁻¹, alors qu'elles n'évitent pas les zones déjà exploitées par leurs congénères et forment au contraire des groupes serrés pendant le nourrissage (Yates *et al.* 2000).

Sur l'anse de l'Aiguillon, les observations réalisées à marée basse ne permettent pas d'étudier le comportement territorial des limicoles, ni les relations de compétition ou de kleptoparasitisme qui peuvent exister entre les différentes espèces présentes en hivernage.

7.5. Conclusion

Notre étude de la répartition des limicoles à marée basse est la **toute première approche de la répartition des limicoles en nourrissage sur l'anse de l'Aiguillon**. Si elle ne tient pas compte de la dynamique des mouvements et des comportements des limicoles liée au cycle tidal et au cycle nycthéral, elle a tout de même permis de mettre en évidence des différences saisonnières et inter-annuelles significatives de leur répartition spatiale à marée basse.

En outre, nous avons observé des **différences significatives de répartition entre les quatre espèces** de limicoles étudiées. Les Bécasseaux variables forment des groupes denses sur toute la surface de la baie, tandis que les Bécasseaux maubèches forment de petits groupes, dont la localisation varie entre les hivers. La répartition des Avocettes élégantes et celle des Barges apparaissent significativement différentes entre les trois hivers, mais proches entre espèces et principalement localisées le long du chenal de Marans. Le caractère **grégaire** des limicoles, ainsi que le recouvrement fréquent de leurs niches, a également été montré sur le site.

L'absence de corrélation entre les répartitions spatiales des abondances en mollusques et des densités de limicoles semble confirmer les prédictions de Fretwell & Lucas (1970) sur la « **distribution libre idéale** » des oiseaux dans leur habitat. En effet, seulement un tiers de la variabilité spatiale des densités de limicoles en octobre 2002 est expliqué par les variables trophiques (biomasses disponibles et ingestibles en mollusques) et environnementales (diamètre moyen des sédiments, teneur en matière organique et en eau des sédiments de surface et salinité de l'eau interstitielle). Ainsi, 5,9 % et 3,9 % de la variabilité des densités de limicoles sont expliqués respectivement par la biomasse en **coques** et le **diamètre moyen des sédiments**, notamment du fait de la localisation de groupes de Barges dans des zones sablo-vaseuses. En outre, 8,3 % de variabilité des densités de limicoles sont expliqués par la **salinité** de l'eau interstitielle des sédiments, en raison de la préférence des limicoles et en particulier des Avocettes pour les bords de chenaux.

Toutefois, des **études complémentaires** semblent nécessaires pour mieux comprendre les facteurs influençant la répartition des limicoles sur les vasières intertidales. Par exemple, des études comportementales devraient être effectuées pour évaluer l'influence de la compétition intra ou interspécifique et des diverses sources de dérangement sur la répartition des limicoles. Enfin, la dynamique de cette répartition doit être prise en compte à l'échelle des cycles tidaux et nycthéraux, afin de comprendre quel est le comportement des limicoles au cours du flot et du jusant et quels sont les sites les plus usités à marée haute.

Chapitre 8 :

Ecologie alimentaire et consommation des limicoles

8. *Ecologie alimentaire et estimation des consommations par les limicoles*

8.1. *Introduction*

La capacité d'accueil d'un site pour les limicoles dépend non seulement du taux de mortalité de leurs populations, de la gestion du site et de sa latitude, mais aussi de la **balance énergétique des limicoles** (synthèse de Pienkowski *et al.* 1984). En effet, le **budget énergétique journalier** (DEB = Daily Energetic Budget) des limicoles doit permettre de faire face d'une part au **taux métabolique de base** (BMR = Basal Metabolic Rate) (sans thermorégulation) **ou de maintenance** (ADMR ou DMR = Average Daily Maintenance Rate) (avec thermorégulation), et d'autre part aux différentes **dépenses énergétiques** sur le site d'accueil. Ainsi, l'activité de nourrissage (localisation, capture, ingestion et digestion des proies), les mouvements (pour gagner les aires de repos ou pour échapper aux prédateurs), les interactions sociales (notamment les comportements territoriaux), les migrations, les mues et la reproduction sont autant de dépenses énergétiques qui doivent être compensées par une prise alimentaire suffisante (Pienkowski *et al.* 1984).

La problématique soulevée lors de cette étude est double, il s'agit d'une part d'**estimer cette prise alimentaire** sur l'anse de l'Aiguillon et d'autre part de déterminer **en quelle mesure ce site d'accueil constitue un garde-manger pour les limicoles hivernants** sur le littoral Ouest-Atlantique. En l'absence d'observations *in situ* du comportement alimentaire précis des limicoles sur l'anse de l'Aiguillon (Ogereau 2003), il est tout de même possible d'estimer la consommation journalière ou saisonnière des limicoles au moyen d'équations publiées sur des mesures de métabolisme chez différentes espèces de limicoles.

Ce chapitre a pour objectif de fournir les **premières estimations de la consommation** des populations de limicoles sur l'anse de l'Aiguillon et d'en évaluer **l'impact sur les peuplements de mollusques**. Afin d'élargir cette étude à l'ensemble des espèces consommables et pour chaque espèce de limicoles, une **revue bibliographique de l'écologie alimentaire des limicoles** a été réalisée. Régimes alimentaires, techniques de chasse, adaptations morphologiques et mécanismes sensoriels et physiologiques, sont autant d'informations permettant de discuter les estimations de consommation et les facteurs influant sur la capacité d'accueil du site pour les limicoles.

8.2. Matériel et méthodes

8.2.1. Capture et mensuration des limicoles

Une autorisation de capture sur cinq espèces de **limicoles** (*Calidris alpina*, *Calidris canutus*, *Limosa limosa*, *Tringa totanus*, *Pluvialis squatarola*) à des fins scientifiques a été délivrée à E. Joyeux le 04/06/03 par arrêté préfectoral 03/DDAF/232. Entre novembre 2003 à février 2004, 27 individus ont pu être capturés à leur remontée vers les reposoirs sur des filets verticaux installés de nuit sans lune, parallèlement au flot, en bordure de mizottes et à proximité soit du Chenal de la Raque, soit du Chenal Vieux, soit du Chenal de Luçon. Il s'agissait de 12 Bécasseaux variables *C. alpina*, 2 Bécasseaux maubèches *C. canutus*, 3 Barges à queue noire *L. limosa*, 6 Chevaliers gambettes *T. totanus* et 4 Pluviers argentés *P. squatarola*.

Chaque individu a été pesé et les longueurs de son bec et de son aile droite ont été mesurées (Figure 8-1).



Figure 8-1 Mensurations du bec d'une Barge à queue noire et de l'aile d'un Bécasseau variable

8.2.2. Méthodes d'estimation de la consommation des limicoles

8.2.2.1. Estimations du métabolisme basal des limicoles

Le taux métabolique de base peut être mesuré en captivité par respirométrie. Par exemple, Kersten *et al.* (1998) ont mesuré le taux métabolique de base (BMR) de 16 espèces de limicoles hivernant en Afrique. Mais lorsque des mesures de consommation d'oxygène ne sont pas possibles, différents modèles permettent d'estimer le métabolisme moyen de base des limicoles.

Le **métabolisme basal est une fonction de la masse corporelle** (Figure 8-2). Ainsi, Wolff *et al.* (1976) proposent de calculer le métabolisme basal par l'équation 1. Sur la base des BMR définis chez 7 espèces de limicoles par Triplet *et al.* (2000), une relation entre le métabolisme basal et la masse des limicoles peut être établie (équation 2). Kersten *et al.* (1998) ont proposé une nouvelle formulation du taux métabolique de base en fonction de la masse des limicoles par l'équation 3.

$$(1) \quad \log(BMR) = \log 78,3 + 0,723 \log M$$

(avec M la masse moyenne en kg de poids frais et BMR le métabolisme basal en $\text{kcal.j}^{-1} \cdot \text{oiseaux}^{-1}$).

$$(2) \quad BMR \text{ (en Watt ou } \text{J.s}^{-1}) = 105,01 * M^{0,75}$$

$$(3) \quad BMR \text{ (en Watt ou } \text{J.s}^{-1}) = 4,02 * M(\text{kg})^{0,724}$$

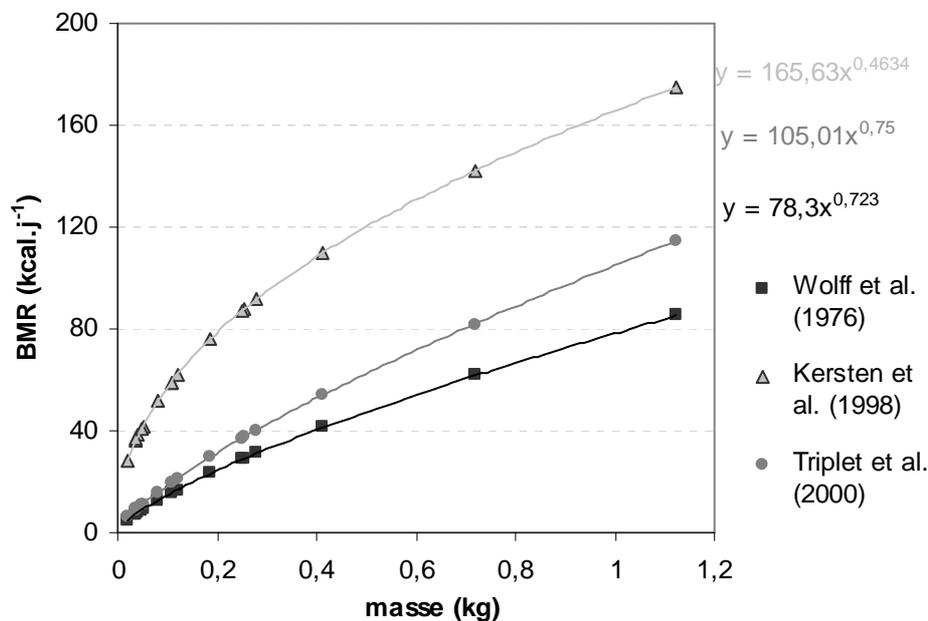


Figure 8-2 Différentes relations estimées entre la masse des limicoles et leur métabolisme de base

8.2.2.2. Estimations de la consommation des limicoles

De même, différentes équations permettent d'estimer la **consommation** moyenne des limicoles soit **en fonction du métabolisme de base** (Wolff *et al.* 1976), soit en fonction du comportement alimentaire (Piersma *et al.* 1995, Van Gils *et al.* 2003b).

En général, le budget énergétique journalier d'oiseaux libres est compris entre 2 et 4 fois le BMR (Ebbinge *et al.* 1975). Si l'on tient compte de la fraction ingérée et non assimilée, la prise alimentaire journalière est plutôt comprise entre 3 et 5 fois le BMR. Pienkowski *et al.* (1984) ont fait une revue de quelques ordres de grandeur de la prise alimentaire : 3 à 3,9 BMR chez *Pluvialis squatarola* (Pienkowski 1980), 3,2 à 4,2 BMR chez *Calidris alpina* (Worrall 1981), 4,2 à 5 BMR chez *Tringa totanus* (Goss-Custard 1977b) et 5 à 5,5 BMR chez *Limosa lapponica* (Smith 1975). Selon Wolff *et al.* (1976), la consommation maximale journalière des limicoles vaut 5 BMR et peut être convertie des kilocalories en grammes de matière sèche sans cendres, par un facteur de 0,2 (5 kcal / g AFDM). L'équation de Wolff *et al.* (1976) $C = 5 \times 0,2 \times BMR$ (en g de matière sèche sans cendres, avec BMR le métabolisme basal en $\text{kcal.j}^{-1} \cdot \text{oiseaux}^{-1}$) a été utilisée notamment par Le Dréan-Quénech'hdu & Mahéo (1997).

Afin de définir une consommation minimale et maximale chez les différentes espèces de limicoles présents sur l'anse de l'Aiguillon, nous avons multiplié par 3 les BMR minimaux estimés au moyen de l'équation de Wolff *et al.* (1976) et par 5,5 les BMR maximaux estimés au moyen de l'équation de Kersten *et al.* (1998). Lorsque les espèces ont pu être capturées et pesées, leur masse a été utilisée dans l'équation, dans le cas contraire, ce sont les masses mesurées par Zwarts *et al.* (1990b) qui ont été utilisées.

8.2.2.3. Dénombrement des limicoles

Les résultats des comptages mensuels sur l'année 2002-2003 ont été utilisés pour estimer le nombre de limicoles*jours présents sur l'anse de l'Aiguillon durant la période d'hivernage (d'octobre 2002 à mars 2003) et durant la période d'estivage (de mars 2002 à octobre 2002). Ainsi, le nombre de limicoles*jours présents est égal à la somme par période des produits du nombre de limicoles par le nombre de jours pendant le mois de chaque comptage :

$$N_{\text{mars-oct}} = 15,5 * N_{\text{mars}} + 30 * N_{\text{avril}} + 31 * N_{\text{mai}} + 30 * N_{\text{juin}} + 31 * N_{\text{juillet}} + 31 * N_{\text{août}} + 30 * N_{\text{sept}} + 15,5 * N_{\text{oct}}$$

$$N_{\text{oct-mars}} = 15,5 * N_{\text{oct}} + 30 * N_{\text{nov}} + 31 * N_{\text{dec}} + 31 * N_{\text{janv}} + 28 * N_{\text{fev}} + 15,5 * N_{\text{mars}}$$

8.2.3. Méthodes d'estimations des stocks de mollusques proies des limicoles

8.2.3.1. Stocks consommables

Afin d'estimer les stocks de proies consommables par les limicoles, il est nécessaire d'estimer les stocks disponibles de toutes les espèces connues pour être des proies potentielles des limicoles et d'en évaluer les parts ingestibles, profitables et accessibles par les différentes espèces de limicoles. En outre, il est important de déterminer le taux de renouvellement de ces stocks (voir Figure 5-1). Or, notre étude des mollusques, et plus particulièrement des bivalves, permet d'estimer l'ensemble de ces paramètres : disponibilité, accessibilité, ingestibilité, profitabilité et productivité. Les stocks consommables ont donc été estimés sur le peuplement de **mollusques**.

En effet, les biomasses disponibles en mollusques ont été estimées sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon et les stocks ingestibles (< taille maximale) et profitables (> taille minimale) aux limicoles ont été évalués (Chapitre 4). En outre, la part des biomasses en bivalves accessibles aux limicoles a été calculée selon la profondeur d'enfouissement de leurs proies et la longueur de leur bec (Chapitre 5). Elle représente en moyenne 45 % de la biomasse ingestible et profitable en bivalves pour les limicoles à bec court (< 4 cm) et 95 % pour les limicoles à bec moyen (4-5 cm). Pour les limicoles à long bec (5-10 cm), seul 1 % de la biomasse disponible ne leur est pas ingestible et profitable. Comme 97 % de cette biomasse leur est accessible, 96 % de la biomasse disponible leur est à la fois ingestible,

profitable et accessible. Les hydrobiees sont considérées comme toujours accessibles aux limicoles. Enfin, les stocks présents sur le domaine subtidal n'étant, par définition, jamais découverts par la marée, ils ne sont pas considérés comme accessibles.

8.2.3.2. *Stocks consommés et renouvelés*

Deux hypothèses fortes, mais discutables, sont émises pour estimer les stocks consommés et renouvelés. La première considère que le système est à l'équilibre et que le stock de mollusques observé en mars 2002 est le même que celui de mars 2003. Ainsi, la comparaison des stocks de mollusques entre les deux saisons permet de calculer la biomasse en mollusques consommables produite et perdue (par prédation ou mortalité naturelle) entre mars et octobre (Boct – Bmars) ou entre octobre et mars (Bmars – Boct).

La seconde hypothèse repose sur une consommation « équitable » des ressources par les limicoles, telle que la totalité de la biomasse consommable par les limicoles à bec court soit « réservée » aux limicoles à bec court, que la biomasse réellement consommable par les limicoles à bec moyen corresponde à la biomasse consommable moins la biomasse réservée aux limicoles à bec court, et que par conséquent les limicoles à long bec aient à leur disposition la biomasse consommable par eux seuls (c'est à dire la biomasse consommable moins celle consommable par les limicoles à bec court et moyen).

La biomasse produite par les mollusques peut être estimée par la somme de celle qui a été gagnée ou perdue entre les deux campagnes d'échantillonnages et celle qui a été consommée par les limicoles. La dernière hypothèse émise est que toute la consommation estimée des limicoles*jours est réellement consommée sur le site de l'anse de l'Aiguillon et qu'elle est uniquement concentrée sur les stocks de mollusques. Cette hypothèse, que nous savons fautive, permet d'estimer la pression de prédation maximale que peuvent exercer les limicoles sur la malacofaune benthique.

8.3. *Résultats*

8.3.1. *Mensuration des limicoles capturés*

Les espèces les plus **massives** sont la Barge à queue noire, dont les individus capturés pesaient entre 333 et 433 g, soit en moyenne $366,3 \pm 1,4$ g, et le Pluvier argenté, entre 248 et 293,5 g, soit en moyenne $265,2 \pm 24,7$ g (Figure 8-3). Les individus capturés de Chevaliers gambettes pesaient entre 121,5 et 153 g, soit en moyenne $132,9 \pm 0,6$ g, ceux de Bécasseaux maubèches, entre 136 et 147 g, soit en moyenne $141,5 \pm 7,8$ g, et ceux de Bécasseaux variables, entre 44,5 et 57 g, soit en moyenne $50,5 \pm 3,3$ g.

Les Barges à queue noire ont également les **becs** les plus longs (entre 7,8 et 9,8 cm) (Figure 8-3). Les Chevaliers gambettes ont des becs de longueur moyenne (entre 3,95 et 4,3 cm). Enfin, les Bécasseaux maubèches et variables et les Pluviers argentés ont des becs courts (entre 3,1 et 3,6 pour les Bécasseaux et entre 2,8 et 3,1 cm pour les Pluviers).

Les **longueurs alaires** moyennes sont de $22 \pm 1,4$ cm chez les Barges à queue noire, $20,2 \pm 0,1$ cm chez les Pluviers argentés, $16,4 \pm 0,2$ cm chez les Bécasseaux maubèches, $16,2 \pm 0,1$ cm chez les Chevaliers gambettes et $11,7 \pm 0,1$ cm chez les Bécasseaux variables capturés (Figure 8-3).

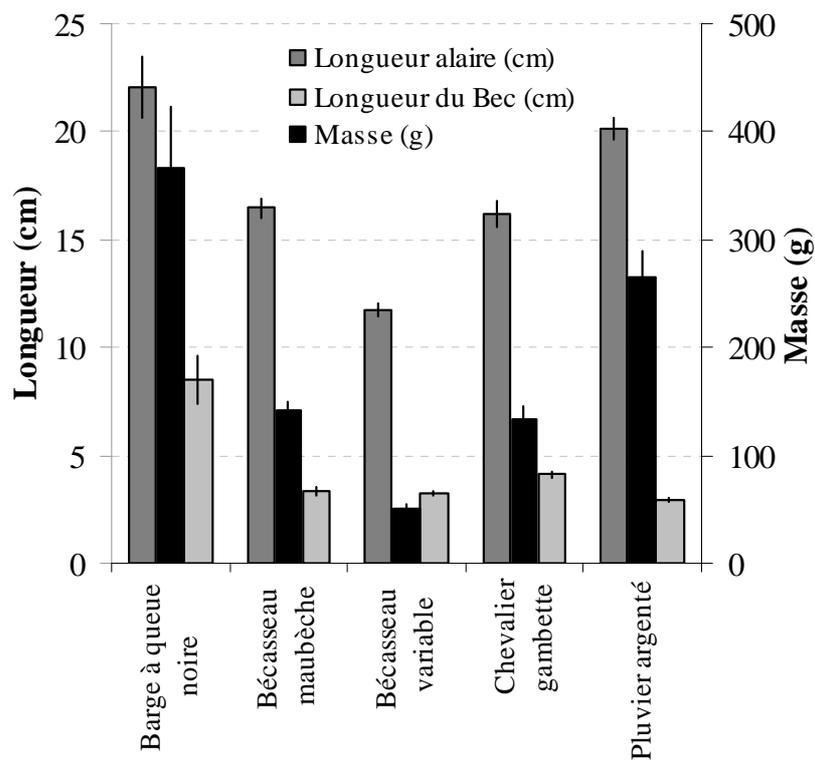


Figure 8-3 Longueurs moyennes de l'aile droite et du bec et masses moyennes des différentes espèces capturées

8.3.2. Estimation des consommations

Les consommations individuelles des limicoles, estimées en fonction de leur masse moyenne, montrent des minima, estimés selon l'équation du BMR de Wolff *et al.* (1976), de 3 à 10 fois inférieurs aux maxima, estimés selon l'équation du BMR de Kersten *et al.* (1998) (Tableau 8-1). Par exemple, un Bécasseau variable consomme journalièrement de 5,4 à 45,7 g de masse sèche sans cendre, tandis qu'une Barge à queue noire consomme de 22,7 à 114,4 g de masse sèche sans cendre par jour. En comparaison, la consommation journalière d'un Tadorne de Belon s'élève entre 51,2 et 192,4 g de masse sèche sans cendres.

Tableau 8-1 Estimation des consommations individuelles journalières minimales et maximales par espèce de limicoles, sur la base de leur masse moyenne mesurée dans cette étude (en gras) ou par Zwarts et al. (1990) et de leur métabolisme de base selon les équations de Wolff et al. (1976) et de Kersten et al. (1998) (AFDW= ash free dry weight ou poids sec sans cendres)

Nom latin	Nom vernaculaire	code	Zwarts et al. (1990) masse (g)	Wolff et al. (1976) Cmin (g _{AFDW} .jour ⁻¹)	Kersten et al. (1998) Cmax (g _{AFDW} .jour ⁻¹)
<i>Recurvirostra avosetta</i>	Avocette élégante	AV	279,5	18,7	100,9
<i>Calidris canutus</i>	Bécasseau maubèche	BM	141,5	11,4	73,6
<i>Calidris alpina</i>	Bécasseau variable	BV	50,5	5,4	45,7
<i>Limosa lapponica</i>	Barge rousse	BR	253,2	17,4	96,4
<i>Limosa limosa</i>	Barge à queue noire	BQN	366,3	22,7	114,4
<i>Tringa totanus</i>	Chevalier gambette	CG	132,9	10,9	71,5
<i>Pluvialis squatarola</i>	Pluvier argenté	PA	265,2	18,0	98,5
<i>Numenius arquata</i>	Courlis cendré	CC	718,2	37,0	156,3
<i>Numenius phaeopus</i>	Courlis corlieu		413,6	24,8	121,0
<i>Charadrius alexandrinus</i>	Gravelot à collier interrompu		38,3	4,4	40,2
<i>Charadrius hiaticula</i>	grand Gravelot		48,7	5,3	44,9
<i>Calidris ferruginea</i>	Bécasseau cocorli		51,6	5,5	46,1
<i>Calidris minuta</i>	Bécasseau minute		22,1	3,0	31,1
	autres chevaliers		107,6	9,4	64,9
	autres limicoles		80	7,6	56,5
	Tadorne de Belon		1125	51,2	192,4

L'impact des limicoles sur la capacité d'accueil du site se mesure en individus*jours (Tableau 8-2). Il est maximal pour les Bécasseaux variables avec plus de 1,7 millions d'individus*jours en estivage et de plus de 3,4 millions d'individus *jours en hivernage. L'impact des Tadorne de Belon ne peut être négligé car il atteint annuellement près de 1,2 millions d'individus*jours. Les Bécasseaux maubèches ont un impact élevé tout au long de l'année, soit annuellement 903 405 individus*jours. Les Barges à queue noire étant plus abondantes en hivernage, le nombre d'individus*jours atteint plus de 620 000 en hivernage contre 266 000 en estivage. Avec l'ensemble des autres limicoles, l'impact total en estivage atteint plus de 3,4 millions d'individus*jours en estivage et environ 6,4 millions d'individus *jours en hivernage.

En tenant compte de ce nombre d'individus*jours, la consommation annuelle des limicoles a pu être estimée (Tableau 8-3). Elle atteint au maximum environ 235 tonnes de masse sèche sans cendres pour les Bécasseaux variables et 225 tonnes pour les Tadorne de Belon. La consommation minimale de ces deux oiseaux atteint quant à elle respectivement près de 28 tonnes et 60 tonnes. En hivernage, les Barges à queue noire consomment entre 14 et 71 tonnes de masse sèche sans cendre, les Avocettes élégantes entre 9 et 48 tonnes, les Bécasseaux maubèches entre 5,6 et 35,8 tonnes et les Pluviers argentés entre 4,4 et 24,2 tonnes. Avec tous les autres oiseaux, la consommation atteint entre 102 et 532 tonnes de masse sèche sans cendres en hivernage et entre 48 et 264 tonnes en estivage.

Tableau 8-2 Nombre d'individus*jours des différentes espèces de limicoles et du Tadorne de Belon, présents sur l'anse de l'Aiguillon en estivage, en hivernage ou durant toute l'année

Nom vernaculaire	code	nb ind.jour		
		mars-oct	oct-mars	année
Avocette	AV	57 704	474 276	535 090
Bécasseau maubèche	BM	416 154	485 873	903 405
Bécasseau variable	BV	1 730 312	3 405 956	5 151 945
Barge rousse	BR	86 609	117 387	204 400
Barge à queue noire	BQN	266 369	620 308	889 779
Chevalier gambette	CG	71 935	20 023	91 737
Pluvier argenté	PA	325 647	246 130	571 894
Courlis cendré	CC	65 637	93 439	159 414
Courlis corlieu		20 697	0	20 592
Gravelot à collier interrompu		1 162	0	1 156
grand Gravelot		70 635	3 851	74 156
Bécasseau cocorli		260	15	274
Bécasseau minute		443	45	487
autres chevaliers		2 002	1 223	3 224
autres limicoles		30 908	151	30 903
Tadorne de Belon		284 681	881 991	1 171 559
Total		3 431 154	6 350 667	9 810 014

Tableau 8-3 Estimation des consommations spécifiques minimales et maximales en estivage, en hivernage ou durant toute l'année sur l'anse de l'Aiguillon

Nom vernaculaire	code	Cmin (tAFDW.ind.jour)			Cmax (tAFDW.ind.jour)		
		mars-oct	oct-mars	année	mars-oct	oct-mars	année
Avocette	AV	1,079	8,865	10,002	5,824	47,867	54,005
Bécasseau maubèche	BM	4,755	5,552	10,323	30,639	35,772	66,513
Bécasseau variable	BV	9,392	18,488	27,966	79,064	155,630	235,411
Barge rousse	BR	1,507	2,043	3,557	8,350	11,317	19,706
Barge à queue noire	BQN	6,055	14,099	20,224	30,474	70,967	101,796
Chevalier gambette	CG	0,786	0,219	1,002	5,145	1,432	6,561
Pluvier argenté	PA	5,860	4,429	10,290	32,075	24,243	56,329
Courlis cendré	CC	2,427	3,455	5,895	10,258	14,603	24,914
Courlis corlieu		0,514	0,000	0,511	2,505	0,000	2,492
Gravelot à collier interrompu		0,005	0,000	0,005	0,047	0,000	0,046
grand Gravelot		0,373	0,020	0,392	3,173	0,173	3,331
Bécasseau cocorli		0,001	0,000	0,002	0,012	0,001	0,013
Bécasseau minute		0,001	0,000	0,001	0,014	0,001	0,015
autres chevaliers		0,019	0,011	0,030	0,130	0,079	0,209
autres limicoles		0,234	0,001	0,234	1,747	0,009	1,747
Tadorne de Belon		14,563	45,119	59,932	54,776	169,706	225,423
Total		47,571	102,302	150,366	264,232	531,802	798,512

Il est également possible d'estimer la consommation par type de limicoles, en fonction de la longueur de leur bec, mesurée *in situ* ou dans la littérature. Ainsi, les limicoles à bec court (les quatre espèces de Bécasseaux, les Pluviers argentés et les deux espèces de Gravelots) ont une consommation totale comprise entre 28,5 et 215,8 tonnes de masse sèche sans cendres en hivernage et entre 20,4 et 145 tonnes en estivage (Tableau 8-4). En revanche, les limicoles à bec de moyenne longueur (tous les

Chevaliers et les autres limicoles) ont une consommation totale faible, comprise entre 0,2 et 1,5 tonnes de masse sèche sans cendres en hivernage et entre 1 et 7 tonnes en estivage. La consommation totale des limicoles à long bec (les Barges, les Courlis et l'Avocette) est élevée, comprise entre 28,5 et 144,8 tonnes de masse sèche sans cendres en hivernage et entre 11,6 et 57,4 tonnes en estivage. Enfin, la consommation des Tadornes de Belon reste inchangée.

Tableau 8-4 Estimation des consommations minimales et maximales des différents types d'oiseaux présents en estivage, en hivernage ou durant toute l'année sur l'anse de l'Aiguillon

	Cmin (tAFDW.ind.jour)			Cmax (tAFDW.ind.jour)		
	mars-oct	oct-mars	année	mars-oct	oct-mars	année
Limicoles à bec court	20,388	28,489	48,979	145,023	215,820	361,658
Limicoles à moyen bec	1,038	0,231	1,266	7,022	1,520	8,517
Limicoles à long bec	11,581	28,463	40,190	57,411	144,755	202,914
Tadorne de Belon	14,563	45,119	59,932	54,776	169,706	225,423

8.3.3. Estimation des stocks consommables

Le stock de mollusques disponibles sur les vasières intertidales de l'anse de l'Aiguillon atteint 367 tonnes de masse sèche sans cendres en mars 2002 et 331 tonnes en octobre 2002 (Tableau 8-5). La fraction ingestible et profitable atteint près de 48 tonnes de masse sèche sans cendres, soit 34 tonnes de bivalves et 13 tonnes d'hydrobies, en mars 2002 et près de 106 tonnes de masse sèche sans cendres, soit 39 tonnes de bivalves et 67 tonnes d'hydrobies, en octobre 2002. La fraction consommable par les limicoles à bec court s'élève à plus de 29 et 84 tonnes en mars et en octobre, celle consommable par les limicoles à bec moyen s'élève à plus de 45 et 100 tonnes et celle consommable par les limicoles à long bec s'élève à environ 353 et 318 tonnes de masse sèche sans cendres en mars et en octobre.

Tableau 8-5 Biomasse sèche sans cendres (en tonnes) de mollusques disponibles, ingestibles et profitables ou de bivalves ou d'hydrobies ingestibles et profitables et biomasse sèche sans cendres de ces mollusques consommables par les différents types de limicoles

Strates bathymétriques		SH	HS	MS	BS	s	Total
Biomasse sèche sans cendre (tonnes) en mars	Disponible	18,301	293,044	48,792	6,188	1,022	367,347
	Ingestible et profitable	1,790	34,038	10,231	1,814	0,036	47,908
	Ingestible et profitable en bivalves	0,947	25,867	5,932	0,853	0,031	34,473
	Ingestible et profitable en <i>H.ulvae</i>	0,842	8,171	4,299	0,961	0,004	13,435
	Consommable par les becs courts	1,269	19,811	6,968	1,345	0,019	29,411
	Consommable par les becs moyens	1,742	32,336	9,719	1,723	0,034	45,555
	Consommable par les becs longs	17,569	281,323	46,840	5,940	0,981	352,653
Biomasse sèche sans cendre (tonnes) en octobre	Disponible	1,970	260,771	60,748	6,800	1,159	331,448
	Ingestible et profitable	1,474	64,208	36,078	3,670	0,188	105,619
	Ingestible et profitable en bivalves	0,331	28,030	8,618	1,401	0,183	38,562
	Ingestible et profitable en <i>H.ulvae</i>	1,143	36,178	27,461	2,270	0,005	67,056
	Consommable par les becs courts	1,292	48,792	31,338	2,900	0,087	84,409
	Consommable par les becs moyens	1,457	60,998	34,274	3,487	0,179	100,395
	Consommable par les becs longs	1,891	250,340	58,318	6,528	1,113	318,190

8.3.4. Estimation des stocks consommés et renouvelés

Pour les mollusques consommables par les limicoles à bec court, le stock augmente de près de 55 tonnes entre mars et octobre (Tableau 8-6). En revanche, il diminue respectivement de 0,16 et 89,3 tonnes pour les limicoles à bec moyen et les limicoles à long bec. En outre, les biomasses en hydrobies ingestibles et profitables augmentent de près de 54 tonnes entre mars et octobre. Du fait de notre première hypothèse préliminaire, la situation est inversée entre octobre et mars.

La somme de ces différences entre stocks saisonniers et des consommations minimales par type d'oiseau permet d'estimer la biomasse minimale gagnée (plus de 75 tonnes pour la fraction consommable par les limicoles à bec court et 0,88 tonnes pour celle consommable par les limicoles à bec moyen) et perdue (près de 79 tonnes pour la fraction consommable uniquement par les limicoles à long bec) par les mollusques entre mars et octobre (Tableau 8-6). En revanche, les peuplements de mollusques consommables par les limicoles à bec court ont perdu environ 26 tonnes entre octobre et mars, tandis que les fractions consommables par les autres limicoles ont gagné plus de 109 tonnes de masse sèche sans cendres. Les peuplements d'hydrobies ont produit au minimum plus de 68 tonnes entre mars et octobre et perdu 8,5 tonnes entre octobre et mars.

Tableau 8-6 Estimation des biomasses minimales et maximales, consommables et consommées par les différents types de limicoles (en tonnes par saison sur l'anse) pendant l'estivage et l'hivernage et des conséquences sur les stocks de mollusques (en tonnes par saison sur l'anse) et leur production nette (en g.m² par saison ou par an)

	min		max	
	mars-oct	oct-mars	mars-oct	oct-mars
Consommable par les becs courts	54,998	-54,998	54,998	-54,998
Consommable par les becs moyens	-0,158	0,158	-0,158	0,158
Consommable par les becs longs	-89,303	89,303	-89,303	89,303
Ingestible et profitable en <i>H.ulvae</i>	53,621	-53,621	53,621	-53,621
Consommation par les becs courts	20,388	28,489	145,023	215,820
Consommation par les becs moyens	1,038	0,231	7,022	1,520
Consommation par les becs longs	10,503	19,598	51,587	96,888
Consommation par Tadornes	14,563	45,119	54,776	169,706
Biomasse gagnée ou perdue par le peuplement de mollusques	75,386	-26,509	200,021	160,822
	0,880	0,389	6,864	1,678
Biomasse gagnée ou perdue par les populations d' <i>H.ulvae</i>	-78,800	108,901	-37,716	186,190
	68,184	-8,502	108,398	116,085
Production nette du peuplement de mollusques	-0,064	2,081	4,252	8,764
		2,017		13,016
Production nette des populations d' <i>H.ulvae</i>	1,714	-0,214	2,724	2,918
		1,500		5,642

La somme des différences entre stocks saisonniers et des consommations maximales par type d'oiseau permet d'estimer la biomasse maximale produite (plus de 200 tonnes pour la fraction consommable par les limicoles à bec court et 7 tonnes pour celle consommable par les limicoles à bec moyen) et perdue (près de 38 tonnes pour la fraction consommable uniquement par les limicoles à long bec) par les mollusques entre mars et octobre (Tableau 8-6). En revanche, entre octobre et mars, les peuplements de mollusques ont produit au total près de 349 tonnes de masse sèche sans cendres. De même, les populations d'hydrobies ont produit au maximum plus de 116 tonnes entre octobre et mars contre 108 tonnes entre mars et octobre.

La production nette minimale des mollusques est légèrement négative entre mars et octobre et positive entre octobre et mars, mais pour les hydrobies seules la production est uniquement estivale (Tableau 8-6). La production nette maximale varie de 4,3 à 8,8 g.m⁻² par saison pour les mollusques et entre 2,7 et 2,9 g.m⁻² par saison pour les hydrobies. Pour soutenir la consommation par les limicoles et retrouver leur état d'équilibre, les peuplements de mollusques doivent donc produire entre 2 et 13 g de matière sèche sans cendre.m⁻².an⁻¹. De même, pour soutenir la consommation par les Tadornes de Belon, les hydrobies doivent produire entre 1,5 et 5,6 g de matière sèche sans cendres.m⁻².an⁻¹.

8.4. Discussion : Ecologie alimentaire des limicoles

L'écologie alimentaire des limicoles dépend de multiples facteurs s'exerçant à trois niveaux : celui de leur ressource trophique, celui de leur environnement ou celui des limicoles eux-mêmes.

En effet, le régime alimentaire des limicoles dépend fortement de la **structuration des communautés benthiques** dont ils se nourrissent. La sélectivité des proies se fait en fonction de leur **disponibilité** (abondance et biomasse), de leur **accessibilité** (selon leur profondeur d'enfouissement ou leur détectabilité) et de leur **profitabilité** (valeur énergétique selon leur taille ou leur masse, par rapport au coût de leur chasse-préhension-digestion).

Le comportement alimentaire des limicoles dépend également spatialement de facteurs **édaphiques** (pénétrabilité, nature, texture et hygrométrie des sédiments) (Quammen 1982, Kelsey & Hassall 1989, Mouritsen & Jensen 1992) et temporellement de cycles **saisonniers** (température, pluviométrie et vent) (Wiersma & Piersma 1994), **nyctéméraux** (activité diurne et nocturne) et **tidaux** (hauteur d'eau, durée et surface d'émersion).

Enfin, le régime alimentaire des limicoles est en partie déterminé par les **différentes stratégies alimentaires** adoptées par les limicoles en fonction de leurs capacités :

- 1- **morphologiques** pour la préhension et l'ingestion de leurs proies (longueur du bec, puissance du bec, largeur de la bouche),
- 2- **sensorielles** pour la détection de leurs proies (vue, toucher et odorat), et
- 3- **physiologiques** pour la digestion et le stockage des réserves (taille et puissance du gésier, dépenses énergétiques liées au métabolisme de base et aux différentes activités).

8.4.1. Différentes stratégies alimentaires

8.4.1.1. Guildes et techniques de nourrissage

Différentes stratégies alimentaires peuvent donc être adoptées par les limicoles, en fonction du site de nourrissage (sur le sédiment ou dans l'eau), de la technique de recherche des proies et des mouvements du bec. Ainsi, Ntiamoa-Baidu *et al.* (1998) ont classé les limicoles présents sur la lagune du Ghana dans le golfe de Guinée en **trois guildes**¹⁴ :

- 1- celle des limicoles **chassant à vue** sur les sédiments (dont font partie les Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* et les Chevaliers gambettes *Tringa totanus*),
- 2- celle des limicoles à **chasse tactile** dans les sédiments (les Barges *Limosa limosa* et *L. lapponica*, le Courlis cendré *Numenius arquata* et le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*) et
- 3- celle des limicoles se nourrissant **dans l'eau** (les Avocettes élégantes *Recurvirostra avosetta*).

Les principales techniques de recherche de la nourriture chez les Charadriidés sont le **sondage** (ou probing) ou le **picorage** (ou pecking) (Cramp *et al.* 1983). Elles peuvent être plus ou moins rapides et sont souvent utilisées en alternance (Tableau 8-7). Ainsi, si le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* utilise uniquement le picorage, le Chevalier gambette *Tringa totanus* alterne entre picorage préférentiel, et sondage et retournement des sédiments. Les Barges, *Limosa limosa* et *L. lapponica*, pratiquent préférentiellement le sondage (qui peut-être rapide ou très efficace par labourage chez *L. limosa*) et occasionnellement le picorage. Les Barges rousses peuvent également piétiner la surface des sédiments, afin de faire remonter leurs proies sous l'effet du tremblement. Les Courlis cendrés *Numenius arquata* pratiquent indifféremment les deux techniques, mais ils sont capables d'empaler de grosses proies, contrairement aux autres limicoles qui avalent directement de plus petites proies. Les Bécasseaux *Calidris canutus* et *C. alpina* picorent volontiers en surface, mais sont essentiellement

¹⁴ Root (1965) a introduit le concept de « groupe fonctionnel d'espèces » ou « guildes », définie comme un assemblage d'espèces exploitant les mêmes classes de ressources de manière similaire. Les guildes peuvent être définies *a posteriori* au moyen de classifications basées sur des données de régime alimentaire, de comportement de nourrissage et de choix d'habitat (Holmes & Recher 1986) ou *a priori* sur la base de caractères morphologiques (Ricklefs & Travis 1980).

fouisseurs. Le Bécasseau variable *C. alpina* pratique en général des sondages plus rapides que le Bécasseau maubèche *C. canutus*, lequel prend parfois le temps de labourer les sédiments pour rechercher ses proies. Enfin, l'Avocette *Recurvirostra avosetta* utilise peu le picorage, mais plutôt des techniques particulières aux sédiments immergés : le remuage et le **fauchage** (par des mouvements elliptiques ou des mouvements de balancier de droite à gauche dans l'eau ou dans les tous premiers centimètres de vase molle). Sur l'anse de l'Aiguillon, cette technique de nourrissage chez l'Avocette peut être observée le long des petits canaux bordant le port du Pavé.

Tableau 8-7 Techniques de nourrissage adoptées par les principales espèces de limicoles (d'après Cramp et al. 1983)

technique de nourrissage		BV	BM	BQN	BR	AV	CG	PA	CC
terme anglais	terme français	<i>Calidris alpina</i>	<i>Calidris canutus</i>	<i>Limosa limosa</i>	<i>Limosa lapponica</i>	<i>Recurvirostra avosetta</i>	<i>Tringa totanus</i>	<i>Pluvialis squatarola</i>	<i>Numenius arquata</i>
<i>pecking</i>	picorage ou becquetage	*	*	*	*	*	**	***	*
<i>probing</i>	fouissage ou sondage	**	**	**	**		*		*
<i>stitching</i>	sondage rapide	*		*					
<i>ploughing</i>	labourage		*	*					
<i>stirring</i>	remuage					*			
<i>scything</i>	fauchage					**			
<i>turning over</i>	retournement						*		
<i>jabbing</i>	empalement								*
<i>foot-trembling</i>	piétinement				*				

8.4.1.2. Morphologie et stratégies alimentaires

Différentes études ont mis en évidence la relation entre **morphologie et stratégie alimentaire** (par ex. Lifjeld 1984, Swennen *et al.* 1993). Mais Barbosa & Moreno (1999) sont les premiers à avoir étudié le caractère évolutif de cette relation. Leurs résultats montrent une évolution de la stratégie de nourrissage du « pecking » (picorage ou becquetage, considéré comme la stratégie historiquement initiale chez les oiseaux (Zweers 1991, Zweers & Gerritsen 1997) au « probing » (fouillage ou sondage). Ainsi, Barbosa & Moreno (1999) ont montré une co-évolution entre la **morphologie du bec** (plus long et avec plus de chémorécepteurs) et la stratégie de nourrissage. Le nourrissage tactile nécessite en effet une capacité de **pénétration élevée, grâce à un bec long et fin**, souvent aplati verticalement ou horizontalement (Barbosa & Moreno 1999).

En comparant nos résultats de mensuration à ceux (Tableau 8-8) issus d'une synthèse bibliographique (Cramp *et al.* 1983) et en tenant compte du **dimorphisme sexuel marqué**, il est parfois possible de distinguer les limicoles capturés selon leur sexe. En général, les femelles sont plus massives et plus grandes que les mâles, avec un bec et des pattes plus longs que ceux des mâles. Ce dimorphisme sexuel est très marqué chez les bécasseaux, les barges, le Chevalier gambette ou le Courlis cendré, mais il est moins important chez le Pluvier argenté (Tableau 8-8). En outre, l'Avocette élégante est la seule espèce présentée, avec un dimorphisme sexuel inversé, avec des mâles plus gros et grands que les femelles.

Sur l'anse de l'Aiguillon, les **mesurations du bec** des 27 individus capturés ont permis de distinguer trois classes de limicoles : les limicoles à long bec, représentés par les Barges à queue noire, les limicoles à bec moyen, représentés par les Chevaliers gambettes et les limicoles à becs courts, représentés par les Bécasseaux maubèches et variables et les Pluviers argentés. En outre, sur la base des informations de dimorphisme chez ces espèces (Tableau 8-8), nous pouvons constater que deux des Barges à queue noire capturées ont une longueur de bec comprise dans la classe de taille des mâles de la sous-espèce *Limosa limosa islandica*, tandis que la troisième possède un bec compris dans la classe de taille des femelles de la sous-espèce *Limosa limosa limosa*. De même, pour les Chevaliers gambettes, la longueur des becs mesurés *in situ* (entre 3,95 et 4,3 cm) est comprise dans les classes de taille de la littérature (3,8 à 4,8 cm). En outre, il semble que nous ayons capturé 3 mâles et 3 femelles de Chevaliers *Tringa totanus*. Pour les Bécasseaux maubèches, les mesures de bec de 3,2 et 3,5 cm semblent montrer qu'au moins l'un des deux individus capturés était un mâle de la sous-espèce *Calidris canutus islandica*. Pour les Bécasseaux variables, l'ensemble des mensurations semblent montrer que les deux individus capturés le 21 et le 22 novembre 2003 sont un mâle et une femelle de la sous-espèce *Calidris alpina schinzii*, de même qu'un mâle capturé le 19 janvier 2004. Les 4 individus capturés le 22 décembre 2003 seraient des femelles de la sous-espèce *Calidris alpina alpina*. Enfin, les autres individus capturés en janvier 2003 seraient 3 femelles et 2 mâles de la sous-espèce *Calidris alpina alpina*. Pour les Pluviers argentés *Pluvialis squatarola*, les classes de tailles entre mâles et femelles sont trop recouvrantes pour que l'on puisse déterminer le sexe des individus capturés en novembre et janvier 2003.

L'analyse du Tableau 8-8 permet également de constater que la plupart des *Scolopacidae* ont un **bec plus long que leurs pattes**, adapté à une stratégie purement tactile. En effet, le Courlis cendré possède un bec de 10 à 17 cm de long pour des pattes de 8 cm en moyenne. Les Barges ont un bec de 9 cm en moyenne, pour des pattes de l'ordre de 5 cm chez la Barge rousse et 8 cm chez la Barge à queue noire (Tableau 8-8). Les Bécasseaux ont les pattes les plus courtes, d'environ 3 cm soit 84 % de la longueur de leur bec pour *Calidris alpina* et 3,4 cm soit 93 % de la longueur de leur bec pour *Calidris canutus* (Tableau 8-8). Au contraire, *Tringa totanus* est le seul *Scolopacidae* avec un bec représentant 85 % de la longueur des pattes (de l'ordre de 4,2 cm contre 5 cm), adapté à une stratégie purement visuelle. De même, le *Charadriidae* *Pluvialis squatarola* possède des pattes plus longues (47 mm) permettant d'augmenter leur aire de prospection et de compenser leur bec plus court (29 mm). Ils prospectent donc en surface des sédiments secs, en alternant des pauses et des déplacements. L'analyse des proportions bec-pattes confirme donc l'hypothèse de Zweers & Gerritsen (1997), selon laquelle les limicoles à **long bec sont adaptés à une stratégie de nourrissage tactile**, tandis que les limicoles à **bec court sont adaptés à une stratégie de nourrissage visuelle**.

En outre, si les limicoles à bec court ont un taux d'évolution faible, les *Scolopacidae* montrent un taux d'évolution plus rapide de même que les *Recurvirostridae* (Barbosa & Moreno 1999). En effet, l'Avocette est le limicole ayant les pattes les plus longues (jusqu'à 9 cm de long pour les mâles), adaptées à une stratégie visuelle. Toutefois, son long bec incurvé de 8 cm de long, apparaît comme une parfaite adaptation à la stratégie par toucher direct dans l'eau.

En comparant nos résultats de pesée des limicoles capturés à ceux (Tableau 8-8) issus d'une synthèse bibliographique (Cramp *et al.* 1983), nous constatons que les individus capturés sur l'anse de l'Aiguillon ont une masse élevée, supérieure à celle estimée par Zwarts *et al.* (1990) et, pour les Chevaliers gambettes, également supérieure à la masse maximale estimée par Cramp *et al.* (1993).

En outre, l'analyse du Tableau 8-8 permet de distinguer **quatre classes de tailles** dans les principales espèces de limicoles. Les Bécasseaux variables sont les plus petits, avec une envergure moyenne de l'ordre de 40 cm de long et une longueur alaire de 10,5 à 12,4 cm. Les **longueurs alaires** mesurées sur l'anse de l'Aiguillon sont donc moyennes, de $11,7 \pm 0,1$ cm chez les Bécasseaux variables. Les Bécasseaux maubèches et les Chevaliers gambettes sont de tailles moyennes, avec une envergure de l'ordre de 60 cm et une longueur alaire comprise entre 16,1 et 18,1 cm pour les maubèches et entre 15 et 16,6 cm pour les gambettes. Les **longueurs alaires** mesurées sur l'anse de l'Aiguillon sont donc moyennes, de $16,4 \pm 0,2$ cm chez les Bécasseaux maubèches et $16,2 \pm 0,1$ cm chez les Chevaliers gambettes. Les Barges, l'Avocette et le Pluvier argenté sont de grande taille. Ils ont une envergure de l'ordre de 80 cm de long. Enfin, le limicole le plus gros est le Courlis cendré. Il peut atteindre jusqu'à 100 cm d'envergure et peser plus d'un kilo, mais sa masse moyenne est de 718 g.

Cependant, ces différences morphologiques ne résultent pas d'une co-évolution avec la **stratégie de mouvement pendant la chasse** (Barbosa & Moreno 1999). En effet, si les limicoles pratiquant une chasse en continu doivent être plus endurants que ceux réalisant des pauses, ils n'ont pas de différences morphologiques (Barbosa & Moreno 1999), mais sont probablement capables de **maximiser leur métabolisme aérobique**. Le comportement des Bécasseaux du genre *Calidris* ou des Chevaliers du genre *Tringa* varie cependant fortement entre « pecking » et « probing » en fonction de nombreux facteurs autres que morphologiques, et notamment en fonction de la compétition pouvant constituer une forte pression de sélection (Baker & Baker 1973).

Tableau 8-8 Morphologie (longueur en mm et masse en g) des huit principales espèces de limicoles hivernant sur l'anse de L'Aguilillon, d'après les revues bibliographiques de Cramp et al. (1983) et d'après *Zwarts et al. (19906)

		longueur adultes mâle/femelle (IC) en mm							masse en g (IC)		
		totale	envergure	ailer	queue	bec	tarse	doigt	mâles	femelles	moy*
BV	<i>Calidris alpina alpina</i>	(160-200)	(380-430)	115/117 (109-123)	49,2/49,3 (42-58)	31,1/32,9 (27-36)	24,4/25,6 (23-27)	21,6/21,8 (21-23)	50,6 (44-60)	55 (45-65)	42
	<i>Calidris alpina schinzii</i>	(160-200)	(380-430)	112/115 (105-124)	46,8/47,5 (40-58)	28,7/31,7 (23-36)	24,1/25,1 (22-28)	21,1/22,3 (20-24)	44,2 (40-48)	49,6 (47-56)	42
	<i>Calidris alpina arctica</i>	(160-200)	(380-430)	112/116 (107-122)	47,6/48,3 (44-56)	26,1/29,5 (23-32)	22,8/23,4 (22-25)	20,1/21,3 (19-22)	41 (39-42)	45 (37-57)	42
BM	<i>Calidris canutus islandica</i>	(230-250)	(570-610)	169/173 (162-181)	62 /61,6 (58-66)	32,6/34,4 (30,5-36,5)	30,5/31,4 (28,6-34,6)	24,6/25,2 (23,5-27,5)	(93-215)	(103-169)	119,4
	<i>Calidris canutus canutus</i>	(230-250)	(570-610)	167/170 (161-176)	58,8/59,7 (56-63)	34,3/36,6 (32,8-40,4)	31,4/31,6 (28,6-34,9)	25,4/25,6 (24,8-26,6)	(93-215)	(103-169)	119,4
BQN	<i>Limosa limosa limosa</i>	(400-440)	(700-820)	207/218 (194-231)	76,5/77,9 (64-88)	92,1/107 (81-122)	72,9/81,2 (63-91)	43,8/47,2 (42-51)	(160-400)	(244-500)	250
	<i>Limosa limosa islandica</i>	(400-440)	(700-820)	206/216 (200-224)	75,1/73 (72-80)	79,6/89,5 (76-84)	68,7/78,2 (63-83)		(160-400)	(244-500)	250
BR	<i>Limosa lapponica</i>	(370-390)	(700-800)	210/223 (203-230)	73,9/77,9 (66-89)	80,4/97,7 (72-106)	52,3/55,5 (48-59)		272 (195-383)	330 (262-447)	253,2
AV	<i>Recurvirostra avosetta</i>	(420-450)	(770-880)	226/225 (219-231)	84,5/83,2 (78-90)	86,1/78,3 (72-91)	88,9/82,4 (77-94)	42,9/41,1 (38-46)	(231-435)	(228-388)	279,5
CG	<i>Tringa totanus totanus</i>	(270-290)	(590-660)	159/161 (150-166)	64,8/64,4 (60-70)	41,7/42,7 (38-48)	49,4/49,7 (45-54)	31,5/32,3 (30-34)	117 (102-137)	126 (109-138)	107,6
PA	<i>Pluvialis squatarola</i>	(270-300)	(710-830)	197/199 (189-212)	75,9/73,6 (70-83)	28,9/29 (27-31)	46,8/47 (44-50)	32,1/32,4 (30-34)	(223-318)	(223-318)	187,4
CC	<i>Numenius arquata arquata</i>	(500-600)	(800-1000)	292/310 (276-326)	109/113 (103-119)	121/153 (108-168)	79,1/84,5 (74-90)	45,6/48,2 (43-52)	(500-1010)	(680-1360)	718,2

8.4.2. Consommation par les limicoles

8.4.2.1. Consommation sur le site de l'Aiguillon

Notre étude a mis en évidence la forte variabilité des estimations de consommation possibles d'après les équations publiées dans la littérature. Ceci démontre l'intérêt de réaliser plus de mesures *in situ* du métabolisme de base des limicoles et de leur taux de prise énergétique journalier en diverses latitudes du globe. Toutefois, ces premières estimations sur l'anse de l'Aiguillon ont permis de montrer l'impact élevé des Bécasseaux variables et des Tadornes de Belon en individus*jours sur les vasières intertidales. La consommation totale a été estimée entre 150 et 799 tonnes de masse sèche sans cendres, dont environ 30 % par les Tadornes de Belon, 43 % par les limicoles à bec court et 27 % par les limicoles à bec moyen à long. D'après nos estimations, le stock de mollusques ingestible et profitable présent sur la zone intertidale atteint 13 et 67 tonnes d'hydrobies en mars et en octobre, et 34 et 59 tonnes de bivalves en mars et en octobre dont 45 % sont accessibles aux limicoles à bec court et 95 % à ceux ayant un bec de longueur moyenne. Le stock de mollusques consommables par les limicoles à long bec atteindrait en revanche 353 tonnes en mars et 318 tonnes en octobre.

En considérant la consommation par les limicoles et la part du peuplement de mollusques gagnée par les recrutements ou perdue par la mortalité naturelle ou via d'autres prédateurs, nous avons pu estimer que la production de mollusques devait être de 2 à 13 g.m⁻².an⁻¹ pour pouvoir maintenir leurs populations dans un état d'équilibre. Cette estimation inclut les 1,5 à 5,6 g.m⁻².an⁻¹ de matière sèche sans cendres devant être produits par les hydrobies pour maintenir leur population face à la prédation par les Tadornes de Belon.

Il semble donc que **la capacité d'accueil de l'anse de l'Aiguillon pour les limicoles ne soit pas atteinte**. En effet, même en tenant compte uniquement du peuplement de mollusques, les estimations de production secondaire nécessaire au renouvellement des stocks sont dans la gamme de celles estimées pour les principaux bivalves (Chapitre 5). Il serait cependant intéressant de pouvoir également estimer la production secondaire des hydrobies, dont on a pu observer de forts recrutements.

Ces résultats centrés sur les mollusques devraient, en outre, être complétés par des estimations des stocks et des productions secondaires des autres taxons, car le régime des limicoles est connu pour être très diversifié.

8.4.2.2. Différents régimes alimentaires des limicoles

Selon leurs différentes stratégies de nourrissage et leurs capacités morphologiques, différents régimes alimentaires peuvent être adoptés par les limicoles (Tableau 8-9). Ces régimes alimentaires varient également en fonction de la disponibilité des proies et du site de nourrissage. Ainsi, sur les

aires d'estivage, les limicoles pourront se nourrir d'**insectes** (Guillou & Debenay 1988) ou de leurs larves, d'araignées, de végétaux (tiges, bourgeons ou graines) et même de jeunes amphibiens (Cramp *et al.* 1983). Des insectes sont également observés dans les fèces de limicoles en hivernage, tels que les Avocettes *Recurvirostra avosetta* sur la presqu'île Guérandaise (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1999), les Chevaliers gambettes *Tringa totanus*, les Barges à queue noire *Limosa limosa* ou les Barges rousses *Limosa lapponica* en baie de Cadiz (Perez-Hutardo *et al.* 1997) ou les Bécasseaux variables *Calidris alpina* à l'embouchure du Tees (Evans *et al.* 1979). Perez-Hutardo *et al.* (1997) ont été surpris de trouver des graines de **plantes** halophiles dans les fèces de *Tringa totanus* et *Limosa lapponica* dans les marais adjacents à la baie de Cadiz. La plupart des limicoles sont également capables d'ingérer de petits **poissons** tels que *Pomatoschistus microps* (Tableau 8-9).

Pourtant, sur les aires d'hivernage, sur les vasières intertidales notamment, les limicoles ont un régime généralement plus **benthivore**, plus ou moins dominé par les mollusques, les crustacés ou les annélides (Tableau 8-9). Parmi les annélides, de nombreuses espèces de polychètes (par exemples : *Arenicola*, *Notomastus*, *Scoloplos*, *Lanice* ...) et d'oligochètes (Evans *et al.* 1979, Moreira 1995) sont connues pour faire partie du régime alimentaire des limicoles. Parmi les crustacés, de nombreux décapodes (par ex. *Crangon*) et amphipodes (par ex. *Gammarus*) selon Scheiffarth (2001), ainsi que des ostracodes et copépodes selon Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* (1999), sont mangés par les limicoles.

Toutefois, les proies préférentielles des principaux limicoles se partagent surtout entre :

- ***Hediste* (= *Nereis*) *diversicolor*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Bengtson & Svensson 1968, Evans *et al.* 1979, Worrall 1984, Le V. Dit Durell & Kelly 1990, Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997, Cabral *et al.* 1999), *Calidris canutus* (Evans *et al.* 1979, Piersma *et al.* 1993b), *Limosa limosa* (Moreira 1994), *Limosa lapponica* (Goss-Custard *et al.* 1977a, Perez-Hutardo *et al.* 1997, Scheiffarth 2001), *Pluvialis squatarola* (Turpie & Hockey 1996, Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997), *Tringa totanus* (Evans *et al.* 1979, Pienkowski 1981), *Numenius arquata* (Pienkowski 1981, Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997, Boileau *et al.* 2002), ou *Recurvirostra avosetta* (Moreira 1995),
- ***Hydrobia ulvae*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Bengtson & Svensson 1968, Evans *et al.* 1979, Worrall 1984, Le V. Dit Durell & Kelly 1990, Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997, Cabral *et al.* 1999), *Calidris canutus* (Evans *et al.* 1979, Dekinga & Piersma 1993, Piersma *et al.* 1993a, Moreira 1994), *Limosa limosa* (Moreira 1994, Perez-Hutardo *et al.* 1997), *Limosa lapponica* (Goss-Custard *et al.* 1977a), *Pluvialis squatarola* (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997), *Tringa totanus* (Evans *et al.* 1979, Pienkowski 1981), ou *Recurvirostra avosetta* (Moreira 1995, Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.* 1999)

- ***Macoma balthica*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Evans *et al.* 1979, Worrall 1984, Le V. Dit Durell & Kelly 1990), *Calidris canutus* (Evans *et al.* 1979, Dekinga & Piersma 1993, Piersma *et al.* 1993a), *Limosa limosa* (Moreira 1994, Perez-Hutardo *et al.* 1997), *Limosa lapponica* (Goss-Custard *et al.* 1977a, Scheiffarth 2001), *Tringa totanus* (Evans *et al.* 1979, Pienkowski 1981), ou *Recurvirostra avosetta* (Moreira 1995)

- ***Cerastoderma edule*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Le V. Dit Durell & Kelly 1990, Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997, Cabral *et al.* 1999). *Calidris canutus* (Dekinga & Piersma 1993, Piersma *et al.* 1993a), *Limosa lapponica* (Goss-Custard *et al.* 1977a, Scheiffarth 2001), *Numenius arquata* (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997) ou *Recurvirostra avosetta* (Moreira 1995)

- ***Scrobicularia plana*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Cabral *et al.* 1999), *Calidris canutus* (Moreira 1994), *Limosa limosa* (Moreira 1994), *Numenius arquata* (Boileau *et al.* 2002) ou *Recurvirostra avosetta* (Moreira 1995)

- ***Corophium volutator*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Evans *et al.* 1979), *Calidris canutus* (Evans *et al.* 1979), *Tringa totanus* (Goss-Custard *et al.* 1977a), ou *Pluvialis squatarola* (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997)

- ***Carcinus maenas*** : présent dans les fèces de *Calidris alpina* (Evans *et al.* 1979, Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997, Cabral *et al.* 1999), *Calidris canutus* (Piersma *et al.* 1993a), *Limosa lapponica* (Goss-Custard *et al.* 1977a, Scheiffarth 2001), *Pluvialis squatarola* (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997) ou *Numenius arquata* (Le Dréan-Quéneq'hdu & Mahéo 1997).

En outre, les limicoles ne capturent pas uniquement des proies entières. Par exemple, il arrive que les polychètes se cassent. De même, les limicoles prélèvent parfois uniquement les siphons des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. La biomasse constituée par les siphons de *S. plana* peut représenter jusqu'à 32 % de biomasse sèche sans cendres du régime alimentaire des limicoles (Moreira 1997). En outre, *S. plana* est capable de reconstituer ses siphons en quelques jours (Zwarts 1986, Zwarts *et al.* 1994), mais les individus amputés sont plus vulnérables aux prédateurs tant que la longueur de leur siphon ne permet pas de s'enfourer plus profondément (Zwarts 1986). La part de la masse totale de ces bivalves dévolue aux siphons peut atteindre 1 à 5 % (Zwarts 1986, Zwarts & Wanink 1989). Par conséquent, il s'agit d'une production secondaire non estimée, mais tout de même accessible aux limicoles, qui contribue à la capacité d'accueil du site pour l'hivernage et l'estivage de ces oiseaux d'eau.

Tableau 8-9 Régimes alimentaires des huit principales espèces de limicoles d'après les revues bibliographiques de Cramp et al. (1983)

	BV <i>Calidris alpina</i>	BM <i>Calidris canutus</i>	BQN <i>Limosa limosa</i>	BR <i>Limosa lapponica</i>
insectes	petits adultes et larves de diptères (<i>Chironomidae</i> , <i>Tipulidae</i> en nidification ; et <i>Ephydriidae</i> , <i>Muscidae</i> en hivernage), de coléoptères (<i>Carabidae</i> , <i>Staphylinidae</i> , <i>Curculionidae</i> en nidification ; et <i>Hydrophilidae</i> , <i>Haliplidae</i> en hivernage), de tricoptères, hyménoptères, éphéméroptères	larves et adultes de diptères (<i>Chironomidae</i> , <i>Tipulidae</i> , <i>Empididae</i> , <i>Bibionidae</i> , <i>Muscidae</i> , <i>Dolichopodidae</i>) et de lépidoptères (<i>Byrdia</i> , <i>Dasychira groenlandica</i>), Trichoptères, <i>Chrysomela</i> , <i>Staphylinidae</i> , <i>Apidae</i> et <i>Araneae</i>	petits adultes et larves de diptères (<i>Chironomidae</i> , <i>Simuliidae</i> , <i>Tabanidae</i> , <i>Tipulidae</i>) et de coléoptères (<i>Chrysomelidae</i> , <i>Curculionidae</i> , <i>Dystiscidae</i> , <i>Hydrophilidae</i> , <i>Silphidae</i> , <i>Cerambycidae</i> , <i>Carabidae</i> , <i>Scarabaeidae</i> , <i>Buprestidae</i> , <i>Elateridae</i>), d'Ephéméroptères et de lépidoptères, ainsi que <i>Acridae</i> , <i>Tettigoniidae</i> , <i>Gryllotalpidae</i> , et <i>Odonata</i> , <i>Corixa</i> , <i>Nepa</i> , <i>Ilyocoris</i> , <i>Notonecta</i> , <i>Nanatra</i>	petits adultes et larves de diptères (<i>Tipulidae</i>), de coléoptères (<i>Carabidae</i> , <i>Chrysomelidae</i> , <i>Curculionidae</i>), des larves de lépidoptères
crustacés	crustacés planctoniques, amphipodes, décapodes (<i>Carcinus</i> , <i>Crangon</i>), mysidacés, cladocères, <i>Artemia salina</i>	<i>Gammaridea</i> , <i>Cummacea</i> et <i>Carcinus maenas</i> , <i>Corophium volutator</i> , <i>Gammarus locusta</i> , <i>Balanus</i> , <i>Crangon crangon</i>	crustacés, <i>Lepidurus apus</i>	<i>Balanus</i> , <i>Gammarus</i> , <i>Corophium</i> , <i>Talitrus</i> , <i>Jaera</i> , <i>Carcinus</i> , <i>Crangon</i> , <i>Ammodytes</i>
mollusques	escargots et limaces en nidification ; <i>Hydrobia</i> , <i>Littorina</i> , <i>Rissoa</i> , <i>Theodoxus</i> , <i>Macoma</i> , <i>Cardium</i> , <i>Tellina</i> , <i>Mytilus</i> en hivernage	<i>Paludestrina</i> , <i>Littorina</i> , <i>Tellina tenuis</i> , <i>Macoma balthica</i> , <i>Cardium edule</i> , <i>C. fasciatum</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>Rissoa</i> , <i>Zua</i> , <i>Limosa fruticosa</i> , <i>Mya arenaria</i> , <i>Homalogyra atomus</i> , <i>Retusa</i> , <i>Hydrobia ulvae</i> , <i>H. ventrosa</i> , <i>Paludina muriatica</i> , <i>Lithoglyphus</i>	<i>Lymnaea</i> , <i>Planorbis</i> , <i>Vallonia</i> , <i>Succinea</i> , <i>Valvata</i> , <i>Bithynia</i> , <i>Abida</i> , <i>Chondrula</i> , <i>Lithoglyphus</i> , <i>Macoma</i>	<i>Macoma</i> , <i>Hydrobia</i> , <i>Littorina</i>
annélides	<i>Oligochaeta</i> en nidification ; <i>Polychaeta</i> en hivernage : <i>Nereis</i> , <i>Scoloplos</i> , <i>arenicola</i>	<i>Polychaeta</i> , <i>Oligochaeta</i> et principalement <i>Nereis diversicolor</i>	<i>Lumbricidae</i> , <i>Nereis</i> , <i>Arenicola marina</i>	<i>Polychaeta</i> , principalement <i>Nereis diversicolor</i> , <i>Arenicola marina</i> , <i>Lumbricus</i> et <i>Heteromastus</i>
végétaux	plantules (<i>Ruppia</i> , <i>Scirpus</i> , <i>Najas</i>) et parties végétatives (<i>Zostera</i>)	plantules, bourgeons et graines de plantes (<i>Alopecurus</i> , <i>Poa</i> , <i>Puccinellia</i> , <i>Phippsia</i>), inflorescence de <i>Carex</i> , tige de <i>Polytrichum</i> , parties végétatives de <i>Potentilla</i> , <i>Chenopodium</i> , <i>Ranunculus</i> , <i>Papaver</i> , <i>Saxifraga oppositifolia</i> , et algues vertes <i>Glaeocapsa magna</i>	plantules de <i>Polygonum</i> , <i>Ranunculus</i> , <i>Astragalus</i> , <i>Phlomis</i> , <i>Rorippa</i> , <i>Empetrum</i> , <i>Glyceria</i> , <i>Triticum</i> , <i>Avena</i> , <i>Carex</i> , <i>Potamogeton</i> , <i>Cyperus esculentus</i>	occasionnellement des plantules
poissons	<i>Pomatoschistus microps</i> , <i>Cobitis</i>	<i>Pomatoschistus microps</i>	œufs	-
amphibiens	-	-	œufs de grenouilles et têtards	-
arachnides et autres	<i>Arachnida</i>	hydrozoaires et <i>Asteroidea</i>	<i>Arachnida</i>	-

Tableau 5-7 (suite)

AV	CG	PA	CC	
<i>Recurvirostra avosetta</i>	<i>Tringa totanus totanus</i>	<i>Pluvialis squatarola</i>	<i>Numenius arquata</i>	
adultes, nymphes et larves de diptères (<i>Ephydriidae</i> , <i>Dolichopodidae</i> , <i>Chironomidae</i> , <i>Culicidae</i> , <i>Tipulidae</i>) et de coléoptères (<i>Dystiscidae</i> , <i>Hydrophilidae</i> , <i>Haliplidae</i> , <i>Carabidae</i> , <i>Staphylinidae</i>), ainsi que <i>Corixa</i> , <i>Sigara</i> et <i>Nemoura</i>	petits adultes et larves d'éphéméroptères, et <i>Odonata</i> , <i>Gerris</i> , <i>Corixa</i> , <i>Ilyocoris</i> , <i>Notonecta</i> ; de diptères (<i>Chironomidae</i> , <i>Atherix</i> , <i>Eristalis</i> , <i>Tipula</i>) et de coléoptères (<i>Chrysomela</i> , <i>Cybister</i> , <i>Dystiscus</i> , <i>Haliplus</i> , <i>Silpha</i> , <i>Aphodius</i> , <i>Agriotes</i> , <i>Phosphuga</i>), de trichoptères, dermaptères, hyménoptères, orthoptères (<i>Tettigoniidae</i>)	petits adultes et larves de diptères (<i>Chronomidae</i> , <i>Tipulidae</i> , <i>Culicidae</i> , <i>Muscidae</i>), de coléoptères (<i>Chrysomela</i> , <i>Curculionidae</i> , <i>Dystiscidae</i> , <i>Carabidae</i> , <i>Pterosticus</i> , <i>Azmara</i> , <i>Carbus</i>), de trichoptères et hyménoptères	petits adultes et larves de diptères (<i>Tipulidae</i> , <i>Orthorrhapha</i> & <i>Cyclorrhapha</i>) et de coléoptères (<i>Carabidae</i> , <i>Histeridae</i> , <i>Staphylinidae</i> , <i>Hydrophilidae</i> , <i>Scarabaeidae</i> , <i>Cantharidae</i> , <i>Tenebrionidae</i> , <i>Cicindelidae</i> , <i>Lucanidae</i> , <i>Chrysomelidae</i> , <i>Curculionidae</i> , <i>Elateridae</i>), d'Ephéméroptères, de Trichoptères et de Lépidoptères, ainsi que <i>Grillus</i> , <i>Calliptamus</i> , <i>Formicidae</i> , <i>Corixa</i> et <i>Odonata</i>	insectes
<i>Palaemonetes</i> , <i>Gammarus</i> , <i>Erichtonius</i> , <i>Neomysis</i> , <i>Corophium</i> , <i>Artemia</i> , <i>Branchonecta</i> , <i>Idotea</i> , ostracodes, copépodes, cladocères	isopodes terrestres (<i>Asellus</i> , <i>Oniscus</i> , <i>Armadillidium</i>); marins : <i>Corophium volutator</i> , <i>Carcinus maenas</i> , <i>Gammarus</i> , <i>Balanus</i> , <i>Mysidacés</i>	<i>Upogebia</i> , <i>Cleistosoma</i> , <i>Carcinus</i> , <i>Crangon</i>	<i>Carcinus</i> , <i>Crangon</i> , <i>Corphium</i> , <i>Gammarus</i> , <i>Bathyporeia</i> , <i>Orchestia</i>	crustacés
<i>Hydrobia</i> , <i>Venerupis</i> , <i>Rissoa</i> , <i>Cardium</i> , <i>Lymnae</i>	eau douce : <i>Succinea</i> , <i>Planorbis</i> ; marins : <i>Cardium edule</i> , <i>Tellina tenuis</i> , <i>Macoma balthica</i> , <i>Scrobicularia plna</i> , <i>Mytilus edulis</i> , <i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Hydrobia</i> , <i>Macoma</i> , <i>Cerastoderma</i> , <i>Mya</i> , <i>Assimineae</i> , <i>Littorina</i> , <i>Mytilus</i>	<i>Scrobicularia</i> , <i>Macoma</i> , <i>Mytilus</i> , <i>Mya</i> , <i>Cardium</i> , <i>Hydrobia</i>	mollusques
<i>Nereis</i>	<i>Lumbricus</i> , <i>Cirriformia tentaculata</i> , <i>Arenicola marina</i> , <i>Nereis diversicolor</i> , <i>Nephtys hombergii</i>	<i>Nereis diversicolor</i> , <i>Phyllodoce maculata</i> , <i>Arenicola</i> , <i>Notomastus</i> , <i>Scoloplos</i> , <i>Lanice</i> et autres polychètes	<i>Nereis</i> , <i>Cirriformia</i> , <i>Lanice</i> , <i>Arenicola</i> , <i>Lumbricidae</i>	annélides
algues et plantes	-	tiges et bourgeons de graminées	peu de plantes et de fruits	végétaux
<i>Pomatoschistus microps</i>	petits poissons d'eau douce	-	petits poissons et <i>Pomatoschistus microps</i>	poissons
-	têtards de grenouilles	-	<i>Rana</i> , <i>Lacerta</i>	amphibiens
-	<i>Arachnida</i>	-	<i>Araneae</i> , jeunes oiseaux, oeufs et petits rongeurs	arachnides et autres

8.4.2.3. Régulation du taux de prise énergétique

La capacité d'accueil d'un site n'est pas atteinte tant que les limicoles peuvent équilibrer leur balance énergétique en régulant leur **taux de prise énergétique** :

1- Le premier facteur influençant le **taux de prise énergétique** est la **densité et la qualité des proies**, souvent fonction de la **latitude** (Piersma 1996). En effet, le nombre de proies consommées est positivement corrélé au nombre de proies observées en surface des sédiments (Turpie & Hockey 1996), plus élevés dans l'estuaire Sud-Africain du Swartkops que dans les sites de l'hémisphère Nord (par ex. Pienkowski 1982). Ceci est vrai pour les limicoles chassant à vue, comme pour ceux qui fouillent la vase. En effet, la mécanoréception fait intervenir les corpuscules de Herbst pour détecter des changements de pression liés à la présence des proies (chez *Calidris canutus*, Piersma *et al.* 1998). De même, la chémoréception dépend de la densité des proies. Lorsque les sédiments sont imprégnés de l'odeur d'une proie, les limicoles passent plus de temps à les fouiller (chez *Calidris alpina*, Van Heezik *et al.* 1983). Outre les différents indices mécaniques, chimiques, visuels et auditifs, les limicoles à chasse tactile utilisent le toucher, qui, lui, est indépendant de la densité des proies (chez *Calidris canutus*, Piersma *et al.* 1995). De plus, le taux de prise énergétique ne suit pas la dynamique saisonnière de la disponibilité des proies (Turpie & Hockey 1996).

2- Le second facteur influençant le taux de prise énergétique est donc la **densité des limicoles** sur l'aire d'étude, et la **distance moyenne entre deux limicoles** en cas de territorialité (Turpie & Hockey 1996).

3- Le taux de prise énergétique varie temporellement. En effet, Pienkowski *et al.* (1984) ont montré que le temps de nourrissage et la prise énergétique journaliers varient au cours des **cycles tidal et lunaire**. En effet, le temps de nourrissage est plus long pendant les marées de mortes eaux (Pienkowski *et al.* 1984, Le Dréan-Quénech'du & Mahéo 1997) et le taux de prise énergétique supérieur pendant les marées de vives eaux (Pienkowski *et al.* 1984). Le cycle lunaire influe également sur l'illumination nocturne et la capacité de détection des proies par les limicoles chassant à vue (Pienkowski *et al.* 1984).

4- Enfin, du fait de l'augmentation de la demande énergétique lorsque la **température** diminue, les limicoles augmentent leur taux de prise en hiver, d'une part pour atteindre cette demande énergétique élevée et d'autre part pour compenser les faibles indices de condition de leurs proies en hiver, la diminution de leurs biomasses disponibles (par la forte prédation automnale) et leur plus faible accessibilité (par leur enfouissement en profondeur) (Zwarts & Wanink 1993) (voir chapitre 4).

Différentes études ont montré que les limicoles sont capables de maximiser leur taux de prise (Goss-Custard 1985) en **augmentant leur effort de nourrissage** (Zwarts *et al.* 1990a), c'est-à-dire à la fois leur temps de nourrissage par basse mer (Turpie & Hockey 1996) et leur vitesse de nourrissage (nombre de pas et de pics). Cependant lorsque le succès de nourrissage est trop faible, il peut être plus coûteux d'augmenter le **temps** de nourrissage (baisse de la vigilance et augmentation du risque de prédation) ou la **vitesse** de nourrissage (augmentation des dépenses énergétiques de locomotion et de territorialité entre congénères) (Turpie & Hockey 1996). La stratégie opposée est également possible pour maximiser le taux de prise. En effet, les limicoles peuvent **augmenter la taille de leur gésier** jusqu'à une taille optimale permettant d'ingérer soit de plus grosses proies (Turpie & Hockey 1996), soit plus de proies coquillées (Van Gils *et al.* 2003a) sans augmenter démesurément les pertes de chaleur liées à la digestion (Piersma *et al.* 2003).

D'autres études ont montré une régulation possible des **dépenses énergétiques de locomotion**. En effet, les coûts de locomotion terrestre, dépendants de la masse, sont un facteur important de régulation du poids des limicoles. Ainsi, une prise de poids rapide permet aux limicoles de réduire la période de nourrissage pendant laquelle leur coût de locomotion terrestre est élevé (Bruinzeel *et al.* 1999). De même, les limicoles peuvent diminuer leurs dépenses énergétiques de locomotion aérienne, en réduisant les distances à parcourir soit à grande échelle, entre les aires de nidification et les aires d'hivernages (Piersma 1996), soit à courte échelle, entre les zones de nourrissages et les zones de nourrissage d'un site d'accueil (Symonds *et al.* 1984, Piersma *et al.* 1993a).

A court terme, les limicoles sont donc généralement capables de **diminuer leur coûts** de nourrissage en adaptant leur technique de nourrissage, leur site de nourrissage, leur comportement territorial ou les proies sélectionnées (Evans 1976). Toutefois, cette régulation ne suffit pas à maintenir le taux de prise énergétique journalier constant (Pienkowski *et al.* 1984). Ainsi, le taux de prise énergétique est minimal en décembre-janvier alors que le temps de nourrissage est maximal par exemple chez le grand Gravelot *Charadrius hiaticula* selon Pienkowski *et al.* (1984), ou chez l'Huïtier-pie *Haematopus ostralegus* selon Zwarts & Wanink (1993). A long terme, la **balance énergétique** entre prises et dépenses énergétiques **s'équilibre au cours d'un cycle annuel**. Cet équilibre dépend notamment de la **régulation du stock de réserves** essentiellement lipidiques (Pienkowski *et al.* 1984), mais aussi de **l'adaptation des périodes de mue, de migration ou de reproduction** à des moments où les ressources sont les plus disponibles (Pienkowski *et al.* 1984). Enfin, si les conditions sont trop difficiles, les limicoles peuvent migrer vers de nouveaux sites d'hivernage (Evans 1976). La capacité d'accueil du site est alors dépassée.

8.5. Conclusion

Les premières estimations des consommations par les limicoles hivernant sur l'anse de l'Aiguillon ont permis de mettre en évidence une **large capacité d'accueil du site** pour ces oiseaux d'eau. En effet, la **production secondaire des bivalves suffit à elle seule à subvenir aux besoins énergétiques des limicoles**. En outre, les hydrobies sont abondantes et les recrutements estivaux observés sur les cartographies automnales semblent suffisants pour le nourrissage des Tadornes de Belon. De plus, l'analyse bibliographique du régime alimentaire des limicoles a mis en évidence une **grande diversité de proies potentielles**. En outre, certaines proies peuvent être consommées partiellement et se régénérer. Le stock de proies consommables par les limicoles apparaît donc très supérieur au stock de proies potentiellement consommées sur les vasières intertidales de l'anse de l'Aiguillon.

En outre, nous avons observé une **masse individuelle plus élevée des limicoles sur notre site** d'étude que celle estimée dans la littérature. De même, une forte variabilité dans les estimations du métabolisme de base et de la consommation des limicoles a été mise en évidence. Il nous semble donc nécessaire de réaliser des captures d'un plus grand nombre d'individus afin d'améliorer les estimations des mensurations des différentes espèces et de mieux distinguer les passages des différentes sous-espèces. En outre, des mesures *in situ* du métabolisme de base et du taux de prise journalier des limicoles apporteraient des **informations supplémentaires quant au budget énergétique des individus au moment de leur hivernage sur l'anse de l'Aiguillon**.

Partie 4 :

Le Réseau

Trophique

Chapitre 9 :

*Analyse des rapports isotopiques
naturels du carbone et de l'azote*

9. Analyse des rapports isotopiques naturels du carbone et de l'azote au sein du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon

9.1. Introduction

Si depuis près de 30 ans, l'**analyse isotopique** est appliquée en écologie, elle connaît de nos jours un essor considérable. Basé sur l'analyse des rapports en isotopes stables (lourd / léger) de différents éléments, tels que le carbone (Tieszen *et al.* 1983), l'azote (Owens 1987), le soufre (Lott *et al.* 2003, Connolly *et al.* 2004), l'hydrogène (Lott *et al.* 2003) ou l'oxygène (Schaffner & Swart 1991), le fondement de cette technique repose sur le fait que **les rapports isotopiques de tout organisme reflètent les rapports isotopiques du milieu qui l'entoure et notamment ceux de sa nourriture**. Ainsi, alors que l'hydrogène et l'oxygène sont utilisés comme marqueurs du climat environnant lié à la pluviométrie ou à la latitude (Olsen *et al.* 2005), le soufre offre des indications sur l'origine marine ou terrestre de la matière organique (Connolly *et al.* 2004), le carbone sur son origine benthique ou pélagique ou sur le cycle photosynthétique des producteurs primaires (Tieszen *et al.* 1983) et l'azote sur son origine marine ou terrestre ou sur le niveau trophique des consommateurs (Hobson *et al.* 1994). Ainsi, l'analyse isotopique a été largement utilisée pour caractériser les **relations trophiques dans les réseaux trophiques** sur la base des facteurs de discrimination sur l'azote (Hobson *et al.* 1994, Bearhop *et al.* 2001), pour discriminer des **animaux vivant dans différents biomes** selon leur signatures isotopiques sur le carbone et l'azote (Hobson 1986, Bearhop *et al.* 1999, Hobson 1999), pour reconstituer des **paléo-régimes alimentaires** sur la base des variations isotopiques du carbone et de l'azote (Chisholm *et al.* 1982, Hobson & Montevecchi 1991, Hildebrand *et al.* 1996) ou encore pour retrouver des **étapes migratoires** chez des animaux passant d'aires de reproduction à des aires d'hivernage en utilisant une variété d'isotopes : deutérium, oxygène, carbone, azote, soufre, plomb et strontium (Hobson 1999, Chamberlain *et al.* 2000, Webster *et al.* 2002, Rubenstein & Hobson 2004, Norris *et al.* 2005). Ces études sont basées sur le principe communément admis aujourd'hui que la composition isotopique d'un organisme reflète celle de sa source trophique assimilée « *We are what we eat !* » (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Michener & Schell 1994), à un facteur de discrimination près. L'intégration de la signature de la source assimilée varie en outre temporellement, selon le taux de renouvellement des tissus, et spatialement, si l'animal est mobile (Bearhop *et al.* 2002). L'utilisation **couplée** des rapports isotopiques du carbone $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ et de l'azote $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ est de plus en plus usitée.

Elle permet en effet une meilleure ségrégation des espèces selon leur signature isotopique par rapport à l'utilisation exclusive d'un seul rapport isotopique (Hobson & Sealy 1991, Hobson 1993). En outre, de récents modèles de mélange ont été mis au point pour estimer la proportion de deux, trois ou plus de trois sources au moyen de leurs signatures isotopiques sur un ou plusieurs éléments (Phillips 2001, Phillips & Gregg 2001, Phillips & Koch 2002). L'analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote est donc un outil qui permet d'aborder les **réseaux trophiques** dans le cadre d'une **approche écosystémique** (Schindler & Scheuerell 2002).

Le but de cette étude est de définir, au moyen des rapports isotopiques du carbone et de l'azote, quelles sont les relations trophiques entre les sources primaires pélagiques (seston) et benthiques (microphytobenthos et végétaux halophiles), les principales espèces macrobenthiques et les limicoles hivernant dans l'anse de l'Aiguillon. Afin de décrire comment s'organise le **réseau trophique** de l'anse de l'Aiguillon, ce chapitre s'intéresse tout d'abord aux signatures isotopiques des **producteurs primaires** (1) puis de leurs **consommateurs primaires ou secondaires** (2), et se focalise ensuite sur la variabilité inter- et intra-individuelle ou inter- et intra-spécifique des signatures isotopiques des **limicoles** (3).

9.2. Matériel et Méthodes

9.2.1.1. Définition d'un isotope

Le terme « isotope », dérivé du grec « ἴσο τοπος » signifiant « place égale », représente des atomes occupant la même place dans le tableau périodique des éléments, c'est-à-dire possédant le même nombre de protons (numéro atomique Z identique) mais un nombre de neutrons N différent, donc une masse atomique A différente. Cette **différence de masse atomique** ($A = N + Z$) est à la base de la théorie isotopique. Par exemple, alors que les trois isotopes du carbone possèdent 6 protons, le $^{13}_6\text{C}$ possède 1 neutron de plus que le $^{12}_6\text{C}$ et 1 neutron de moins que le $^{14}_6\text{C}$. Les deux premiers sont stables, mais le ^{14}C est un isotope instable ou « radioactif ». Parmi les formes stables de l'azote, le ^{14}N est abondant et léger, et le ^{15}N est lourd et rare (Tableau 9-1) :

Tableau 9-1 Proportion des différents isotopes stables du carbone et de l'azote dans la nature (d'après Mariotti 1995)

Carbone	^{12}C	98,892 %	^{13}C	1,108 %	^{14}C	< 10 ⁻¹⁰ %
Azote	^{14}N	99,6337 %	^{15}N	0,3663 %		

9.2.1.2. La spectrométrie de masse

Les abondances isotopiques des éléments légers (C, H, N, O, S) sont mesurées par des spectromètres de masse à source gazeuse, souvent couplés à un analyseur élémentaire (CHN) (Lajtha & Michener 1994, Peterson 1999). En effet, le spectromètre de masse permet d'analyser plusieurs éléments à la fois, mais uniquement sous forme gazeuse. Ainsi, les échantillons solides préalablement lyophilisés, éventuellement délipidés ou décarbonatés, puis broyés, sont introduits dans des capsules d'étain refermées pour former des boulettes et transférées dans le passeur d'échantillons du spectromètre de masse. Ces boulettes tombent les unes après les autres dans une colonne, où elles sont brûlées par combustion à haute température (passant de 1000 à 1800 °C au moment du pulse d'oxygène) et transformées en gaz (CO₂, N₂, H₂O, SO₂ et différents oxydes d'azote). Ces gaz, entraînés par un flux d'hélium, passent au travers d'une première colonne de purification, qui piège les impuretés, les halogénures et les oxydes de soufre (SO₂), puis d'une seconde colonne de réduction, dont le cuivre réduit permet de transformer les oxydes d'azote en N₂. L'eau est ensuite capturée dans une ampoule de perchlorate de magnésium. CO₂ et N₂ sont alors séparés par chromatographie avant d'être analysés. Alors que dans l'analyseur élémentaire, placé en amont du spectromètre, les teneurs en carbone (restant après décarbonatation) et en azote sont mesurées, dans le spectromètre de masse c'est un signal électrique qui est mesuré. En effet, les molécules de gaz sont ionisées par un faisceau d'électrons, puis les ions, propulsés par un champ accélérateur, sont séparés dans le spectromètre de masse selon leur rapport masse/charge (m/z) sous l'action d'un champ magnétique. La quantité d'ions, arrivés dans différents collecteurs selon leurs masses molaires (44, 45 et 46 pour le CO₂ ou 28, 29 et 30 pour le N₂), génère alors un signal électrique mesurable (Ghashghaie *et al.* 2001).

9.2.1.3. Notation

Le rapport isotopique R_{éch} est le rapport entre les isotopes lourds (rares) et légers (abondants) dans un échantillon. Cependant, les variations des abondances isotopiques naturelles, mesurées par spectrométrie de masse, étant très faibles et facilement affectées par des fluctuations de mesure électronique, mieux vaut les exprimer en valeurs relatives comparées à celles de références internationales normalisées par l'Agence Internationale de l'Energie Atomique (AIEA). Ces standards, utilisés pour l'intercalibration des spectromètres de masse de rapports isotopiques, se réfèrent à un calcaire fossile (*Belemnita americana*), le Pee Dee Belemnite (PDB) pour le carbone et à l'azote atmosphérique pour l'azote (Mariotti 1995). Afin de corriger les fluctuations quotidiennes du spectromètre de masse de rapports isotopiques, des mesures du standard de rapport isotopique R_{std} connu sont réalisées quasi-simultanément à l'analyse de l'échantillon et la déviation δ^AE (‰) du rapport isotopique de l'échantillon R_{éch} par rapport au R_{std} est calculée :

$$\delta^A E (\text{‰}) = [(R_{\text{éch}} / R_{\text{std}}) - 1] * 1000$$

Une valeur positive de $\delta^A E$ (‰) signifie donc que le rapport isotopique de l'échantillon est plus élevé que celui du standard, c'est-à-dire que l'échantillon est « enrichi » en isotope lourd par rapport au standard, et inversement, une valeur négative de $\delta^A E$ (‰) reflète un rapport plus faible et donc un échantillon « appauvri » en isotope lourd par rapport au standard.

9.2.1.4. Le fractionnement isotopique

Dans la nature différents processus physiques, chimiques ou biologiques peuvent induire un « fractionnement isotopique » c'est-à-dire une répartition différente des isotopes d'un élément. Il peut s'agir de « fractionnements thermodynamiques » résultant de **réaction d'équilibre** (ex : oxydation) et/ou de « fractionnements cinétiques » résultant de **processus cinétiques** (ex : diffusion, évaporation ou dissociation) (Mariotti 1995), mais tous conduisent en général à la formation d'un produit plus léger et plus stable. En écologie, le fractionnement observé entre un organisme et sa source est appelé « **facteur de discrimination** » pour éviter toute confusion avec le fractionnement uniquement physicochimique (Pearson *et al.* 2003). Il résulte souvent d'une utilisation préférentielle des espèces isotopiquement légères dont la rupture des liaisons moléculaires est énergétiquement moins coûteuse.

9.2.1.5. Le fractionnement du carbone au cours d'un transfert trophique

Si les isotopes du carbone ont été utilisés pour décrire les communautés marines dès 1964 avec les travaux de Parker, l'approche isotopique des transferts trophiques est basée sur l'étude fondatrice de DeNiro & Epstein (1978). Ayant analysé les relations entre la signature isotopique de 13 espèces de consommateurs (des arthropodes aux vertébrés supérieurs) et celle de leur nourriture (de composition isotopique connue et constante *in labo*), ils ont montré la transmission de la signature isotopique en carbone le long des chaînes trophiques. La composition isotopique de l'ensemble du corps de l'animal reflétait la composition isotopique de la nourriture, avec un **enrichissement moyen en ^{13}C de 0,8 ‰ \pm 1,1 ‰**, tandis que, selon la loi des équilibres de masse, le carbone perdu par **respiration** était très légèrement **appauvri en ^{13}C** . Cependant, à l'échelle des fractions biochimiques, la composition en isotopes du carbone des protéines était proche de celle de la nourriture, tandis que celle des lipides était significativement appauvrie en ^{13}C (Parker 1964, Tieszen *et al.* 1983). Ces différences résultent des processus d'anabolisme. En effet, **la composition isotopique des acides aminés**, peu métabolisés à partir de la nourriture et peu synthétisés *de novo* dans les tissus du prédateur, **est conservative** ; tandis que **celle des acides gras**, fréquemment néo synthétisés dans les tissus du consommateur, **peut subir d'importants fractionnements isotopiques** notamment lors de l'oxydation du pyruvate par l'acétylcoenzyme A (DeNiro & Epstein 1977). Parmi les acides gras, certains, dits « essentiels », sont exclusivement issus de la nourriture, d'autres sont synthétisés *de novo* à partir d'autres fractions biochimiques et subissent un appauvrissement en ^{13}C d'autant plus important que se multiplient les étapes métaboliques. Ainsi, en analysant les tissus les moins gras ou délipidés

(par exemple le muscle squelettique chez les animaux volumineux), la composition isotopique du consommateur doit fournir l'estimation la plus juste de la composition isotopique de sa nourriture. L'analyse des tissus riches en collagène (os, poils, griffes, dents, écailles ...) peut aussi être utilisée, dans la mesure où le fractionnement isotopique entre nourriture et tissus est connu (Hobson 1986, Perga & Gerdeaux 2003). Cependant, ce fractionnement isotopique est souvent établi en laboratoire, sur un nombre limité d'espèces. Afin d'estimer la variabilité de ce fractionnement, Post (2002) et McCutchan *et al.* (2003) ont mené des études statistiques sur, respectivement, 107 et 111 couples prédateurs-proies recensés dans la bibliographie. Les valeurs moyennes du **fractionnement isotopique sur le carbone** estimées respectivement par ces deux études ($0,39 \pm 1,3 \text{ ‰}$ et $0,5 \pm 1,3 \text{ ‰}$) sont similaires et du même ordre que celle trouvée expérimentalement par DeNiro & Epstein (1978). L'enrichissement en isotope lourd ^{13}C au cours d'un transfert trophique prédateur-proie, est donc traditionnellement considéré comme **négligeable**. Le facteur de discrimination tissu-nourriture (Pearson *et al.* 2003) résultant de ce fractionnement en ^{13}C devrait donc être aussi négligeable. Les sources de variabilité de ce facteur, largement débattues mais encore peu éclaircies, peuvent être la composition biochimique des tissus (DeNiro & Epstein 1978, Focken & Becker 1998), l'influence de la qualité de la nourriture (Post 2002) et celle de la quantité de nourriture (Gaye-Siessegger *et al.* 2004). Cependant, l'influence de la qualité de la nourriture n'a pu être vérifiée et les relations entre quantité de nourriture et valeur du fractionnement trophique sont non linéaires et difficilement prédictibles.

9.2.1.6. Le fractionnement isotopique de l'azote au cours d'un transfert trophique

Les premières différences naturelles du $\delta^{15}\text{N}$ ont été mises en évidence dans les algues et les coquillages (Hoering 1955, in Owens 1987), puis dans l'eau de pluie (Parwell *et al.* 1957, in Owens 1987) et dans les profils océaniques d'azote dissous (Benson & Parker 1961, et Richards & Benson 1961, in Owens 1987) et enfin dans différents compartiments trophiques marins (Miyake & Wada 1967, in Owens 1987). La gamme de valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ en milieu marin (15 à 25 ‰) est plus importante que celle du $\delta^{13}\text{C}$.

Le fractionnement isotopique important de l'azote lors d'un transfert trophique en fait un **marqueur intéressant des relations prédateurs-proies** (exemples chez les oiseaux marins : Hobson 1993, Hobson *et al.* 1994, Thompson *et al.* 1995, Cherel *et al.* 2000, Hodum & Hobson 2000), et des flux de matière dans les réseaux trophiques (DeNiro & Epstein 1981, Minagawa & Wada 1984). Le $\delta^{15}\text{N}$ permet de suivre le devenir des **protéines** de la proie au prédateur, puisqu'il s'agit des principaux constituants biochimiques comportant de l'azote. La balance isotopique des **consommateurs** (zooplancton, poissons et oiseaux) est conservée puisque l'**enrichissement en ^{15}N** est compensé par l'**appauvrissement en ^{15}N des produits d'excrétion azotée** due à l'excrétion préférentielle de ^{14}N au cours de la transamination et désamination des protéines (Minagawa & Wada 1984).

Longtemps considéré comme similaire à chaque niveau trophique (Minagawa & Wada 1984), l'enrichissement trophique en ^{15}N peut être très variable. Vanderklift & Ponsard (2003) ont montré que les différences d'enrichissement trophique résultent, en premier lieu, du nombre d'étapes impliquées dans la synthèse des différentes formes biochimiques des produits d'excrétion azotée, avec de plus petits fractionnements chez les organismes excréant l'azote sous forme d'acides aminés (-0,93‰) et de plus forts fractionnements chez ceux à excrétion urotélique (+3,11‰). La seconde source de variabilité de l'enrichissement trophique en ^{15}N serait la composition de la source de nourriture (Vander Zanden & Rasmussen 2001, Post 2002, Vanderklift & Ponsard 2003). Si les résultats sont contradictoires lorsqu'il s'agit de comparer les fractionnements trophiques entre herbivores / carnivores / détritivores, ils concordent sur le fait que le fractionnement trophique est plus faible pour les nourritures à C/N fort (Adams & Sterner 2000, Vanderklift & Ponsard 2003). Lorsque la ressource en azote est limitée, ou absente dans le cas d'un jeûne, les animaux puisent dans «leurs propres tissus», introduisant ainsi un fractionnement supplémentaire lié au stress nutritionnel (Hobson & Clark 1992a, Gannes *et al.* 1997, Gaye-Siessegger *et al.* 2004). Enfin, l'enrichissement dépend du tissu considéré, en fonction de sa composition en acides aminés et de son temps de renouvellement isotopique (Gannes *et al.* 1997).

Le facteur de discrimination tissu-nourriture, résultant de ces différents fractionnements, correspond donc à un **enrichissement moyen en ^{15}N de 3,8 ‰** selon Hobson & Welch (1992), $3,4 \pm 1,1$ ‰ selon DeNiro & Epstein (1981), $3,4 \pm 0,98$ ‰ selon l'étude statistique de Post (2002) et $2,0 \pm 1,8$ ‰ selon celle de Mc Cutchan *et al.* (2003). Ces derniers ont également constaté des différences de fractionnements trophiques selon le type d'alimentation (invertébrés, végétaux, alimentation à haute teneur protéique), contrairement à Post (2002). Face à cette règle d'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ relativement constant de la source au consommateur, la composition isotopique des prédateurs peut être prédite par la composition isotopique de leur nourriture et inversement. Cependant les producteurs primaires, à la base des réseaux trophiques, montrent des signatures de $\delta^{15}\text{N}$ très variables dans l'environnement, et sont donc à l'origine de la **variabilité naturelle du $\delta^{15}\text{N}$** dans l'ensemble des réseaux trophiques (Lajtha & Marshall 1994).

9.2.1.7. L'utilisation des signatures isotopiques des plumes comme marqueurs phénologiques chez les oiseaux

Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote ont déjà été largement utilisés comme **marqueurs de la phénologie des migrations et des mues** chez les oiseaux migrateurs (Caccamise *et al.* 2000, Chamberlain *et al.* 2000, Klaassen *et al.* 2001). Chez les limicoles nichant dans l'Arctique, les adultes puisent leurs ressources énergétiques pour la reproduction dans les nutriments récemment ingérés sur l'aire de nidification. Par conséquent, le **duvet** des poussins et les **rémyges** des juvéniles portent la signature isotopique de la nourriture terrestre ou limnique des limicoles sur l'aire de nidification (Klaassen *et al.* 2001). En revanche, les plumes de vol ou **rémyges**, comme les plumes de couverture ou **tectrices**, des adultes portent une signature $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ typiquement estuarienne (Klaassen *et al.* 2001). Produites respectivement en début et en fin d'hivernage, ces différents types de plumes marquent la signature de la nourriture des oiseaux soit lors de la mue post-nuptiale (durant laquelle sont renouvelées les tectrices et les rémyges primaires) (Chamberlain *et al.* 2000), soit lors de la mue pré-nuptiale (durant laquelle ne sont renouvelées que les tectrices). Les **rectrices** ne subissent quant à elles qu'une mue annuelle, post-nuptiale. Les premières rectrices remplacées sont à l'extérieur de la queue ; les dernières, plus récentes, sont au centre de la queue (Cramp *et al.* 1983). Le renouvellement successif des plumes induit par conséquent une variabilité intra-individuelle des signatures isotopiques. En outre, même si les plumes portent la signature du milieu dans lequel elles ont été formées et la gardent jusqu'à la mue suivante (Mizutani *et al.* 1990), chacune des deux mues annuelles peut avoir lieu avant, en cours ou après, la migration correspondante (Cramp *et al.* 1983). Les plumes ainsi formées portent donc les signatures isotopiques des différents lieux de mue. Si l'utilisation d'autres isotopes stables, tels que le deutérium, l'oxygène ou le soufre, permet de distinguer différentes aires de migrations (Caccamise *et al.* 2000, Farmer *et al.* 2003, Lott *et al.* 2003, Farmer *et al.* 2004), celle des isotopes du carbone et de l'azote permet surtout de distinguer des différences de régime alimentaire entre aire de mue et aires de nidification ou d'hivernage.

9.2.2. Stratégie d'échantillonnage et traitement des échantillons

Les différents échantillons nécessaires à l'analyse isotopique ont été prélevés mensuellement, selon leur accessibilité, pendant les **nouvelles lunes d'août 2003 à février 2004**, dans différentes stations (Figure 9-1).

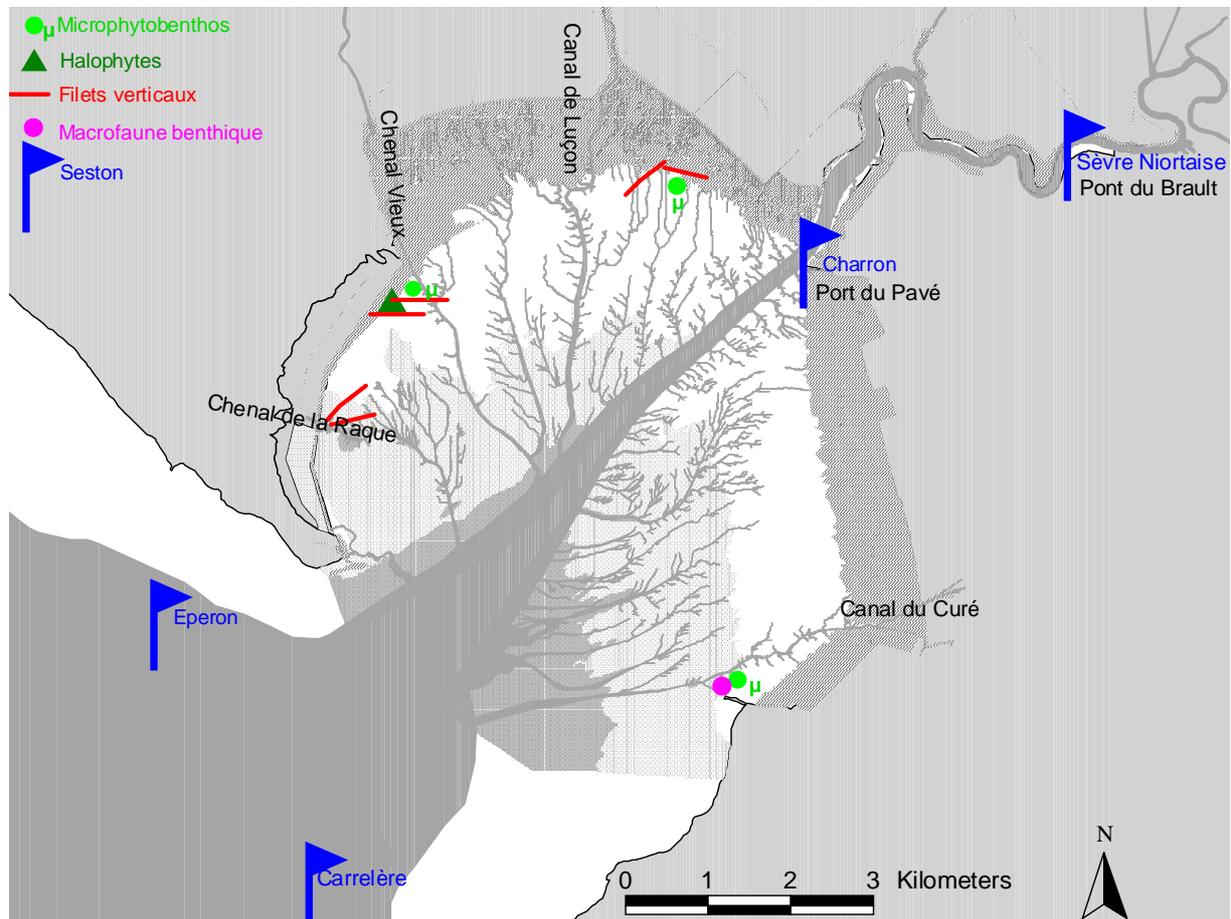


Figure 9-1 Emplacement des différents sites de prélèvement

9.2.2.1. Le prélèvement des différentes sources primaires

Le **seston** est un mélange des eaux du Pertuis Breton, des eaux de ruissellement du Marais Poitevin et de la Sèvre Niortaise. Il contient du phytoplancton néritique et estuarien, du microphytobenthos remis en suspension, de la matière particulaire en suspension, des micro-organismes pélagiques et du micro-zooplancton. Il a été prélevé soit dans le pertuis Breton à bord du bateau de l'IFREMER au niveau des points REPHY nommés Eperon et Carrelère, soit dans le bas estuaire de la Sèvre Niortaise depuis la jetée du port du Pavé à Charron ou depuis le pont du Brault sur la Sèvre Niortaise (Figure 9-1).

Les échantillons d'eau de mer ainsi prélevés dans deux bidons de 5 litres dans chaque station (Tableau 9-2) ont été filtrés sur des filtres GFF, préalablement brûlés à 450 °C.

Les sédiments de surface contenant du **microphytobenthos** ont été raclés sur 1 cm de profondeur, soit à côté des mizottes vendéennes à proximité du Chenal Vieux, soit à l'Est du Chenal de Luçon, soit à proximité de la pointe Saint-Clément. Etalés sur des plateaux d'un centimètre de profondeur, ces sédiments ont été recouverts d'un filet de nylon (63 μm de vide de maille). La **migration** du **microphytobenthos**, sous l'effet de la lumière et de l'exondation, a été reproduite ainsi en mésocosme. A l'heure de la basse mer, le nylon est retiré de la surface de la vase et rincé à l'eau de mer filtrée (mélange des eaux prélevées dans le Pertuis Breton et le bas estuaire de la Sèvre Niortaise conservé après filtration du seston). L'eau de rinçage, ainsi chargée de micro-algues benthiques, a été à nouveau filtrée sur des filtres GF/F préalablement brûlés pour recueillir le microphytobenthos.

Tous les filtres, de seston ou de microphytobenthos (Tableau 9-2), conservés à -80°C dans des boîtes de pétri, puis lyophilisés à l'obscurité, ont ensuite été décarbonatés dans une enceinte à vapeur d'acide chlorhydrique.

Enfin, deux espèces de **végétaux halophiles** (l'aster maritime *Aster tripolium* et la glycérie maritime *Puccinellia maritima*) ont été cueillies sur les mizottes vendéennes à proximité du Chenal Vieux (Tableau 9-2). Après avoir été rincées à l'eau de mer filtrée puis conservées à -80°C dans des sachets, elles ont été lyophilisées et finement broyées avant analyse.

Tableau 9-2 Nombre d'échantillons de seston, végétaux supérieurs et diatomées prélevés lors de la campagne 2003-2004. Les codes utilisés sont identiques à ceux utilisés dans les figures suivantes

Type	Espèce ou site	août		novembre		janvier		février		Total
seston	Eperon	2	E-08			2	E-01			4
	Carrelère	1	C-08			2	C-01			3
	Sèvre Niortaise (Pont du Brault)	2	S-08	2	S-11			2	S-02	6
	Port du Pavé	2	P-08	2	P-11			2	P-02	6
végétaux	puccinellie					1	Puccinel			1
	astère					1	jeune Aster			2
							1	veille Aster		
diatomées	microphytobenthos	2	μ -08			2	μ -01	2	μ -02	6

9.2.2.2. Les espèces de macrofaune analysées

La **macrofaune** a été prélevée par deux carottages de $0,083 \text{ m}^2$ sur la haute slikke à proximité de la pointe Saint-Clément (Station d'Esnandes, choisie pour ses densités élevées en benthos et son accessibilité). Il s'agit d'individus de différentes tailles parmi deux espèces de **bivalves déposivores-suspensivores** *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*, un **bivalve suspensivore** *Cerastoderma edule*, un **gastéropode brouteur** *Hydrobia ulvae*, deux espèces de **polychètes omnivores** *Hediste diversicolor* et **carnivores** *Nephtys hombergii* ainsi qu'un **némerte** *Lineus sp.* Les individus vivants et entiers, recueillis après tamisage du sédiment sur $500 \mu\text{m}$, ont été placés une nuit dans l'eau de mer filtrée, pour qu'ils se débarrassent de leur contenu digestif.

9.2.2.3. Les prélèvements réalisés sur les limicoles

Lors des captures nocturnes effectuées, parallèlement au flot, en bordure de mizottes et à proximité soit du Chenal de la Raque, soit du Chenal Vieux, soit du Chenal de Luçon, des prélèvements de plumes et de sang ont été réalisés sur chaque individu appartenant à cinq espèces de **limicoles** (le Bécasseau variable *Calidris alpina*, le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, la Barge à queue noire *Limosa limosa*, le Chevalier gambette *Tringa totanus* et le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*). Nous avons également noté qu'aucun des limicoles capturés ne portait de livrée nuptiale. Le nombre d'échantillons prélevés sur ces individus est donné dans le Tableau 9-4.

Tableau 9-4 Nombre d'échantillons des diverses plumes (tectrices ou rectrices) et du sang prélevés sur les limicoles et les oiseaux terrestres capturés ; les codes fournis sont ceux utilisés sur les figures suivantes

Type	Espèce	novembre	décembre	janvier	N
limicoles	<i>Calidris alpina</i>	2 BVn°p-11	4 BVn°p-12	6 BVn°p-01	12
	<i>Calidris canutus</i>	2 BMn°p-11			2
tectrices	<i>Tringa totanus</i>	4 CGn°p-11	1 CGn°p-12		5
	<i>Pluvialis squatarola</i>	1 PAn°p-11	2 PAn°p-12	1 PAn°p-01	4
	<i>Limosa limosa</i>		3 BQNn°p-12		3
limicoles	<i>Calidris alpina</i>	2 BVn°s-11	4 BVn°s-12	6 BVn°s-01	12
	<i>Calidris canutus</i>	2 BMn°s-11			2
sang	<i>Tringa totanus</i>	3 CGn°s-11	1 CGn°s-12	1 CGn°s-01	5
	<i>Pluvialis squatarola</i>	1 PAn°s-11	2 PAn°s-12		3
	<i>Limosa limosa</i>		3 BQNn°s-12		3
rectrices	<i>Calidris alpina</i>		12 BVq-12		12
oiseaux	<i>Rissa tridactyla</i>	1 mouette			1
	<i>Columba palumbus</i>	4 pigeon			4
sang	<i>Erithacus rubecula</i>	1 rouge gorge			1
	<i>Turdus merula</i>	1 merle			1
tectrices	<i>Rissa tridactyla</i>	1 mouette			1

Les signatures isotopiques du sang indiquant le régime alimentaire des oiseaux à **moyen terme** (environ 20 jours) (Hobson & Clark 1992a), quelques micro-litres de **sang** ont été prélevés par capillarité dans des micro-capillaires préalablement héparinés après piqûre de la veine sous-alaire de chaque limicole capturé. Conservé à -80 °C dans des épandorfs de 50 µL, chaque prélèvement sanguin est ensuite lyophilisé puis réduit en poudre pour l'analyse.

Les plumes offrant un **historique précis du régime alimentaire** durant chaque période de mue liée géographiquement aux aires de migration (Chamberlain *et al.* 2000), trois petites **plumes** de poitrine (**tectrices** dont l'arrachage n'a pas de conséquence sur les capacités de vol ou de fuite des limicoles) ont été prélevées sur chaque animal capturé. Des **rectrices** (ou plumes de queue) ont également été prélevées sur un bécasseau variable retrouvé mort lors d'une capture. Les rectrices ont été numérotées de 1 à 12, de gauche à droite (Figure 9-2).



Figure 9-2 Schéma de numérotation des rectrices (ou plumes de queue) du limicole *Calidris alpina*

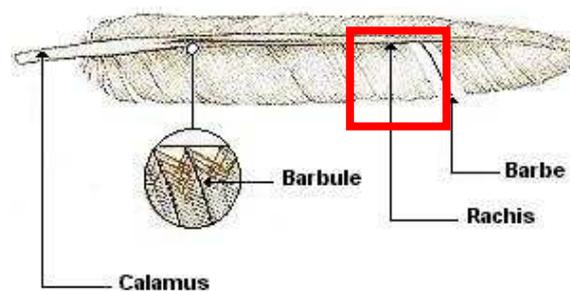


Figure 9-3 Schéma illustrant la sélection (cadre rouge) de matériel nécessaire à l'analyse isotopique des plumes : une zone médiane contenant rachis, barbes et barbules

Chaque plume, tectrice ou rectrice, a ensuite été lavée dans une solution d'hydroxyde de sodium diluée à 0,25 M, rincée à l'eau distillée et séchée à 50°C jusqu'à ce que leur poids soit constant. Conservées à -80 °C dans des sachets séparés, elles ont ensuite été lyophilisées, puis de fins morceaux de barbules et rachis ont été découpés dans le tiers supérieur de chaque plume (Figure 9-3) et introduits dans une capsule d'étain.

Les signatures isotopiques des limicoles capturés ont pu être comparées à celles d'une Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) prise dans les filets sur l'anse de l'Aiguillon et de quatre oiseaux terrestres (deux Pigeons ramiers *Columba palumbus*, un Merle noir *Turdus merula* et un Rouge-gorge *Erithacus rubecula*) capturés en forêt de Chizé.

9.2.2.4. Analyse des échantillons au spectromètre de masse

Chaque type d'échantillon, introduit en quantité nécessaire (Tableau 9-5) dans une capsule d'étain (3,5 mm x 5 mm ou 4 mm x 8 mm), est ensuite analysé dans un spectromètre de masse de rapports isotopiques (MICROMASS ISOPRIME Stable Isotope Analyser) couplé à un analyseur élémentaire (EuroEA 3024 Elemental Analyser S.P.A., Milan, Italie). La précision analytique des rapports isotopiques du carbone et de l'azote (SD, n = 10), estimée à partir de standards analysés par 2 tous les 30 échantillons, est de 0,3 ‰ à la fois sur N et sur C.

Tableau 9-5 Masses de broyat nécessaire pour l'analyse spectrométrique

Type	Masse
seston	7,3-8,8 mg
végétaux diatomées	1,6-1,9 mg
macrofaune	
plumes sang	0,7-0,95 mg

9.2.2.5. Données antérieures utilisées

Des études réalisées en 1998-1999 par P. Richard (comm. pers.) ont montré que, dans l'anse de l'Aiguillon, la **matière organique particulaire de l'eau** est tout au long de l'année de nature essentiellement détritique, mais relativement peu dégradée, sauf au moment du bloom phytoplanctonique de printemps. Les résultats de ces études ont été ajoutés à nos données, afin de mieux prendre en compte la variabilité spatio-temporelle des sources de matière organique, qu'elles soient d'origine continentale ($\delta^{13}\text{C} = -27$ à -34 ‰ sur des échantillons prélevés dans la Sèvre Niortaise en amont de Marans), ou d'origine océanique ($\delta^{13}\text{C} = -19$ à $-21,5$ ‰ sur des échantillons prélevés dans le Pertuis Breton à proximité des filières Sud ou Nord) (Tableau 9-6).

En outre, lors de ces études antérieures, une espèce d'halophyte, autre que celles échantillonnées dans notre étude, a été prélevée sur les mizottes charentaises à proximité de la pointe Saint-Clément. Il s'agit de la **spartine** *Spartina maritima*, dont la signature isotopique du carbone varie entre -12 et $-12,7$ ‰ en automne 1998 (Tableau 9-6). Nous avons également utilisé les signatures isotopiques des **graminées** et des **arbres** (feuilles de chênes, charmes et saules) prélevés en 1998 le long de la Sèvre Niortaise à proximité de Marans, et sur des aiguilles de **pins** maritimes ramassées à la pointe de l'Aiguillon (P. Richard, comm. pers.). Enfin, nous avons comparé nos données de signature isotopique du microphytobenthos avec celles du microphytobenthos prélevé antérieurement sur la haute slikke à proximité de la Pointe Saint-Clément ($\delta^{13}\text{C} = -14,8$ à $-16,7$ ‰ en automne, et $\delta^{15}\text{N} = 5$ à 6 ‰) (Tableau 9-6).

Tableau 9-6 Codes utilisés pour représenter les données antérieures acquises par P. Richard (comm. pers) en 1998-1999

Type	Espèce ou site	avril 1998-octobre 1998		novembre 1998-mars 1999
seston	Pertuis Breton Filières Nord	PBN04-10		PBN11-03
	Pertuis Breton Filières Sud	PBS04-10		PBS11-03
	Sèvre Niortaise (Pont de Marans)	S04-10		S11-03
	phytoplancton au large de l'île de Ré	PhyLarge		
végétaux	spartines (Pointe St-Clément)	Spart-06 (juin 1998)	Spart-09 (septembre 1998)	Spart-03 (mars 1999)
	Aiguilles de Pin maritime (Pointe Aiguillon)	Pin maritime		
	feuilles de chênes, charmes et saules	arbres		
diatomées	graminées	graminées		
	microphytobenthos (Pointe St-Clément)	µPSC		

9.2.3. Analyses des données

Les analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées pour étudier les facteurs dates, types d'échantillon et espèces. Des classifications ascendantes hiérarchiques ont également été effectuées au moyen du logiciel XLSTAT sur les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du sang des limicoles. La distance du Khi^2 , utilisée pour des données quantitatives, a été choisie pour effectuer l'agrégation selon la méthode de Ward.

9.3. Résultats

9.3.1. Variabilité des signatures isotopiques des ressources primaires

L'analyse des isotopes du carbone et de l'azote des sources primaires de l'anse de l'Aiguillon permet bien de les discriminer (Figure 9-4).

Les **végétaux halophiles** montrent une signature isotopique très appauvrie en ^{13}C ($-26,5 \pm 0,9$ ‰) et très enrichie en ^{15}N ($8,5 \pm 1$ ‰) pour la glycérie maritime et l'aster maritime, mais de $-12,2 \pm 1,8$ ‰ sur le carbone et de $8,7 \pm 0,9$ ‰ sur l'azote pour la spartine (Richard, comm. pers.).

Le **microphytobenthos** a une signature $\delta^{13}\text{C}$ moyenne par rapport aux halophytes ($-16,7 \pm 1,3$ ‰) à proximité des mizottes, comme sur la vase nue ($-16,2 \pm 0,8$ ‰). Cependant, la signature $\delta^{15}\text{N}$ du microphytobenthos est beaucoup plus enrichie en ^{15}N à proximité des mizottes ($10,2 \pm 0,7$ ‰) que sur la vase nue de la Pointe Saint-Clément ($5,7 \pm 1,5$) (flèche verte, Figure 9-4).

En outre, pour les échantillons prélevés en 2003-2004, les différences entre halophytes et micro-algues benthiques, de l'ordre de 2 ‰ sur l'azote, sont très hautement significatives ($F_{\delta^{15}\text{N}} = 43,56$ et $p < 0,001$). La **discrimination entre halophytes et microphytobenthos**, de l'ordre de 10 ‰ sur le carbone, est encore plus significative ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 138,87$ et $p < 0,001$). Il existe en outre une variabilité saisonnière significative du $\delta^{15}\text{N}$ des végétaux et des micro-algues ($F_{\delta^{15}\text{N}} = 5,31$ et $p = 0,047$).

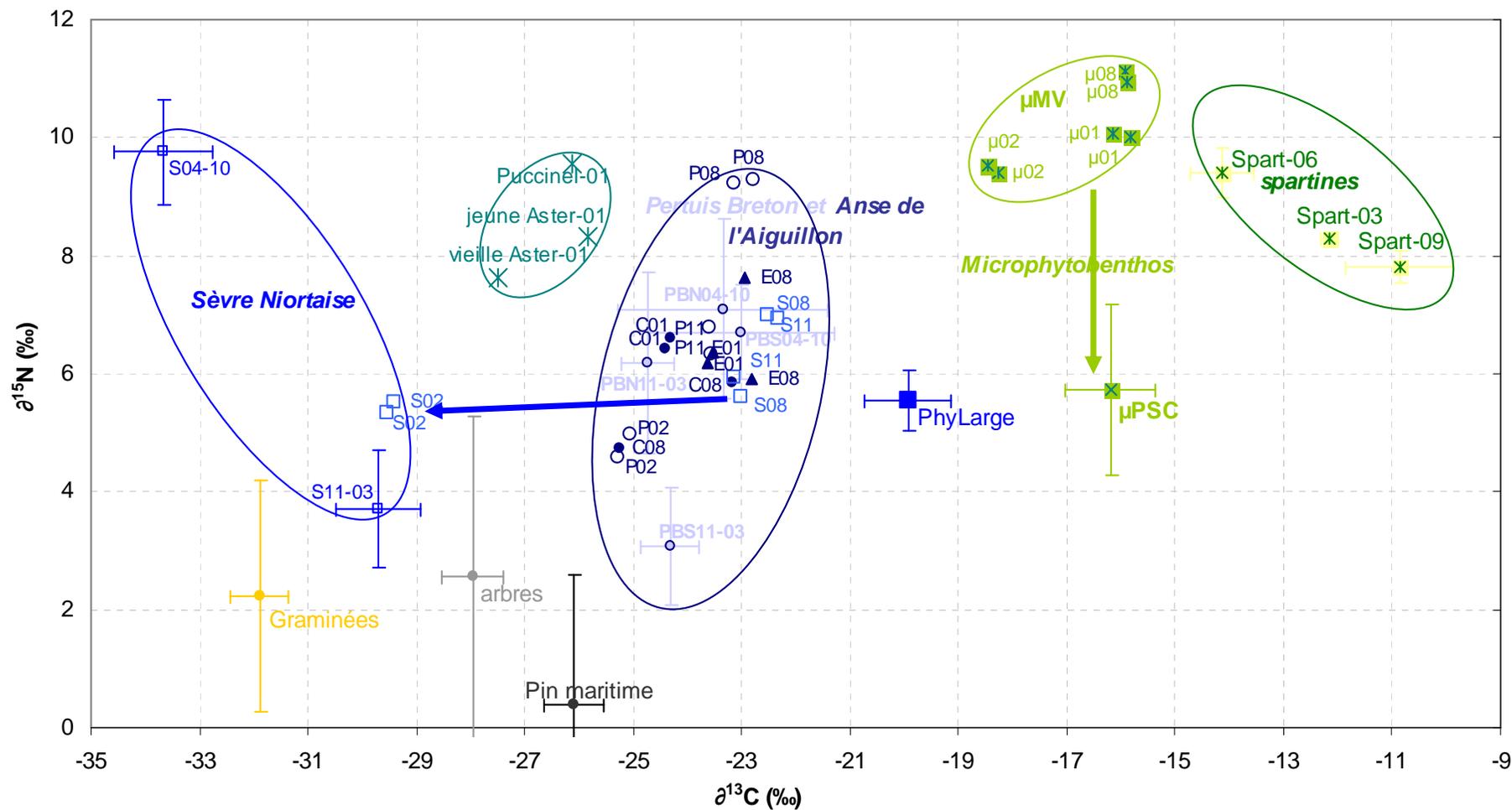


Figure 9-4 Diagramme dual des signatures isotopiques du carbone et de l'azote (en ‰) des principaux producteurs primaires dans l'anse de l'Aiguillon (les codes « échantillons-dates » sont présentés dans le Tableau 9-2 pour les données de 2003-2004 et dans le Tableau 9-6 pour celles de 1998-1999).

Les signatures isotopiques du seston, prélevé en entrée ou sortie de l'anse de l'Aiguillon, sont en moyenne plus appauvries en ^{15}N ($6,4 \pm 1,2 \text{ ‰}$) que les halophytes. Au port du Pavé, le $\delta^{15}\text{N}$ du seston varie cependant de $9,3 \text{ ‰}$ en août, à $4,8 \text{ ‰}$ en février. Les signatures isotopiques du seston subissent en outre une large variabilité saisonnière sur le $\delta^{13}\text{C}$ (de $-22,3$ à $-29,5 \text{ ‰}$) significative ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 13,3$ et $p < 0,001$). La signature du seston prélevé en 2003-2004 n'est cependant pas influencée significativement par le lieu de prélèvement ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 0,61$ soit $p = 0,620$ et $F_{\delta^{15}\text{N}} = 2,07$ soit $p = 0,147$). De même, les prélèvements de seston, réalisés par P. Richard (comm. pers.) dans le pertuis Breton à proximité des filières Nord et Sud, ont une signature très proche de celle du seston prélevé à l'entrée et à la sortie de l'anse de l'Aiguillon dans la présente étude (en moyenne : $\delta^{13}\text{C} = -23,8 \pm 1,4 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 5,8 \pm 2 \text{ ‰}$). Il peut toutefois être noté que le seston prélevé dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise, au pont du Brault ou au port du Pavé à Charron, a une signature beaucoup plus variable, sur le carbone ($-24,4 \pm 2,5 \text{ ‰}$) comme sur l'azote ($6,5 \pm 1,5 \text{ ‰}$), que celle du seston prélevé dans le fond du pertuis Breton (respectivement $-23,5 \pm 0,6 \text{ ‰}$ et $6,4 \pm 0,6 \text{ ‰}$), au point Carrelère ou au point Eperon.

En outre, la signature hivernale du seston prélevé au pont du Brault (S02 : $\delta^{13}\text{C} = -29,5 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 5,4 \text{ ‰}$) est proche (flèche bleue, Figure 9-4) de celle mesurée en hiver plus en amont dans la Sèvre Niortaise (S11-03 : $\delta^{13}\text{C} = -29,7 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 3,7 \text{ ‰}$). Elle provient très certainement des débris d'arbres, pauvres en ^{15}N ($2,6 \text{ ‰}$) (P. Richard, comm. pers.). Dans cette station de Marans, le seston prend une signature plus enrichie en ^{15}N et plus appauvrie ^{13}C en pendant l'été (S04-10 : $\delta^{13}\text{C} = -33,7 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 9,4 \text{ ‰}$) du fait d'une très forte production phytoplanctonique estivale (Richard, comm. pers.). Les graminées sont plus pauvres en ^{13}C que les arbres à feuilles caduques, eux-mêmes plus pauvres que les pins maritimes. Enfin, le phytoplancton océanique prélevé par P. Richard (comm. pers.) montre une signature moins appauvrie en ^{13}C que le seston du Pertuis, de l'anse ou de l'estuaire (PhyLarge : $\delta^{13}\text{C} = -19,9 \pm 0,8 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 5,6 \pm 0,5 \text{ ‰}$).

9.3.2. Variabilité des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la macrofaune

9.3.2.1. Variabilité inter et intra-spécifique des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ chez les polychètes prédateurs

Les signatures isotopiques des polychètes diffèrent (Figure 9-5) selon l'espèce sur le $\delta^{13}\text{C}$ ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 26,4$ et $p < 0,001$) et selon leur taille sur le $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{\delta^{15}\text{N}} = 235,7$ et $p < 0,001$). Ainsi, les individus de *Nephtys hombergii* les plus grands montrent des déviations de $-14 \pm 0,1 \text{ ‰}$ sur le carbone et $12,5 \pm 0,2 \text{ ‰}$ sur l'azote, alors que les plus petits sont plus appauvris en ^{15}N ($10,9 \pm 0,1 \text{ ‰}$). De même, les individus de *Hediste diversicolor* les plus grands montrent des déviations de $-15,3 \pm 0,6 \text{ ‰}$ sur le carbone et $12,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$ sur l'azote, alors que le plus petit et le némerte *Lineus sp* sont plus appauvris en ^{15}N ($10,9 \pm 0,1 \text{ ‰}$).

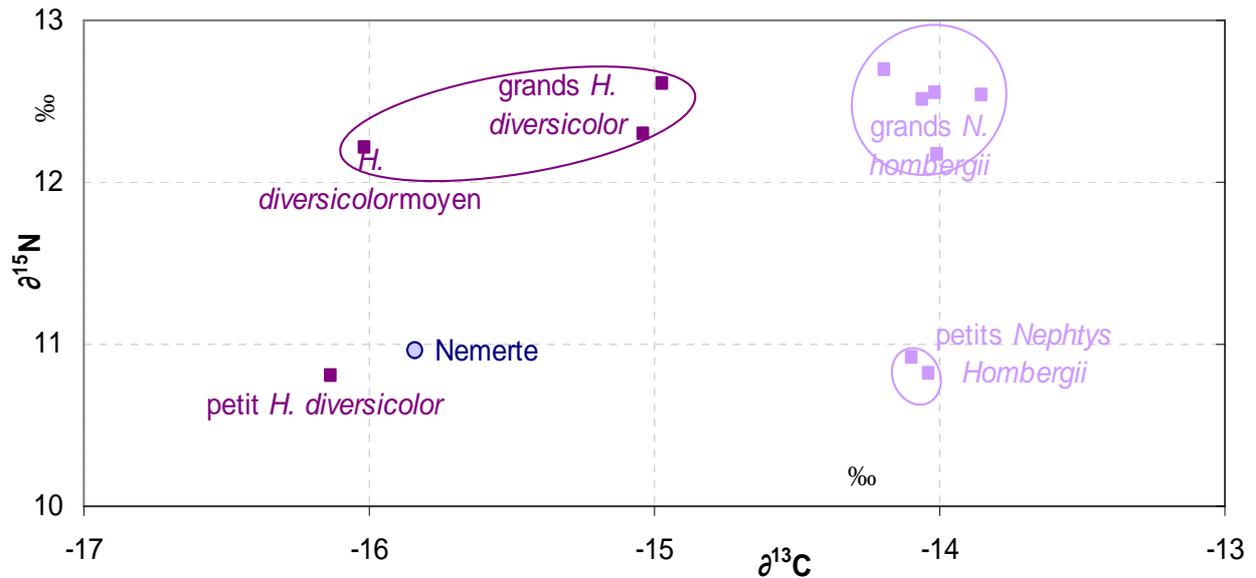


Figure 9-5 Diagramme dual des signatures isotopiques du carbone et de l'azote mesurées sur différentes classes de taille de *Hediste diversicolor* et de *Nephtys hombergii*, ainsi que sur un néemerte *Lineus sp.*

9.3.2.2. Variabilité inter et intra-spécifique du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez les mollusques

Les signatures isotopiques du carbone discriminent bien les espèces de mollusques échantillonnées ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 7,9$ et $p < 0,001$) notamment en fonction de leur régime alimentaire : les bivalves filtreurs représentés par quelques juvéniles de *Cerastoderma edule* ont une signature en carbone très variable ($\delta^{13}\text{C} = -16 \pm 2,3$ ‰), alors que les gastéropodes brouteurs représentés par *Hydrobia ulvae* sont toujours relativement plus enrichis en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C} = -13,4 \pm 1,3$ ‰), et que les bivalves de régime mixte déposivore-suspensivore sont en position intermédiaire ($\delta^{13}\text{C} = -15,9 \pm 0,5$ ‰ pour *Macoma balthica* et $\delta^{13}\text{C} = -16,4 \pm 0,4$ ‰ pour *Scrobicularia plana*).

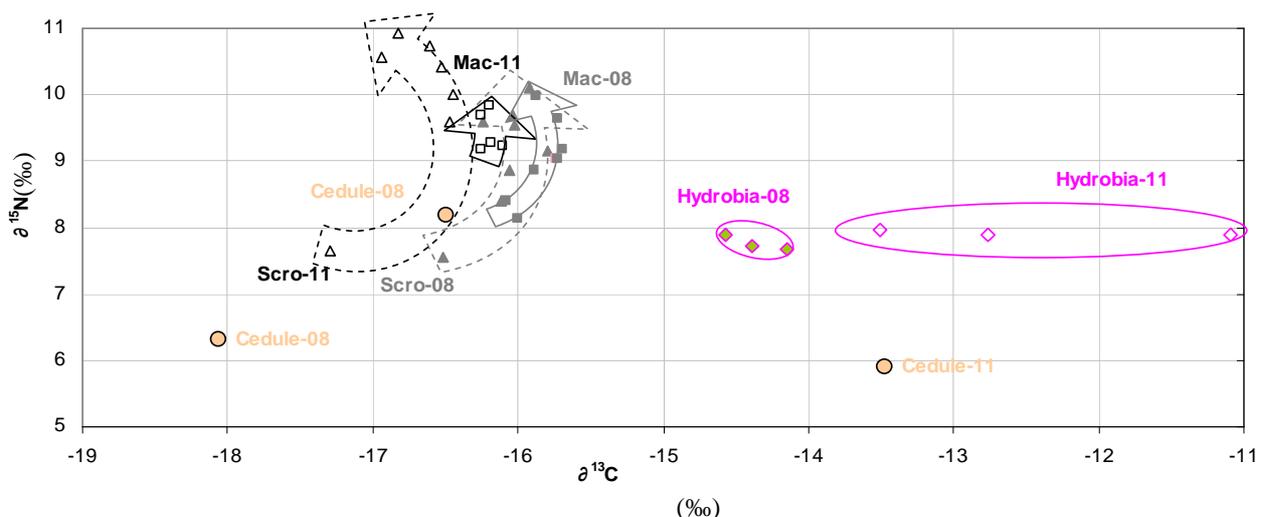


Figure 9-6 Diagramme dual des signatures isotopiques mesurées chez *Hydrobia ulvae* (losanges), *Cerastoderma edule* (ronds), et des individus les plus petits aux individus les plus grands chez *Scrobicularia plana* (triangles et flèches discontinues) et *Macoma balthica* (carrés et flèches continues) en août (08) et en novembre 2003 (11).

Cependant, il n'y a pas de discrimination significative des espèces de mollusque selon leur $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{\delta^{15}\text{N}} = 2,7$ et $p = 0,061$). La signature moyenne du $\delta^{15}\text{N}$ des mollusques de l'anse de l'Aiguillon est de $8,9 \pm 1,2$ ‰. Enfin, un effet « date » hautement significatif est constaté sur le $\delta^{13}\text{C}$ des scrobiculaires ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 22,3$ et $p < 0,001$) et des tellines baltiques ($F_{\delta^{13}\text{C}} = 17,5$ et $p = 0,0015$). En effet, les individus de *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* sont plus appauvris en ^{13}C , quelle que soit leur taille, en novembre qu'en août 2003.

9.3.2.3. Variabilité ontogénique du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez les bivalves

L'organisation croissante du $\delta^{15}\text{N}$ des bivalves selon leur taille (flèches sur la Figure 9-6) laissant supposer une variabilité intra-spécifique des signatures isotopiques liée à l'ontogénèse, nous avons étudié la variation des teneurs en carbone et azote, des rapports C/N et des signatures isotopiques selon la taille des bivalves pour des individus de *Macoma balthica* et de *Scrobicularia plana* en août et en novembre 2003 (Figure 9-7).

Des variations saisonnières significatives des teneurs en carbone et azote des bivalves ont été mises en évidence chez *S. plana* ($F_{\% \text{C}} = 35,4$ soit $p < 0,001$ et $F_{\% \text{N}} = 12,6$ soit $p = 0,004$), mais pas chez *M. balthica* ($F_{\% \text{C}}$ et $F_{\% \text{N}} = 0,3$ soit $p > 0,5$). En effet, alors que chez *M. balthica* la teneur en carbone organique est élevée en août comme en novembre ($\text{C} = 42,14$ %) mais plus variable en août (de 37,6 à 45,5 %) qu'en novembre, chez *S. plana* la teneur en carbone organique est plus élevée en novembre ($\text{C} = 41,76$ %) qu'en août ($\text{C} = 38,22$ %). De même, la teneur en azote organique est moyenne chez *M. balthica* ($\text{N} = 9,78$ %) mais plus variable en août (de 8,78 à 10,95 %) qu'en novembre, faible chez *S. plana* en août ($\text{N} = 9,55$ %) et plus élevée chez *S. plana* en novembre ($\text{N} = 10,28$ %). Cependant, il n'existe pas de relation entre les teneurs en carbone ou en azote et la taille des bivalves (Figure 9-7).

Au contraire, le rapport C/N varie significativement selon la taille des individus chez *M. balthica* en août ($\text{C/N} = 0,06 \text{ L} + 3,81$) plus qu'en novembre ($\text{C/N} = 0,03 \text{ L} + 3,94$) et chez *S. plana* en novembre ($\text{C/N} = 0,03 \text{ L} + 3,38$) en excluant l'individu le plus petit dont le rapport C/N atteint 4,14. Même en excluant l'individu le plus petit de *S. plana* en août ($\text{C/N} = 4,15$), il n'existe pas de relation linéaire significative entre C/N et la taille des individus les plus grands chez *S. plana* en été.

L'appauvrissement significatif en ^{13}C des bivalves en novembre (-16,7 ‰ chez *S. plana* et -16,2 ‰ chez *M. balthica*) par rapport à août (-16,1 ‰ chez *S. plana* et -15,9 ‰ chez *M. balthica*) est moins marqué pour des individus de 14 mm de longueur chez *M. balthica*, et pour des individus de 16 à 27 mm de longueur chez *S. plana*.

Enfin, le $\delta^{15}\text{N}$ des bivalves augmente significativement avec la taille des individus. Il ne varie pas entre août et novembre chez *M. balthica* ($\delta^{15}\text{N} = 0,11 \text{ L} + 8,13 \text{ ‰}$). En revanche, chez *S. plana* le $\delta^{15}\text{N}$ est supérieur en novembre ($\delta^{15}\text{N} = 0,12 \text{ L} + 7,37 \text{ ‰}$) par rapport à août ($\delta^{15}\text{N} = 0,08 \text{ L} + 7,16 \text{ ‰}$).

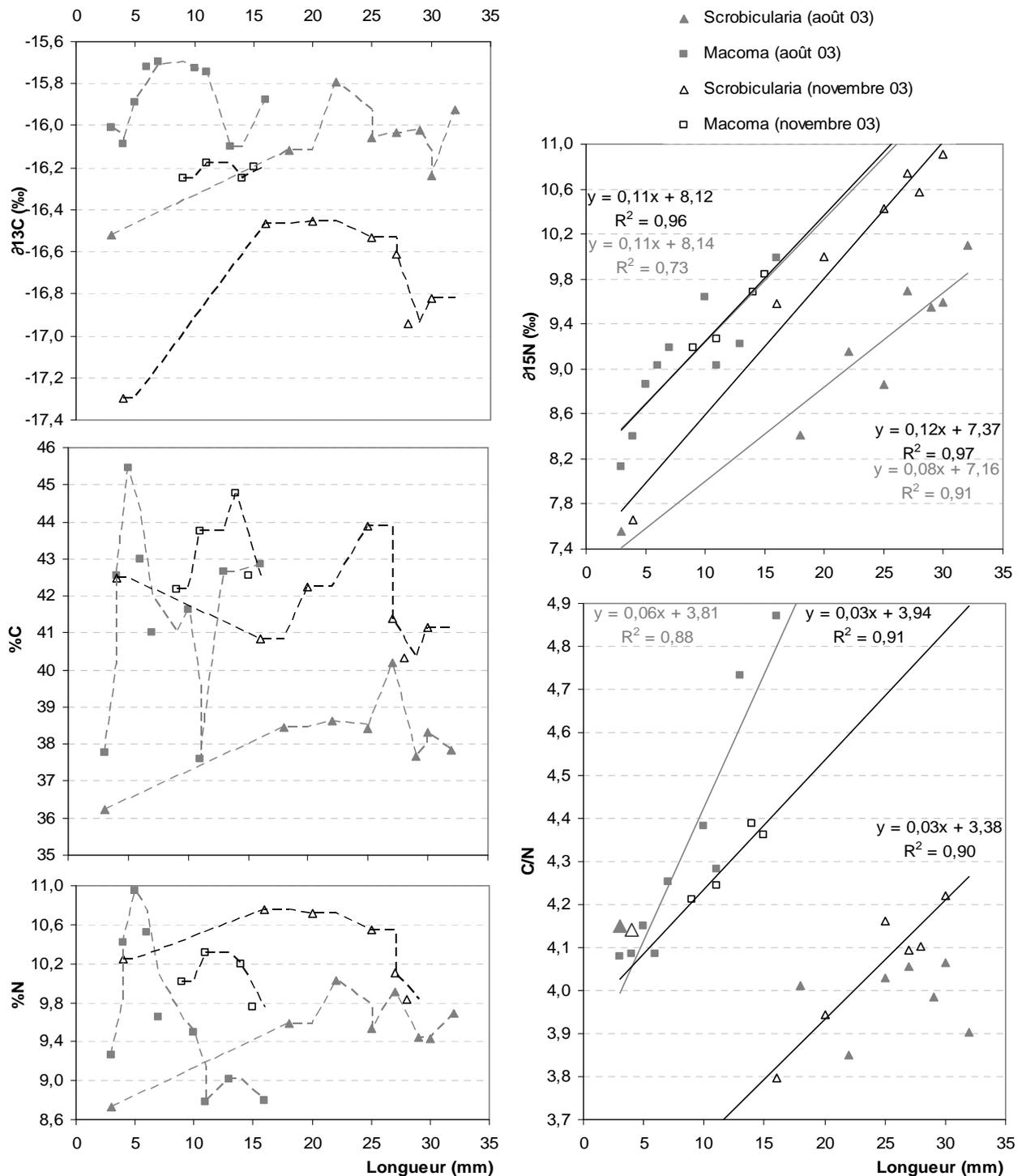


Figure 9-7 Evolution des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (en haut), des teneurs en carbone organique et en azote (en bas à gauche) et des rapports C/N (en bas à droite) des individus de *Scrobicularia plana* (triangles) et *Macoma balthica* (carrés) prélevés en août (gris plein) et en novembre 2003 (noir vide) selon leur taille

9.3.3. Variabilité du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez les limicoles de l'anse de l'Aiguillon

9.3.3.1. Variabilité intra-individuelle du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez un Bécasseau variable : Exemple des retrices'

L'analyse des signatures isotopiques du carbone et de l'azote des plumes de queue d'un Bécasseau variable permet, d'une part, d'estimer la variabilité intra-individuelle des signatures isotopiques chez une espèce de limicole et, d'autre part, d'intégrer la part de variabilité temporelle liée à la durée de la mue post-nuptiale. En effet, les retrices sont remplacées, avant ou après la migration post-nuptiale selon la sous-espèce *Calidris alpina alpina* ou *C. a. schinzii*, en commençant par les retrices externes et en terminant par celles du centre de la queue (Cramp *et al.* 1983).

Les signatures isotopiques des retrices discriminent trois groupes de plumes, à la fois sur le $\delta^{15}\text{N}$ et sur le $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 9-8). Les plumes externes sont les plus enrichies en ^{13}C et ^{15}N (moyennes respectives -12,72 et 16,86 ‰), tandis que les retrices internes sont les plus appauvries en isotopes lourds (moyennes respectives -13,32 et 16,47 ‰). Les différences inter-retrices maximales observées sur le $\delta^{15}\text{N}$ et sur le $\delta^{13}\text{C}$ sont respectivement de 0,52 et 0,79 ‰, elles sont donc supérieures à la précision du spectromètre de masse (0,3 ‰). Les différences intra-groupe de retrices atteignent quant à elles de 0,34 ‰ sur le $\delta^{15}\text{N}$ et 0,33 ‰ sur le $\delta^{13}\text{C}$ pour les retrices intermédiaires, de 0,05 et 0,30 ‰ pour les retrices externes, et de 0,20 et 0,01 ‰ pour les internes, soient des différences inférieures à la précision du spectromètre de masse, donc probablement non significatives.

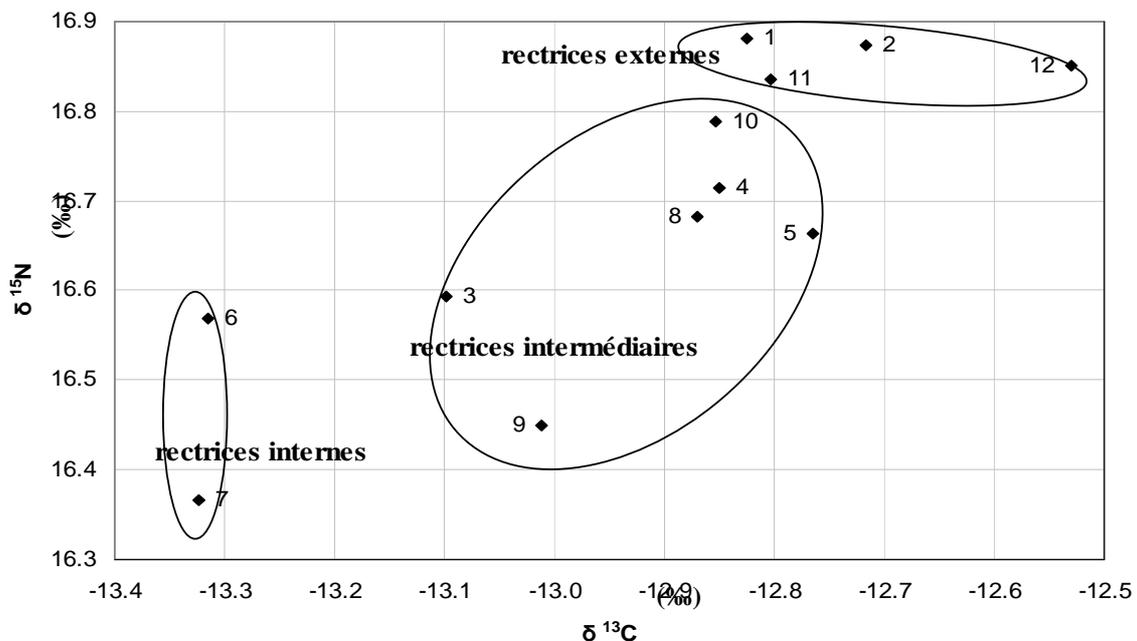


Figure 9-8 Diagramme dual des signatures isotopiques des différentes retrices (1 à 12, comme sur la Figure 9-2) d'un Bécasseau variable

En outre, il existe une corrélation linéaire négative hautement significative ($p < 0,01$) entre la position des rectrices et le $\delta^{15}\text{N}$ ou le $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 9-9). En effet, au fur et à mesure de la mue, les rectrices s'appauvrissent en ^{15}N et en ^{13}C , par rapport aux rectrices externes plus anciennes.

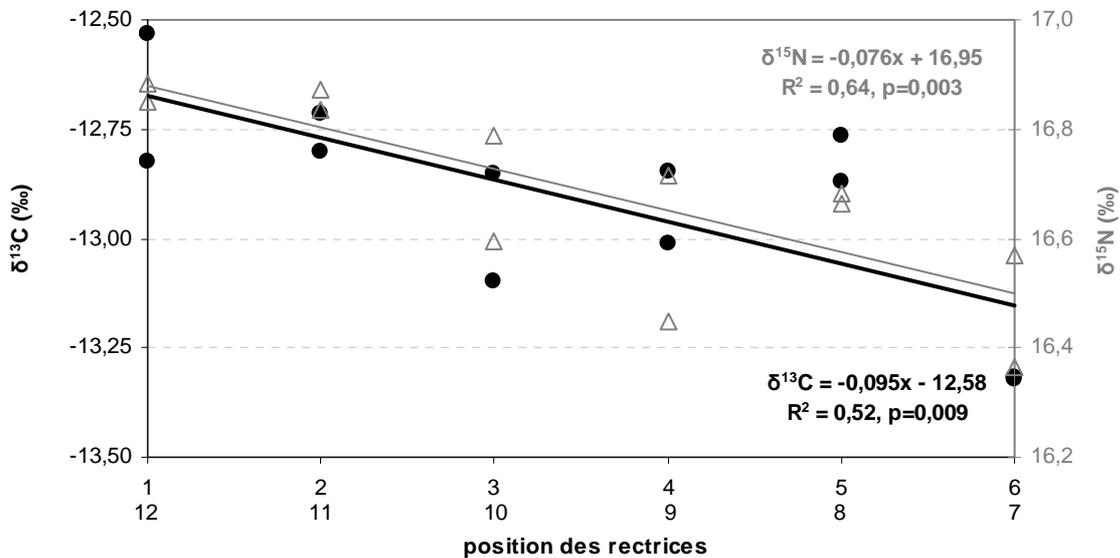


Figure 9-9 Evolution du $\delta^{13}\text{C}$ (ronds noirs, ordonnées gauches en ‰) et du $\delta^{15}\text{N}$ (triangles gris, ordonnées droites en ‰) selon la position des rectrices d'un becasseau variable

Si les teneurs en azote et les rapports C/N ne varient pas significativement en fonction de la position des rectrices (Figure 9-10), les teneurs en carbone organique des rectrices sont significativement corrélées négativement à leur date de formation. En effet, les plumes externes, remplacées les premières au cours de la mue post-nuptiale, sont plus enrichies en carbone que les plumes médianes, elles-mêmes plus enrichies que les rectrices internes, les plus récentes (Figure 9-10).

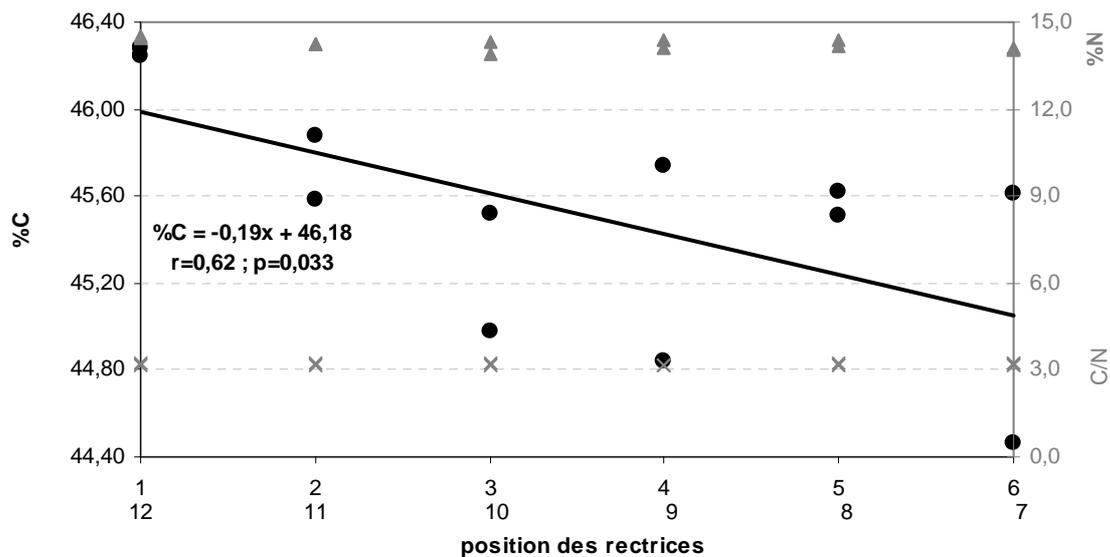


Figure 9-10 Evolution de la teneur en carbone organique (ronds noirs, ordonnées gauches) et en azote (triangles gris, ordonnées droites) et du rapport C/N (croix grises, ordonnées droites) selon la position des rectrices

9.3.3.2. Variabilité intra-spécifique du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez les limicoles

a- Différences de fractionnement tissulaire entre plumes et sang

Toutes espèces confondues, il existe une différence significative entre les signatures isotopiques ou les teneurs et rapports en carbone et azote mesurées sur le sang ou sur les plumes (tectrices) des limicoles (Tableau 9-7).

Tableau 9-7 Résultats des analyses de variances à un facteur (type : plume ou sang) réalisées sur les déviations isotopiques, les teneurs et les rapports en carbone et azote de 24 individus de limicoles

	Facteur	Descriptif	Nombre	F _{critique}	Variable	F	Probabilité
oiseaux	type	plume ou sang	24, 24	4,05	$\delta^{13}\text{C}$	8,75	0,005
					$\delta^{15}\text{N}$	36,37	< 0,001
					%C	37,20	< 0,001
					%N	16,52	< 0,001
					C/N	9,34	0,004

Les différences entre les $\delta^{15}\text{N}$ ou $\delta^{13}\text{C}$ des plumes et du sang ont été calculées (Figure 9-11) pour le carbone et pour l'azote de chaque individu. Ces différences significatives de fractionnement tissulaire atteignent en moyenne $0,9 \pm 1,4$ ‰ pour $\Delta \delta^{13}\text{C}$ et $2,8 \pm 2$ ‰ pour $\Delta \delta^{15}\text{N}$.

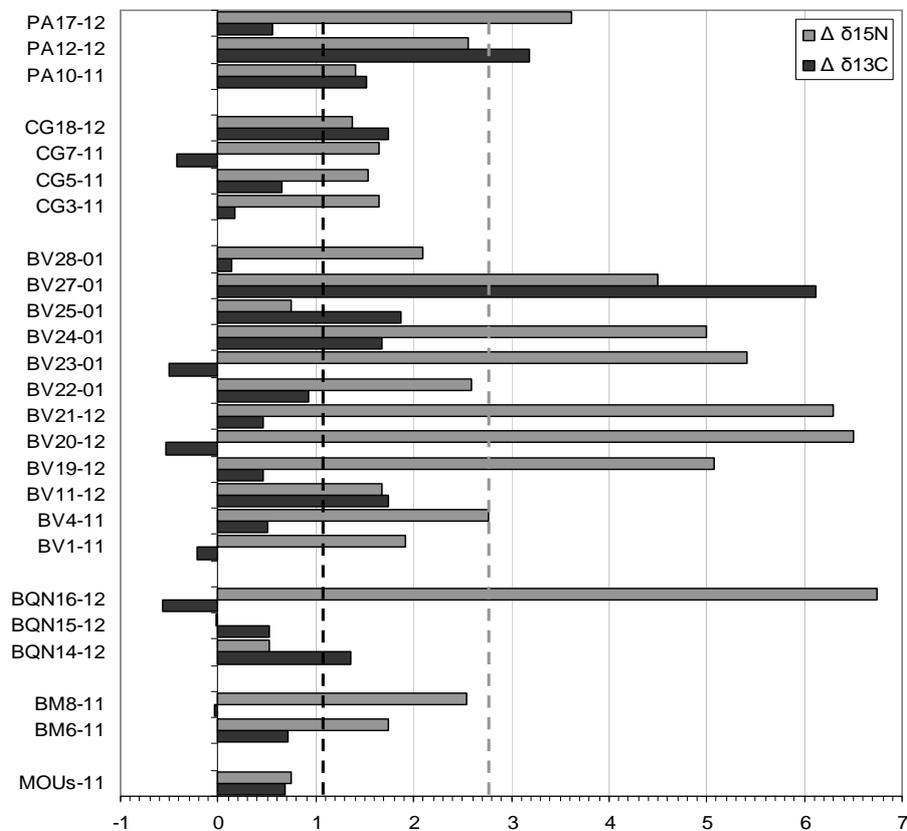


Figure 9-11 Valeurs des différences de $\delta^{13}\text{C}$ (en noir) et de $\delta^{15}\text{N}$ (en gris) entre plumes et sang ($\Delta \delta X$ ‰ = $\delta X_{\text{plume}} - \delta X_{\text{sang}}$) chez chacun des limicoles capturés (codes dans le Tableau 9-4) et moyennes en trait discontinu.

Si les variabilités intra-individuelles (entre les signatures isotopiques des rectrices d'un même individu ou entre celles des tectrices et du sang de mêmes individus) atteignent en moyenne respectivement 0,8 et 0,9 ‰ sur le $\delta^{13}\text{C}$, et 0,5 et 2,8 ‰ sur le $\delta^{15}\text{N}$, la variabilité intra-spécifique ne semble pas supérieure (Tableau 9-8).

Tableau 9-8 Valeur des moyennes (μ) et écarts-types (σ) du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (exprimés en ‰) mesurés dans le sang ou les plumes (tectrices) de l'ensemble des limicoles capturés

	N	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
		sang		plume		sang		plume	
		μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ
<i>Bécasseau variable</i>	12	-14,88	1,55	-13,83	0,61	12,91	1,05	16,62	1,86
<i>Chevalier gambette</i>	4	-15,05	0,87	-14,51	0,06	13,69	0,28	15,24	0,31
<i>Pluvier argenté</i>	3	-13,99	1,29	-12,24	0,98	13,50	1,47	16,03	2,29
<i>Barge à queue noire</i>	3	-14,74	0,08	-14,30	0,95	12,15	0,41	14,56	4,06
<i>Bécasseau maubèche</i>	2	-14,26	0,12	-13,92	0,65	11,89	0,77	14,04	1,34
<i>Limicoles</i>	24	-14,73	1,38	-13,81	1,14	12,93	1,03	15,84	2,16

En effet, seuls les écarts-types observés sur le $\delta^{13}\text{C}$ du sang chez le Bécasseau variable et le Pluvier argenté (respectivement 1,55 et 1,29 ‰) et sur le $\delta^{15}\text{N}$ des plumes chez la Barge à queue noire (4,06 ‰) sont élevés. De manière générale, la signature isotopique des plumes est moins variable que celle du sang sur le $\delta^{13}\text{C}$ et inversement sur le $\delta^{15}\text{N}$.

6- Variabilité temporelle des signatures isotopiques chez le Bécasseau variable

Avant de tester la variabilité inter-spécifique des signatures isotopiques chez l'ensemble des limicoles, il nous a fallu vérifier qu'aucun effet temporel n'influaient sur les différents paramètres analytiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et C/N des plumes et du sang) au sein d'une même espèce. Pour cela nous avons testé l'effet « date » chez l'espèce la plus régulièrement capturée : *Calidris alpina*. Le test d'homoscédasticité des données entre les dates chez le Bécasseau variable ne montre aucune différence de variabilité selon la date pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le C/N des plumes et du sang, le $\delta^{15}\text{N}$ des plumes (paramètre de Bartlett compris entre 0,6 et 5,83, donc $p > 0,05$) mais pas pour le $\delta^{15}\text{N}$ du sang (paramètre de Bartlett = 7,38 et $p = 0,025$). Ainsi, nous avons pu réaliser une ANOVA non équilibrée sur le facteur « date » pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le C/N des plumes et du sang des Bécasseaux variables (Tableau 9-9), ainsi qu'un test de Kruskal-Wallis pour le $\delta^{15}\text{N}$ du sang ($H = 2,31$ et $p = 0,316$). Ces différentes analyses de variances ne montrent aucun effet significatif des dates de prélèvement des Bécasseaux variables sur les différents paramètres analytiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et C/N).

Tableau 9-9 Analyse de variance non équilibrée de l'effet « date » sur les $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et C/N du sang et des plumes chez *Calidris alpina*

	sang		tectrice		
	$\delta^{13}\text{C}$	C/N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C/N
F	1,01	0,97	0,01	0,59	1,00
p	0,403	0,417	0,990	0,574	0,405

9.3.3.3. Variabilité inter-spécifique des signatures isotopiques chez les limicoles

a- Variabilité inter-spécifique des signatures isotopiques chez les limicoles capturés en hiver 2003-2004

Faisant l'hypothèse qu'aucun effet date n'existe chez les autres limicoles, comme chez *Calidris alpina*, nous avons pu regrouper les données par espèce, afin de tester l'effet « espèce » pour toutes les dates de capture confondues. Nous avons vérifié l'homoscédasticité des données en fonction de l'espèce avec un risque *alpha* de 1 %, comme recommandé par Scherrer (1984) lorsque le faible nombre d'échantillons ne permet pas de tester la normalité des données à laquelle le test de Bartlett est très sensible. Ainsi, une analyse de variance non équilibrée a pu être réalisée sur les paramètres du sang et des plumes. Seuls le C/N du sang et le $\delta^{13}\text{C}$ des plumes varient significativement selon l'espèce de limicole (Tableau 9-10). En effet, la variabilité inter-spécifique du $\delta^{13}\text{C}$, qui atteint 1,74 ‰ sur le sang et 1,33 ‰ sur la plume des limicoles, est supérieure à la variabilité intra-spécifique sur le $\delta^{13}\text{C}$. Au contraire, la variabilité inter-spécifique du $\delta^{15}\text{N}$, qui atteint 0,39 ‰ sur le sang et 1,77 ‰ sur la plume, est inférieure à la variabilité intra-spécifique sur le $\delta^{15}\text{N}$. Cependant, ce résultat ne tient pas compte des potentielles covariations entre les paramètres de l'analyse isotopique.

Tableau 9-10 Résultats des tests d'homoscédasticité (Bartlett) et de l'analyse de variance non équilibrée (F) de l'effet « espèce » sur les paramètres analytiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et C/N des plumes et du sang) chez tous les limicoles capturés

		Bartlett	p	F	p
sang	$\delta^{13}\text{C}$	12,26	0,016	0,41	0,802
	$\delta^{15}\text{N}$	6,41	0,171	1,95	0,143
	C/N	10,66	0,031	6,25	0,002
plumes	$\delta^{13}\text{C}$	10,80	0,029	5,80	0,003
	$\delta^{15}\text{N}$	10,07	0,039	1,15	0,364
	C/N	4,46	0,348	2,25	0,102

b- Covariabilité des signatures isotopiques et du C/N chez les limicoles capturés en hiver 2003-2004

Ayant observé des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et C/N dans le sang très différentes chez l'un des Bécasseaux variables (BV27), pouvant générer à elles seules des covariations, nous avons réalisé les analyses de covariance sans cet individu.

Les deux premières ANCOVA ont été réalisées sur le $\delta^{13}\text{C}$ avec le C/N comme covariable, sur le sang, puis sur les plumes de tous les limicoles excepté le BV27. Il n'y a pas de covariation entre le $\delta^{13}\text{C}$ et le C/N, ni sur le sang (F = 2,99 et p = 0,102), ni sur les plumes (F = 0,14 et p = 0,714). Cependant, l'effet « espèce » est vérifié sur le $\delta^{13}\text{C}$ des plumes (F = 5,11 et p = 0,007), alors qu'il ne l'est pas sur le sang (F = 2,17 et p = 0,116).

Les deux dernières ANCOVA ont été réalisées sur le $\delta^{15}\text{N}$ avec le $\delta^{13}\text{C}$ comme covariable, sur le sang, puis sur les plumes de tous les limicoles excepté le BV27. Il n'y a pas de covariation entre le $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{13}\text{C}$ sur le sang ($F = 0,09$ et $p = 0,773$), mais le $\delta^{15}\text{N}$ des plumes covarie significativement avec le $\delta^{13}\text{C}$ ($F = 12,73$ et $p = 0,002$). En outre, l'effet « espèce » apparaît significatif sur le $\delta^{15}\text{N}$ du sang ($F = 3,06$ et $p = 0,045$), comme des plumes ($F = 4,51$ et $p = 0,011$), alors qu'il ne l'était pas dans les ANOVA réalisées sur tous les individus (BV27 inclus). En effet, les Bécasseaux maubèches et les Barges à queue noire montrent des $\delta^{15}\text{N}$ généralement plus faibles que ceux mesurés dans le sang et les tectrices des Bécasseaux variables, des Chevaliers gambettes et des Pluviers argentés.

c- Variabilité interspécifique des signatures isotopiques des plumes de limicoles

Comme l'ont montré les ANOVA et ANCOVA, le $\delta^{13}\text{C}$ des plumes varie significativement selon l'espèce. Ainsi, alors que les Bécasseaux variables et maubèches ont un $\delta^{13}\text{C}$ moyen (respectivement de $-13,83 \pm 0,61$ et $-13,92 \pm 0,65$ ‰), les Pluviers argentés sont plus enrichis en ^{13}C ($-12,24 \pm 0,98$ ‰) et les barges et chevaliers sont plus appauvris en ^{13}C (respectivement de $-14,3 \pm 0,95$ et $-14,51 \pm 0,06$ ‰ si l'on exclut un Chevalier gambette à $-10,61$) (Figure 9-12).

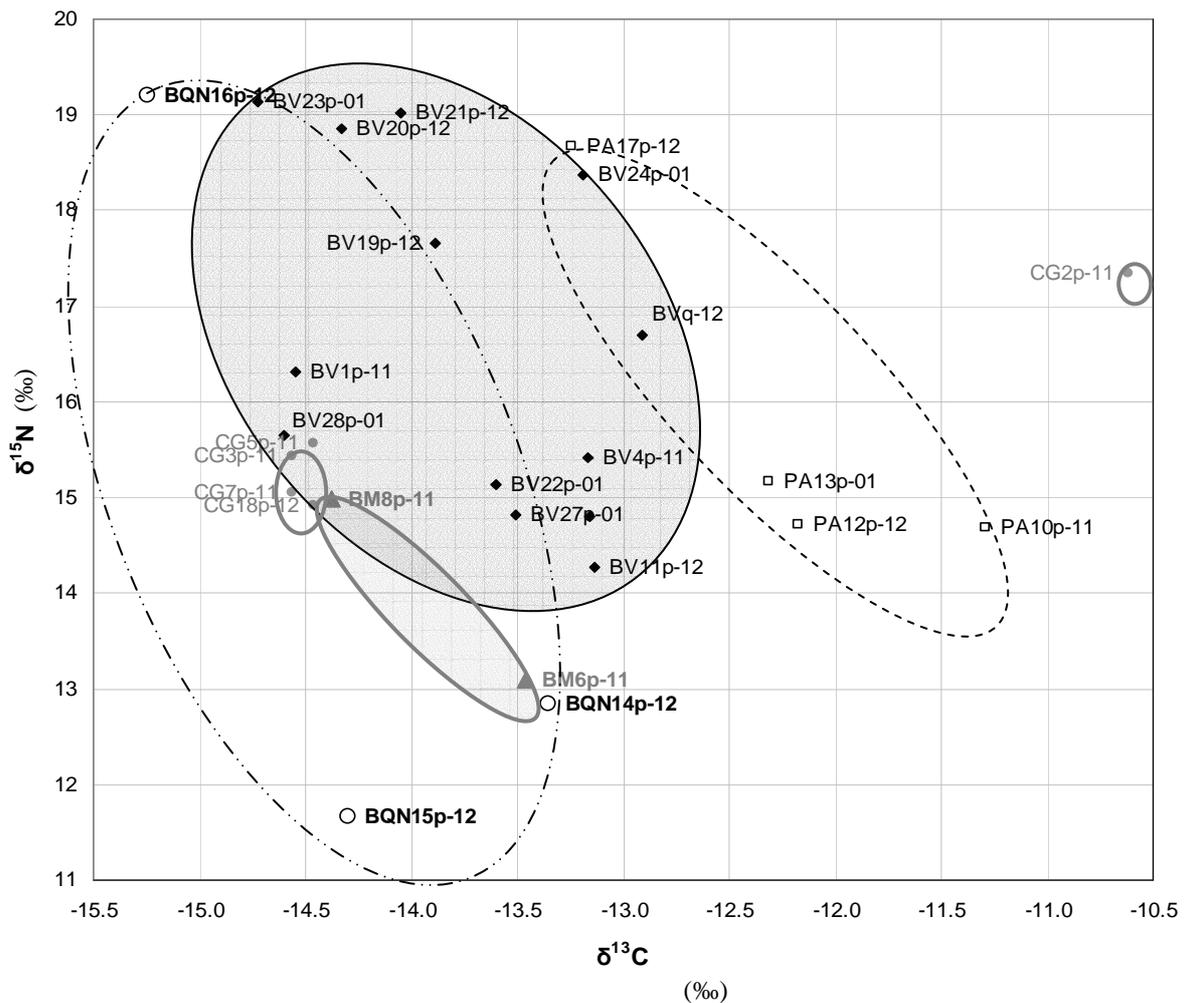


Figure 9-12 Diagramme dual des rapports isotopiques du carbone et de l'azote des plumes de différents limicoles hivernants sur l'anse de l'Aiguillon (deux lettres de l'espèce, n°, plume, mois de prélèvement)

Le $\delta^{15}\text{N}$ ne permet pas en revanche de distinguer l'espèce, du fait de la très forte variabilité de la signature isotopique de l'azote dans les plumes de barges à queue noire, de bécasseaux variables et de pluviers argentés. La covariance entre $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ s'avère ici négative. Les individus les plus enrichis en ^{13}C étant curieusement les plus appauvris en ^{15}N (Figure 9-12).

d- Variabilité interspécifique des signatures isotopiques du sang chez les limicoles

Si les signatures isotopiques du sang ne permettent pas de discriminer significativement les espèces de limicoles, elles distinguent en revanche différentes stratégies individuelles. En effet, quelques individus s'écartent des valeurs moyennes de -14,73 ‰ sur le carbone et 12,93 ‰ sur l'azote. Ainsi, il est notable que les 3 Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* ont des signatures très différentes les unes des autres (écarts-types de 1,29 ‰ sur le $\delta^{13}\text{C}$ et 1,47 ‰ sur le $\delta^{15}\text{N}$), contrairement aux 3 Barges à queue noire de *Limosa limosa* dont les signatures sont peu variables sur le $\delta^{13}\text{C}$ (0,08 ‰) comme sur le $\delta^{15}\text{N}$ (0,41 ‰).

Afin de visualiser ces différentes stratégies chez les limicoles, résultant soit de différents régimes alimentaires, soit de différents fractionnements sanguins, une classification hiérarchique ascendante a été réalisée sur les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du sang (Figure 9-13). Trois groupes se distinguent :

Le premier groupe (en jaune), fortement dissemblable des deux autres groupes (distance du $\text{Khi}^2 = 4,4 \cdot 10^{-6}$), est représenté par une mouette *Rissa tridactyla* ($\delta^{13}\text{C} = -18,1$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 12,2$ ‰) et un Bécasseau variable prélevé en janvier (n° 27 : $\delta^{13}\text{C} = -19,6$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 10,3$ ‰), dont la signature isotopique est **très appauvrie à la fois en ^{13}C et en ^{15}N** .

Le second groupe (en rouge) se distingue du troisième groupe, selon une distance du Khi^2 de $1,5 \cdot 10^{-6}$, par un **enrichissement en azote lourd** du sang ($\delta^{15}\text{N} = 13,8 \pm 0,7$ ‰). Il est constitué de deux Pluviers argentés prélevés en novembre et en décembre (n° 10 et 17) et d'un Bécasseau variable capturé en novembre (n° 1), ayant des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C} = -14,5 \pm 0,5$ ‰, ainsi que de 3 Chevaliers gambettes capturés en novembre (n° 3, 5 et 7) avec un bécasseau variable (n° 4) et par 3 Bécasseaux variables prélevés en janvier (n° 23, 25 et 28), appauvris en carbone lourd ($\delta^{13}\text{C} = -13,6 \pm 0,8$ ‰).

Le dernier groupe (en bleu) est plus complexe avec 13 individus, présentant des **signatures isotopiques moyennes** ($\delta^{13}\text{C} = -14,7 \pm 0,6$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 12,5 \pm 0,5$ ‰). En effet, 5 Bécasseaux variables capturés en décembre (n° 19, 20 et 21) et en janvier (n° 22 et 24) ainsi qu'un Bécasseau maubèche prélevé en novembre (n° 8) ont en moyenne des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement -14,4 ‰ et 12,7 ‰. Le Pluvier argenté n° 12 et la Barge à queue noire n° 15, capturés en décembre, le Bécasseau maubèche n° 6, capturé en novembre, possèdent un sang légèrement appauvri en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N} = 11,7 \pm 0,4$ ‰), tandis que les deux Barges à queue noire (n° 14 et 16), le Bécasseau variable n° 11 et le Chevalier gambette n° 18, capturés en décembre, ont un sang légèrement appauvri en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C} = -15,1 \pm 0,7$ ‰).

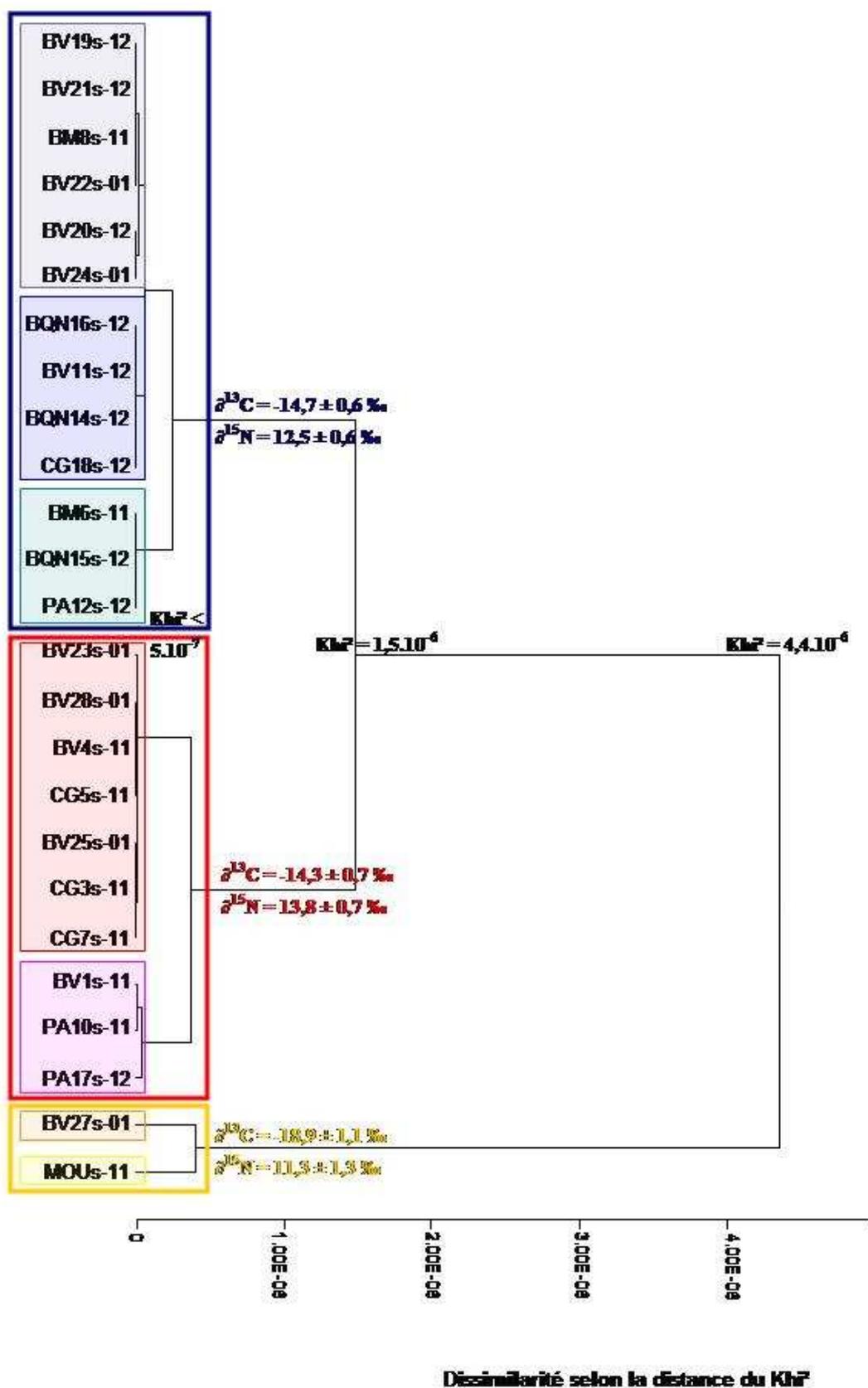


Figure 9-13 Dendrogramme issu d'une classification ascendante hiérarchique des limicoles selon leurs signatures isotopiques du carbone et de l'azote $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de leur sang.

9.3.4. Organisation du réseau trophique dans un diagramme dual $\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$

Afin de visualiser l'ensemble du réseau trophique intertidal de l'anse de l'Aiguillon, un diagramme dual $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ a été construit. Considérant que les consommateurs sont généralement enrichis en ^{15}N par rapport à leurs ressources alimentaires, un net échelonnement trophique apparaît sur l'axe des ordonnées.

Pour comparaison, quelques signatures terrestres ont été illustrées. Ainsi, les graminées et les arbres, marqués par un appauvrissement en ^{13}C et en ^{15}N typiquement terrestres, sont décalés en bas à gauche du graphique dual par rapport aux sources primaires intertidales. De même, les oiseaux terrestres, tels que les pigeons, le rouge gorge et le merle, sont marqués par un appauvrissement en ^{13}C et en ^{15}N par rapport aux oiseaux limicoles. Les oiseaux terrestres ont donc une nourriture typiquement terrestre, alors que les limicoles ont une nourriture typiquement intertidale.

Dans le réseau trophique intertidal de l'anse de l'Aiguillon, les halophytes, les diatomées benthiques et le seston représentent le **premier échelon trophique**. Cependant les diatomées benthiques sont parfois plus enrichies en ^{15}N que les consommateurs primaires connus pour s'en nourrir. C'est notamment le cas du microphytobenthos prélevé en août à proximité des mizottes vendéennes par rapport aux hydrobies de la pointe Saint-Clément. Alors que la signature des bivalves peut s'expliquer par une position intermédiaire entre microphytobenthos et seston (deux sources nutritives potentielles), celle des hydrobies, connues pour être des dépositivores stricts, devrait être moins influencée par le seston. Bivalves et hydrobies représentent donc ici le **second échelon trophique** et subissent les variations saisonnières des signatures des producteurs primaires. Si ces consommateurs primaires sont considérés comme « **ligne de base benthique** » pour les échelons supérieurs, les variations saisonnières des signatures isotopiques s'atténuent aux échelons supérieurs. Ainsi les polychètes prédateurs sont plus enrichis en isotopes lourds, et, malgré leur omnivorie, ont des signatures moins variables que celles des bivalves. Enfin, le **dernier échelon trophique** est représenté par les limicoles, dont la signature du sang est elle-même plus enrichie en ^{15}N que celles des bivalves et des polychètes. La signature de leur plume est quant à elle beaucoup plus variable. Il est cependant notable qu'elle s'intègre parfaitement dans le réseau trophique intertidal benthique. De la même façon, la signature isotopique du sang de mouette semble s'intégrer parfaitement dans le réseau trophique intertidal. Enfin, la signature isotopique du sang du bécasseau variable n° 27 est isolée de celles des autres individus et présente un $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaire entre les autres limicoles de nourriture typiquement intertidale et les oiseaux terrestres beaucoup plus appauvris en ^{13}C .

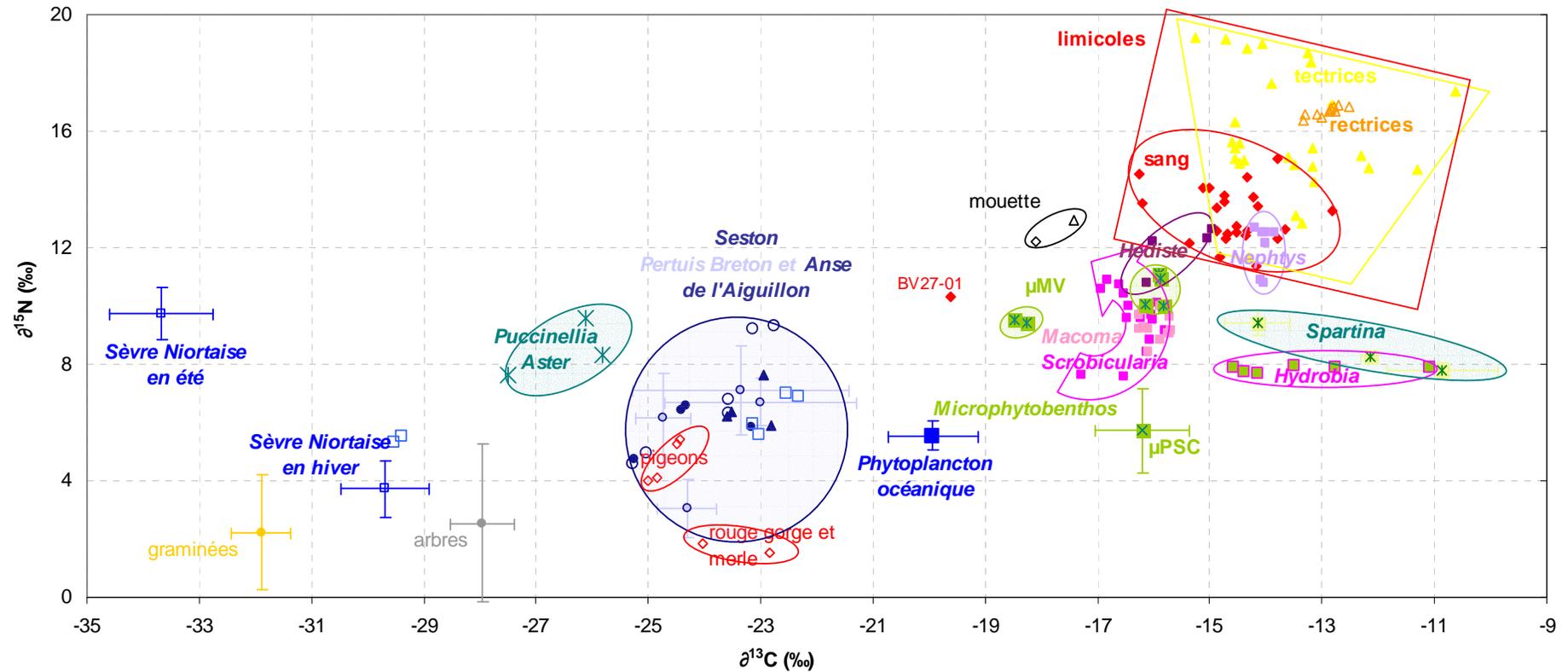


Figure 9-14 Organisation du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon selon les signatures isotopiques du carbone et de l'azote de ses principaux compartiments (seston fluvial, estuarien, ou océanique formant trois groupes distincts ; halophytes formant deux groupes distincts (*Puccinellia* et *Aster* prélevées sur les mizottes vendéennes et *Spartina* sur les mizottes du Pavé) ; microphytobenthos prélevé soit à proximité des mizottes vendéennes (cette étude) soit sur les vases nues de la pointe Saint-Clément (Richard, comm. pers.) ; mollusques suspensivores-dépositivores ou strictement dépositivores ; polychètes omnivores (*Nephtys hombergii* moins appauvri en ^{13}C que *Hediste diversicolor*) ; et oiseaux (les prélèvements de sang des pigeons, rouge gorge, merle, mouette et d'un Bécasseau variable se distinguent de ceux d'un groupe homogène de limicoles ; les plumes ont des signatures plus variables et souvent plus enrichies en isotopes lourds que le sang de ces mêmes limicoles)

9.4. Discussion

9.4.1. Diversité des producteurs primaires et saisonnalité de leurs signatures isotopiques

9.4.1.1. Saisonnalité des signatures isotopiques microphytobenthiques et sestoniques : impact de la variabilité des sources inorganiques et de la productivité primaire

Les signatures isotopiques des producteurs primaires sont réputées très variables sur le carbone (Craig 1953) comme sur l'azote (Lajtha & Marshall 1994) selon la signature de la source inorganique utilisée. L'appauvrissement en ^{13}C des végétaux par rapport à leur source est lié à la discrimination négative vis-à-vis de l'isotope lourd lors de l'entrée du carbone inorganique dans la cellule photosynthétique (le plus souvent par diffusion) et de sa fixation photosynthétique (par des processus enzymatiques) (Lajtha & Marshall 1994, Raven *et al.* 1994). En milieu aquatique, lorsque le CO_2 dissous n'est pas limitant, le CO_2 intracellulaire est appauvri d'environ 4 ‰ en ^{13}C par rapport au CO_2 dissous (Lajtha & Marshall 1994), tandis que lorsqu'il devient limitant, lors de blooms par exemple, certaines espèces végétales, telles que des diatomées, prélèvent directement les ions bicarbonates, enrichis d'environ 9 ‰ par rapport au CO_2 dissous (Goericke *et al.* 1994, Riebesell *et al.* 2000, Johnston *et al.* 2001) et subissent alors un enrichissement résiduel de l'ordre de 5 ‰ entre CO_2 dissous et CO_2 intracellulaire. L'enrichissement en ^{13}C , constaté sur du microphytobenthos prélevé sur l'anse de l'Aiguillon en août 2003 par rapport à celui prélevé en février 2004, peut donc être en partie expliqué par **une productivité micro-algale élevée entraînant des conditions limitantes en CO_2 et diminuant le fractionnement cinétique** entre la source de carbone inorganique et le carbone organique algal. En outre, des variations spatiales et saisonnières marquées (Zohary *et al.* 1984, Quay *et al.* 1986) de la signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous peuvent avoir lieu. Ces variations résultent de modifications des contributions relatives du carbone issu de la dissolution ($\delta^{13}\text{C}$ élevé constant, de 0 ‰ pour le CO_2 atmosphérique), et de celui issu de la minéralisation ($\delta^{13}\text{C}$ proche de celui de la matière organique dont il est issu, mais appauvri par rapport au carbone d'origine atmosphérique). Mais, ce qui expliquerait le mieux la **variabilité spatiale et saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ du seston** entre l'estuaire de la Sèvre Niortaise et le pertuis Breton, serait plus vraisemblablement les apports de matière particulaire. L'appauvrissement en ^{13}C constaté en février 2004 sur le seston prélevé au pont du Brault et au port du Pavé pourrait résulter de la minéralisation de carbone issu de matière organique terrestre provenant du lessivage des sols lors des précipitations hivernales. **L'appauvrissement en ^{13}C d'environ 7 ‰ du seston par rapport au microphytobenthos** dans l'anse de l'Aiguillon est conforme à celui constaté par France (1995) entre le phytoplancton et les algues benthiques. Il peut être en partie attribué à la turbulence hydrodynamique, favorisant la diffusion intracellulaire du CO_2 .

La production primaire est également contrôlée par la disponibilité des éléments nutritifs azotés (NO_3^- et NH_4^+). Ainsi au cours d'un bloom phytoplanctonique, il y a une diminution des concentrations en NO_3^- et NH_4^+ associée à une assimilation sélective du $^{14}\text{NO}_3^-$ et du $^{14}\text{NH}_4^+$, par conséquent l'azote inorganique dissous et la matière organique particulaire s'enrichissent en ^{15}N (Bouillon *et al.* 2002b). **L'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$, constatée sur le seston en août par rapport à janvier-février, peut donc résulter d'une déplétion en éléments nutritifs liée au bloom phytoplanctonique printanier.** En outre, il peut y avoir une régénération benthique du NH_4 sur les vasières intertidales, ainsi que des apports particuliers *via* les rivières et canaux de drainage du marais (Richard, comm. pers.).

9.4.1.2. Comparaison avec des données isotopiques régionales antérieures

Comparées aux résultats obtenus dans deux études locales sur l'anse de l'Aiguillon au printemps 1998 par Riera *et al.* (1999) et dans le bassin de Marennes-Oléron du printemps à l'hiver 1995 par Kang (1999), les signatures isotopiques des producteurs primaires de l'anse de l'Aiguillon prélevés de l'été 2003 à l'hiver 2003-2004 apparaissent toujours **appauvries en ^{13}C d'environ 2 ‰** (Figure 9-15A). De même, un **enrichissement en ^{15}N** est remarquable dans cette étude pour le microphytobenthos, de **5,7 ‰** par rapport à celui prélevé sur l'anse au printemps 1998 (Riera *et al.* 1999), et pour le seston, de **1 à 1,9 ‰** par rapport à celui prélevé dans la baie de Marennes-Oléron respectivement au printemps-été et en hiver 1995 (Kang 1999). En revanche, l'appauvrissement de 0,9 ‰ en ^{15}N des asters et de la glycérie maritimes prélevés en hiver 2003 par rapport aux spartines prélevées sur l'anse au printemps 1998 n'est peut-être lié qu'à une variabilité inter-spécifique des signatures isotopiques des halophytes. Les autres différences (appauvrissement général en ^{13}C et enrichissement en ^{15}N) peuvent-elles être liées à des **perturbations environnementales** ?

France (1994, 1995) a montré que le $\delta^{15}\text{N}$ des plantes et des animaux augmentait progressivement depuis les environnements terrestres, d'eau douce, d'estuaire jusqu'aux environnements marins. Cependant des enrichissements anormaux en ^{15}N sont possibles (France & Schlaepfer 2000). Ils sont généralement liés à l'application de fertilisants (Shearer *et al.* 1974, Kendall 1998), la fixation de l'azote par les cyanoprocaryotes (Minagawa & Wada 1984), ou le recyclage de l'azote inorganique dissous (Owens 1987). En effet, des processus saisonniers et locaux de **dénitrification** peuvent induire un enrichissement en ^{15}N de l'azote inorganique dissous (Minagawa & Wada 1984). En particulier lors des rejets d'eaux usées et de la dégradation des plantes, des bactéries dénitrifiantes oxydent les composés azotés des sédiments, dont les produits de dégradation sont enrichis en ^{15}N (Nithart 2000). Durant leur respiration anaérobie, les bactéries réduisent les nitrates et nitrites en produisant du $^{14}\text{N}_2$ gazeux et augmentent par conséquent le $\delta^{15}\text{N}$ des sédiments (Nithart 2000). En revanche, dans des zones humides boréales (marais), France & Schlaepfer (2000) ont constaté un appauvrissement en isotopes lourds par rapports aux systèmes réellement aquatiques (lacs) et l'ont attribué à un taux d'activité microbienne élevé.

Le $\delta^{15}\text{N}$ a été largement utilisé comme **traceur de pollution par les eaux usées** (Nithart 2000, Waldron *et al.* 2001, Rogers 2003), **les fertilisants agricoles** (Harrington *et al.* 1998, Yamamuro *et al.* 2003) **ou les rejets liés à l'aquaculture péneicole** (Jones *et al.* 2001, Costanzo *et al.* 2004). L'azote minéral se présente en solution ionique dans l'eau sous 3 formes principales : l'azote ammoniacal (ammoniac NH_3 et ammonium NH_4^+) et les nitrites (NO_2^-) qui sont oxydables, et les nitrates (NO_3^-) qui constituent la forme oxydée finale. La signature isotopique des nitrates varie en général entre 7 et 10 ‰ dans la couche euphotique (Minagawa & Wada 1984). Cependant, les rejets de NO_3^- dans les eaux usées sont en général plus enrichis en ^{15}N que les autres sources en nitrates (Heaton 1986, Bouillon *et al.* 2002a). Une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ traduit généralement un degré d'urbanisation élevé (Fry 1999). Ainsi le $\delta^{15}\text{N}$ des nitrates atteint -2 à +2,5 ‰ dans les fertilisants commerciaux, -2 à +9 ‰ dans l'azote organique du sol, 0 à 10 ‰ dans le phytoplancton mort en dégradation et 10 à 20 ‰ dans les déchets humains ou animaux (Kreitler & Jones 1975, Heaton 1986, Harrington *et al.* 1998, Kendall 1998). Ainsi, nous pouvons émettre l'hypothèse d'un lessivage des sols lors des précipitations hivernales pour expliquer à la fois l'appauvrissement en ^{13}C par minéralisation de carbone issu de matière organique terrestre et **l'enrichissement de presque 6 ‰ en ^{15}N par apports anthropiques d'engrais enrichis en nitrates.**

La dernière hypothèse permettant d'expliquer l'enrichissement en ^{15}N du microphytobenthos dans cette étude par rapport aux valeurs relevées par Riera *et al.* (1999) est liée à l'emplacement de deux des prélèvements à proximité des mizottes. En effet, le **microphytobenthos se développant à proximité des halophytes peut s'enrichir en ^{15}N du fait de la décomposition des végétaux eux-mêmes enrichis** (Richard, comm. pers.).

Au regard des écarts-types élevés mesurés sur le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires dans cette étude, en comparaison avec ceux calculés sur un nombre d'échantillons moindre dans les deux études antérieures, cette hypothèse doit être nuancée. En effet, **ces différences inter-annuelles régionales reflètent surtout la forte variabilité des signatures isotopiques des producteurs primaires**, laquelle peut être mésestimée par un nombre insuffisant d'échantillons et par des prélèvements trop ponctuels. Ceci confirme l'intérêt de réaliser des analyses spécifiques répétées à chaque saison et ce pour chaque site d'étude.

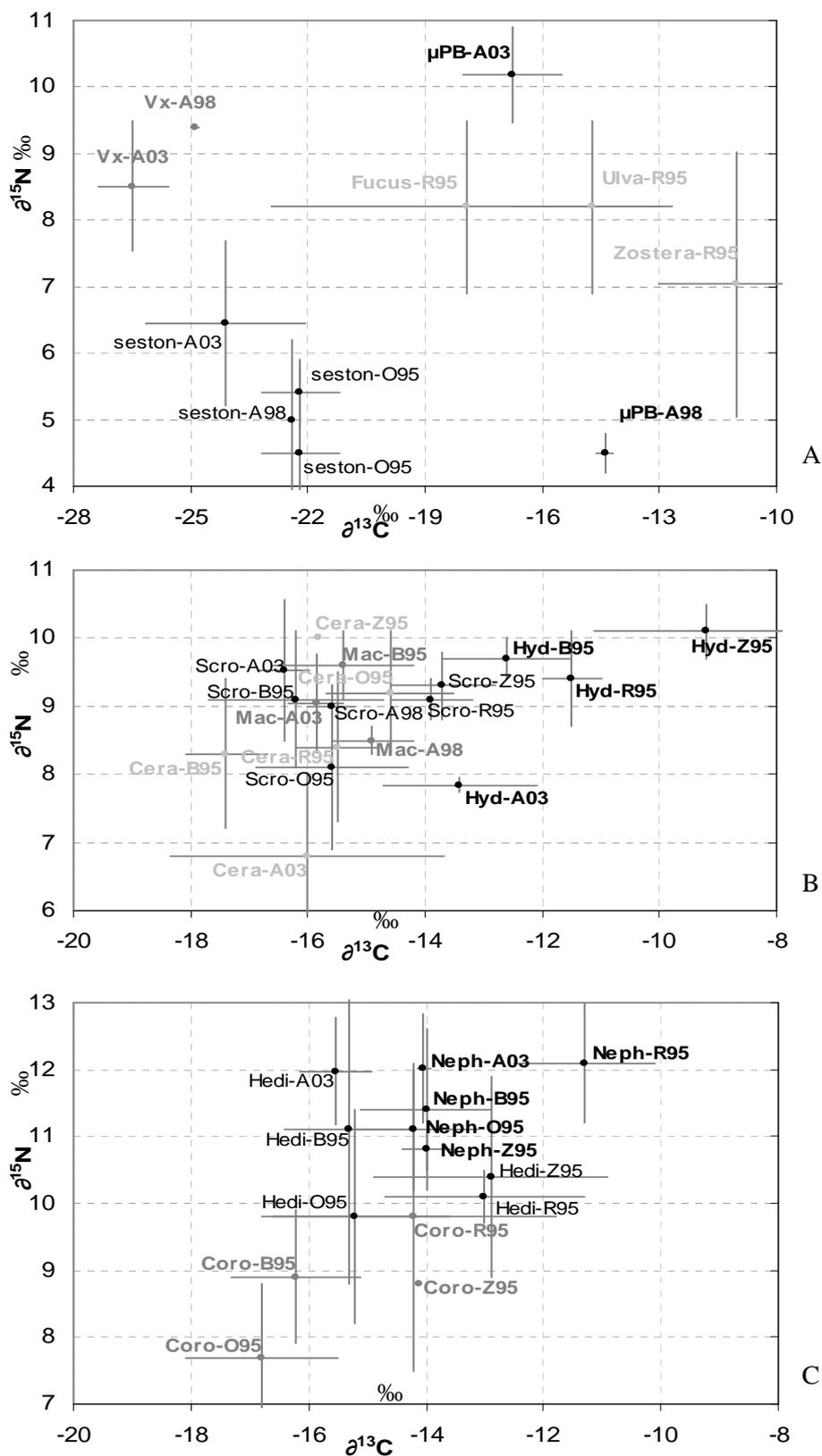


Figure 9-15 Comparaison des signatures isotopiques du carbone et de l'azote des producteurs primaires (A) et des consommateurs primaires mollusques (B), annélides et crustacés (C) de trois études locales : dans l'anse de l'Aiguillon (cette étude : échantillons A03, et Rjera (1999): échantillons A98) et dans le bassin de Marennes-Oléron (Kang (1999): échantillons prélevés en 1995, à R= Ronce-les-bains, B= Brouage, O= Oléron et sur Z= un herbier à Zostères)

9.4.2. Variabilités trophique, ontogénique et physiologique des signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires

9.4.2.1. Comparaison avec des données isotopiques régionales antérieures

Comparées aux résultats obtenus dans les deux études locales disponibles (Kang 1999, Riera *et al.* 1999), les signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires de l'anse de l'Aiguillon prélevés en août et novembre 2003 apparaissent généralement **appauvries en ^{13}C et enrichies en ^{15}N** (Figure 9-15 B et C). Seuls les individus acidifiés de *Cerastoderma edule* et *Hydrobia ulvae* montrent des signatures appauvries de plus de 1,5 ‰ en ^{15}N . Les hydrobies sont également moins appauvries en ^{13}C que les autres mollusques. Cet enrichissement relatif peut être lié à la décarbonatation par acidification des coquilles, pourtant récemment recommandée par Jacob *et al.* (2005) pour uniformiser les données isotopiques. Il peut également s'expliquer par une ressource alimentaire des hydrobies très enrichie en carbone lourd (comme peuvent l'être certaines bactéries). Les bivalves suspensivores-dépositivores *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* sont en moyenne appauvris de 0,8 ‰ en ^{13}C et enrichis de 0,5 ‰ en ^{15}N en août et novembre 2003, par rapport à ceux prélevés au printemps 1998 (Riera *et al.* 1999), et leurs signatures isotopiques sont plus proches de celles mesurées à Brouage en 1995 (Kang 1999) (Figure 9-15 B). De même, les polychètes *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii* sont en moyenne enrichis de 1 à 2 ‰ en ^{15}N en août et novembre 2003 sur l'anse de l'Aiguillon, par rapport à ceux prélevés à Brouage ou à Oléron en 1995 (Figure 9-15 C). Alors qu'ils sont appauvris de plus de 1,5 ‰ en ^{13}C par rapport aux polychètes prélevés à Ronces-les-bains, ils ont des signatures de $\delta^{13}\text{C}$ proches de celles mesurées à Brouage ou à Oléron en 1995 (Kang 1999) (Figure 9-15 C). Les rapports isotopiques du carbone chez *H. diversicolor* concordent parfaitement à ceux relevés chez les *Nereidae* : $\delta^{13}\text{C} = -15,8 \pm 0,7$ ‰ selon Gleason & Wellington (1988), $-16,3 \pm 0,2$ ‰ selon Jackson *et al.* (1986, in Nithart 2000), et $-16 \pm 1,4$ ‰ selon Nithart (2000). Ceux de l'azote sont en revanche plus enrichis en ^{15}N dans nos études régionales que dans d'autres études : $\delta^{15}\text{N} = 8,2$ ‰ selon Sullivan & Moncreiff (1990), 8 à 10 ‰ selon Faure (1986, in Nithart 2000), 8 à 9,5 ‰ selon Minagawa & Wada (1984) et 8,9 à 18 ‰ selon Nithart (2000).

Tout comme pour les producteurs primaires, ces appauvrissements en ^{13}C et enrichissements en ^{15}N chez les consommateurs primaires et secondaires peuvent être liés à des **perturbations environnementales**. En effet, les consommateurs peuvent être considérés comme des **intégrateurs** des modifications environnementales (Perga & Gerdeaux 2003), soit indirectement sur les composés inorganiques *via* les producteurs primaires, soit directement sur les composés organiques ingérés par les consommateurs primaires. Ainsi l'impact de **pollution aux nitrates** sur la faune benthique et le réseau trophique profond a déjà été montré (Van Dover *et al.* 1992). Waldron *et al.* (2001) ont étudié l'effet isotopique d'une pollution par la matière organique dérivée des **eaux usées** ($\delta^{13}\text{C} = -25,2 \pm 0,9$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 10,7 \pm 0,7$ ‰) sur la macrofaune benthique du Forth (Est Ecossais). Ils ont montré que

Nereis virens assimile directement cette matière organique et s'appauvrit en ^{13}C à proximité de l'effluent. De même, *Nereis diversicolor* s'enrichit anormalement en ^{15}N (16,9 à 18,1 ‰) dans les estuaires recevant des apports d'eaux usées, contrairement aux marais salés non pollués (8,9‰) (Nithart 2000). La **décontamination** de la macrofaune est plus longue que celle des algues : par exemple, le $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva lactuca* compris entre 2 et 6 ‰ en zone recevant des eaux usées à 2,3 ‰ atteint 6 à 7 ‰ en 3 semaines (Rogers 2003). Elle dure 9 mois pour atteindre des $\delta^{15}\text{N}$ acceptables de 7 à 9 ‰ chez les moules *Mytilus galloprovincialis* et les patelles *Cellana denticulata*, et 6 mois pour atteindre des $\delta^{13}\text{C}$ acceptables de -20 à -19 ‰ chez les moules *Mytilus galloprovincialis* (Rogers 2003).

Cependant, les écarts-types sur les signatures isotopiques du carbone et de l'azote peuvent atteindre plus de 2 ‰ et traduisent la **variabilité intra-spécifique élevée** des signatures isotopiques mesurées sur un même site à une même période. Quels facteurs peuvent expliquer que la variabilité inter-annuelle ou inter-sites soit inférieure à la variabilité intra-spécifique ?

9.4.2.2. Variabilité saisonnière des ressources trophiques

La première source de variabilité des signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires est la **variabilité saisonnière à la fois quantitative et qualitative des producteurs primaires**. En effet, des variations dans les concentrations disponibles de chaque source primaire peuvent influencer sur leurs contributions dans le régime alimentaire des consommateurs primaires. Or l'apport terrestre en matière organique ou inorganique est saisonnier, car principalement lié aux précipitations, et différents blooms micro-algaux benthiques ou pélagiques peuvent se succéder (Guarini *et al.* 2004). En outre, la signature isotopique de chacune de ces ressources primaires varie elle-même, comme vu précédemment, selon la productivité primaire et la nature des sources inorganiques (Lajtha & Marshall 1994). Ces **changements saisonniers de signature isotopique et de contribution des producteurs primaires** comme ressources nutritives sont marqués dans les tissus des consommateurs à un délai de renouvellement des tissus près.

9.4.2.3. Variabilité ontogénique des signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires

La seconde source de variabilité des signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires est liée à leur **cycle de vie**. En effet, nous avons constaté des différences significatives des signatures du $\delta^{15}\text{N}$ des polychètes et des bivalves **selon leur taille**. Les adultes étant enrichis de 2 à 3 ‰ en ^{15}N par rapport aux juvéniles de la même espèce, chez les polychètes *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii*, comme chez les bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*.

Ces enrichissements en ^{15}N des individus les plus grands par rapport aux plus petits peut être expliqué par un **changement de régime alimentaire**. Ainsi, les polychètes étant omnivores, les plus petits pourraient être plus dépositives et les plus grands plus prédateurs, élevant ainsi le taxon d'un échelon trophique. De plus, les adultes peuvent se nourrir des juvéniles, régulant leur recrutement chez

H. diversicolor (Desroy & Retière 2002). Chez les bivalves, les différences de signatures isotopiques $\delta^{15}\text{N}$ entre adultes et juvéniles peuvent s'expliquer par une différence de contribution des sources primaires. Les déposivores-suspensivores, que sont *M. balthica* et *S. plana*, peuvent ingérer du microphytobenthos comme du phytoplancton selon leur disponibilité, et peut-être aussi selon la taille des individus et celle de leur siphon inhalant. Les adultes, dont le siphon inhalant est plus grand, vivent enfouis plus profondément dans les sédiments vaseux et pourraient donc racler de plus grandes surfaces de sédiment pour ingérer du microphybenthos. Les juvéniles, plus en surface du sédiment, privilégieraient plutôt les microalgues pélagiques. Cette hypothèse semble vérifiée par les signatures plus enrichies en ^{15}N du microphytobenthos par rapport au seston (respectivement $10,2 \pm 0,7 \text{ ‰}$ et $6,4 \pm 1,2 \text{ ‰}$). Cependant, alors que Rossi *et al.* (2004) avaient déjà montré l'existence de variations ontogéniques des signatures isotopiques chez *M. balthica*, ces auteurs concluaient à une nourriture exclusivement microphytobenthique chez les individus de petite taille et exclusivement microphytoplanctonique chez les individus de grande taille. Ils constataient en effet des variations liées à la taille plus importante sur le $\delta^{13}\text{C}$ (de -1 à -4 ‰) que sur le $\delta^{15}\text{N}$ (de +1 à +2 ‰, excepté en mars 2000 où les grandes tellines étaient appauvries de près de 6 ‰ par rapport aux petites), et considéraient que l'appauvrissement en ^{13}C marquait une nourriture plus benthique. Or, il est généralement admis que les algues pélagiques (phytoplancton) sont en moyenne appauvries d'environ 7 ‰ en ^{13}C par rapport aux algues benthiques en milieu lacustre comme en milieu marin (France 1995), et comme cela semble le cas dans notre étude sur l'anse de l'Aiguillon. En outre, les variations des signatures $\delta^{13}\text{C}$ de *M. balthica* dans l'estuaire du Westerschelde (Rossi *et al.* 2004), comme celles de *M. balthica* et *S. plana* dans l'anse de l'Aiguillon, montrent régulièrement (de mars à novembre 2000) un appauvrissement en ^{13}C chez les plus petits et les plus grands, alors que les individus de taille moyenne sont enrichis en isotopes lourds. Notre étude semble infirmer l'hypothèse de Rossi *et al.* (2004), et propose plutôt un **changement de régime alimentaire chez les bivalves suspensivores-dépousivores d'une nourriture plus pélagique (appauvrie en ^{15}N) chez les juvéniles vers une nourriture plus benthique (enrichie en ^{15}N) chez les adultes**. En outre, *M. balthica* est connu pour réaliser plusieurs migrations au cours de sa première année de vie (Hiddink *et al.* 2002b, Beukema & Dekker 2003, Hiddink 2003). En effet, alors que la transformation des larves pélagiques en larves benthiques a lieu en basse slikke, les juvéniles réalisent une première migration printanière vers la haute slikke, suivie en hiver d'une migration retour vers la basse slikke (Hiddink *et al.* 2002b, Beukema & Dekker 2003, Hiddink 2003). Ainsi, il est aussi possible de suggérer des différences ontogéniques de signatures isotopiques également liées à un **changement de niches écologiques**. En effet, les signatures isotopiques des sources primaires peuvent être différentes entre deux niches écologiques. C'est le cas dans notre étude pour **le microphytobenthos qui est plus enrichi en ^{15}N à proximité des mizottes**, qu'il ne l'est sur les vases nues.

D'autres études ont montré des changements ontogéniques des signatures isotopiques chez différents taxons. Ainsi, France & Schlaepfer (2000) ont montré des différences ontogéniques de

régime alimentaire plus que des changements biochimiques liés à la métamorphose des odonates. En effet, chez ces libellules, il n'y a pas de différence de C/N entre adultes et larves, mais des différences de signature $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$. Au contraire chez les poissons longévifs Dorés jaunes, il n'y a pas de différence de régime alimentaire mais pourtant des différences de signature $\delta^{15}\text{N}$ selon l'âge (Overman & Parrish 2001). S'il est connu que la variabilité des signatures isotopiques diminue avec la taille et la longévité (Cabana & Rasmussen 1994), Overman & Parrish (2001) sont les premiers à infirmer l'indépendance du fractionnement isotopique vis-à-vis de l'âge des organismes (hypothèse de Hobson & Welch 1992) et à constater **l'accumulation du ^{15}N au cours de la vie selon une courbe asymptotique** suivant le taux métabolique des organismes longévifs.

Notre étude soulève donc la **complexité des variations ontogéniques des signatures isotopiques**, probablement soumises à d'autres facteurs de variabilité, tels que la saisonnalité de la qualité et de la disponibilité des ressources trophiques ou encore les modifications physiologiques que subissent ces animaux au cours de leur cycle biologique.

9.4.2.4. Variabilité physiologique des signatures isotopiques des consommateurs primaires et secondaires

Des **variations saisonnières** des signatures isotopiques des bivalves ont également été mises en évidence, notamment chez *Scrobicularia plana*. En effet, les individus s'appauvrissent en carbone lourd en novembre par rapport à août. En outre, les variations ontogéniques des signatures sont plus marquées en novembre qu'en août chez *S. plana*, et inversement chez *M. balthica*. Ces différences peuvent être liées au **cycle reproducteur** de ces bivalves, bien connu chez ces bivalves (Bachelet 1982, Robineau 1986). En effet, alors que *M. balthica* est connu pour produire une ponte estivale par an, *S. plana* peut subir plusieurs épisodes de pontes (Paes da Franca 1956, Bachelet 1979) et donc plusieurs épisodes de stockage énergétique pré-ponte (Bachelet 1982). L'accumulation de réserves énergétiques se traduit en général par une augmentation de la teneur en carbone organique et du C/N. Une **augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ en période de maturation gonadique, suivie d'une diminution liée à l'accumulation de lipides juste avant la ponte** a également été montrée chez d'autres bivalves (Lorrain *et al.* 2002, Malet *et al. in press*). Cependant il est nécessaire de mener de nouvelles analyses isotopiques couplées à des **analyses biochimiques ou histologiques** sur différents individus par classe de taille pour confirmer ou infirmer l'hypothèse d'une corrélation entre gamétogenèse et $\delta^{13}\text{C}$ chez *S. plana* et chez *M. balthica*.

9.4.3. Ressources alimentaires des limicoles pendant leur mue ou pendant leur hivernage

9.4.3.1. La variabilité intra-individuelle des signatures isotopiques des plumes comme marqueurs de la phénologie des migrations et des mues chez les limicoles

L'utilisation des plumes, comme marqueur de migration et de mue doit tenir compte de la variabilité intra-individuelle des signatures isotopiques induite par la phénologie même de la mue, laquelle varie d'une espèce à l'autre, mais aussi au sein même d'une espèce. Par exemple, chez le Bécasseau variable *Calidris alpina* les deux sous-espèces ne muent pas au même moment (Cramp *et al.* 1983). Les Bécasseaux variables de la sous-espèce *schinzii* réalisent leur mue pré-nuptiale sur l'aire d'hivernage, tandis que la mue pré-nuptiale de ceux de la sous-espèce *alpina* a lieu durant la migration vers l'aire de nidification. La mue post-nuptiale des *schinzii* a également lieu sur leur aire d'hivernage après leur migration post-nuptiale, tandis que celle des *alpina* a lieu durant la migration post-nuptiale vers l'aire d'hivernage. Ces différences phénologiques vont induire différents passages de limicoles sur l'aire d'hivernage (Cramp *et al.* 1983, Deceuninck & Mahéo 2000). Ainsi, sur l'anse de l'Aiguillon, les comptages mensuels révèlent, outre la présence de *Calidris alpina* hivernants de novembre à février (voir chapitre 6), des passages abondants d'hivernants venant du Portugal et de l'Espagne puis d'Afrique du Nord jusqu'au Sénégal entre mars et avril pendant la migration pré-nuptiale. De même, des passages de nicheurs venus d'Europe du Nord, de Sibérie, d'Islande et du Groenland sont observés entre août et octobre pendant la migration post-nuptiale. En général, le départ des femelles précède celui des mâles, précédant celui des juvéniles (Cramp *et al.* 1983).

Différentes signatures d'un même type de plume peuvent alors traduire 1- soit des mouvements migratoires simultanés à la mue, 2- soit un changement de régime alimentaire au cours de la mue, 3- soit des différences de fractionnement liées à des stratégies différentes d'allocation des ressources énergétiques durant la formation des nouvelles plumes.

L'étude des signatures isotopiques des rectrices d'un Bécasseau variable a montré une variabilité intra-individuelle de 0,52 et 0,79 ‰ respectivement sur l'azote et sur le carbone. Quelles hypothèses peuvent expliquer un **enrichissement en isotopes lourds pour les rectrices externes** ? Ces rectrices sont les premières à être formées (Cramp *et al.* 1983). Les rectrices 1 et 2 sont les plus longues, suivies ensuite par les rectrices 6 (Cramp *et al.* 1983). Cependant leurs signatures isotopiques ne semblent pas liées à leur longueur. En outre, nous avons constaté que le taux de carbone organique dans les rectrices diminuait avec la durée de la mue. Pourtant, les plumes sont constituées à 92,3 % de protéines, dont 85,9 % de kératine. La kératine, protéine soufrée, représente 70 % du poids des plumes et la cystine est son principal acide aminé constituant. Les acides aminés sont rarement néo synthétisés et les oiseaux doivent donc utiliser ceux présents dans leur nourriture (DeNiro & Epstein 1977). Cependant la **signature des acides aminés étant plus conservative** que celle des acides gras (DeNiro & Epstein 1977), la signature des plumes ne devrait pas varier si celles de la nourriture des limicoles ne varient pas. L'appauvrissement en carbone organique, et notamment en ^{13}C , ainsi qu'en ^{15}N peut cependant s'expliquer par une **augmentation de l'activité alimentaire des limicoles** au cours de la

mue sur les aires de nidification, afin de **préparer des réserves énergétiques pour la migration post-nuptiale**. En effet, le jeûne a pour effet une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ chez les oiseaux (Hobson & Clark 1992b). Toutefois, ce processus n'est pas une règle stricte chez les vertébrés. Chez l'espèce humaine, la prise de poids durant la grossesse génère en revanche une diminution du $\delta^{15}\text{N}$ (Fuller *et al.* 2004). Farmer *et al.* (2004) ont montré que la signature isotopique du deutérium dans les plumes des ailes de *Calidris melanotos* prélevés dans les pampas argentines était variable non seulement d'une plume à l'autre, mais aussi au sein d'une même plume pour un même animal. Selon Farmer *et al.* (2003) la **variabilité intra-individuelle** des signatures isotopiques des plumes constitue à elle seule une information sur les trajets migratoires de ces oiseaux. Le bécasseau variable analysé dans notre étude ne montre cependant pas une grande variabilité intra-individuelle des signatures isotopiques de ces retrices, laissant supposer que cet oiseau n'a pas connu ou subi de **changement de régime alimentaire** au cours de sa mue. Cependant, la ségrégation des signatures isotopiques entre les retrices internes, intermédiaires et externes suggère une **mue en plusieurs étapes**. En effet, certains limicoles, comme *Calidris alpina* hivernant en mer Baltique (Holmgren *et al.* 1993), ont une stratégie d'allocation des ressources énergétiques privilégiant une **migration rapide avec peu de réserves énergétiques**. Les ressources énergétiques allouées à la mue sont par conséquent limitées et ne permettent pas le remplacement rapide des plumes au cours du vol. A leur **arrivée sur les aires d'hivernage**, il leur faut alors renouveler leurs réserves énergétiques pour terminer leur mue le plus rapidement possible (Holmgren *et al.* 1993). La rapidité de la mue est essentielle à la survie, car la perte des plumes, en réduisant la capacité de fuite des limicoles, augmente les risques de prédation. Cette stratégie s'oppose à celle des hivernants de *C. alpina* au Maroc (Pienkowski & Dick 1975), lesquels privilégient une mue rapide et vont par conséquent devoir réaliser plusieurs étapes migratoires pour renouveler leurs réserves énergétiques. Leurs retrices sont donc susceptibles de porter une plus grande variabilité de signatures isotopiques du carbone et de l'azote que celles de notre individu.

En conclusion, la faible variabilité des signatures inter-retrices laisse supposer un régime alimentaire semblable sur l'aire de nidification et sur celle d'hivernage. Nous pouvons également émettre deux hypothèses différentes pour expliquer l'appauvrissement en isotopes lourds des retrices les plus récentes par rapport à celles remplacées les premières : 1- les retrices sont toutes remplacées sur l'aire de nidification et les dernières sont formées lors de l'accumulation de réserves énergétiques pour la migration post-nuptiale ; 2- les premières retrices remplacées sont formées lentement au cours de la migration et les dernières rapidement sur l'aire d'hivernage. Ces hypothèses, basées sur un fractionnement isotopique plus faible soit en cas de catabolisme plus faible lors d'alimentation intense, soit pour un temps de renouvellement tissulaire plus rapide, méritent d'être vérifiées sur différentes aires d'hivernage des limicoles et bien entendu sur un échantillon d'individus plus important.

9.4.3.2. Variabilité des temps de renouvellement et des fractionnements isotopiques du carbone et de l'azote entre plumes et sang comme marqueur de migrations et de changements de régime alimentaire chez les limicoles

Si le temps de renouvellement des plumes est lent et dépend de leur temps de formation, le **temps de renouvellement du sang est beaucoup plus rapide** mais marque aussi, chez le consommateur, la variabilité des signatures isotopiques de ses ressources trophiques. Ainsi, le temps de renouvellement du carbone dans le sang total d'une caille est de 11,4 jours (Hobson & Clark 1992a), de seulement 2,9 jours sur le plasma et de 29,8 jours sur la fraction cellulaire du sang de corbeaux (Hobson & Clark 1993). Les demi-vies du ^{13}C et du ^{15}N dans le sang de *Calidris alpina pacifica* sont respectivement de $11,2 \pm 0,8$ jours et $10 \pm 0,6$ jours (Evans Ogden *et al.* 2004), le sang marquant donc la signature de sa nourriture d'il y a environ 20 jours. Ces demi-vies atteignent respectivement 15,7 et 14,4 jours chez des grands labbes en captivité (Bearhop *et al.* 2002). Les plumes marquent quant à elles la signature de la nourriture ingérée récemment avant la mue (Evans Ogden *et al.* 2004). Dans notre étude, des différences intra-individuelles de signatures du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ ont été observées entre les plumes et le sang. Les plumes sont ici en moyenne plus enrichies en isotopes lourds que le sang. Malgré la conservativité du $\delta^{15}\text{N}$ sur les acides aminés, le fractionnement tissulaire des plumes semble donc plus important que celui du sang. Le **facteur de discrimination** entre consommateur et proie estimé sur le **sang** varie entre -0,8 et +2,3 ‰ et entre +2,1 et +4,2 ‰ respectivement pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (revue dans Cherel *et al.* 2005). Celui estimé sur les **plumes** varie entre -0,4 et +2,7 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ comparé avec des proies délipidées, entre +2,5 et +3,8 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ comparé avec des proies non délipidées (Mizutani *et al.* 1992), et entre +1,1 et +5,6 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Selon Evans Ogden *et al.* (2004), le facteur de discrimination est très variable dans les plumes de *Calidris alpina pacifica* ($-1,6 \pm 1,3$ ‰ sur le $\delta^{13}\text{C}$ et $-2,8 \pm 2,1$ ‰ sur le $\delta^{15}\text{N}$). L'hypothèse de Hobson & Clark (1992b), selon laquelle le facteur de discrimination serait plus élevé sur le $\delta^{15}\text{N}$ et plus faible sur le $\delta^{13}\text{C}$ pour des herbivores que pour des carnivores, sur le sang et les plumes, n'est pas vérifiée par la revue de Cherel *et al.* (2005). Pour les cinq espèces dont à la fois les plumes et le sang ont été prélevés, la différence entre le facteur de discrimination des plumes et celui du sang a pu être calculée. Elle varie entre -0,1 et +1,9 ‰ sur le $\delta^{13}\text{C}$ et entre -0,6 et +1,6 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Cette différence, estimée pour des oiseaux dont le régime alimentaire était constant et connu, est beaucoup moins élevée et variable que celle observée entre les signatures des plumes et du sang des limicoles de l'anse de l'Aiguillon ($0,9 \pm 1,4$ ‰ de différence sur le $\delta^{13}\text{C}$ et $2,8 \pm 2$ ‰ sur le $\delta^{15}\text{N}$). Deux hypothèses peuvent expliquer la grande variabilité des différences entre les signatures des plumes et du sang des limicoles : 1- soit les **fractionnements tissulaires sont plus variables pour des oiseaux en liberté** avec des régimes alimentaires plus diversifiés, 2- soit les différences les plus grandes représentent des **changements de régime alimentaire** entre le moment de la mue et une vingtaine de jours précédant la capture. La première hypothèse a été largement discutée dans la littérature (Evans Ogden *et al.* 2004)

et soulève le problème de l'acquisition d'un facteur de discrimination réel entre consommateur et proie connue, et non estimé entre consommateur et proies potentielles, *in situ* et non en mésocosme (Hobson & Clark 1992b, Bearhop *et al.* 2002, Cherel *et al.* 2005). La seconde hypothèse peut expliquer les plus grandes différences de signatures isotopiques inter-tissus, comme par exemple celle observée entre les plumes et le sang du Bécasseau variable n° 27. Les plumes de cet individu sont enrichies en ^{15}N de 4,5 ‰ et en ^{13}C de 6,1 ‰ par rapport au sang. Ainsi, alors que la signature isotopique des plumes de ce Bécasseau variable correspond à un régime benthivore comme tous les autres individus, la signature isotopique de son sang paraît révéler un régime insectivore, déjà observé dans les contenus stomacaux de limicoles des côtes Sénégalaises par Guillou & Debenay (1988). En effet, les insectes ont une signature terrestre. Dans leur étude comparative des signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des diptères et de leurs prédateurs odonates (libellules) dans des marais et des lacs canadiens, France & Schlaepfer (2000) ont montré que les odonates étaient enrichis en isotopes lourds par rapport à leur proies, plus encore dans les lacs ($\delta^{13}\text{C} = -26,2 \pm 2,8$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 4 \pm 2$ ‰ pour les odonates contre $\delta^{13}\text{C} = -27,5 \pm 0,5$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 2 \pm 1$ ‰ pour les diptères) que dans les marais ($\delta^{13}\text{C} = -32 \pm 3$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 1 \pm 2$ ‰ pour les odonates contre $\delta^{13}\text{C} = -33 \pm 2$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = -0,8 \pm 1$ ‰ pour les diptères). **Le 27^{ème} individu semble donc avoir réalisé sa mue post-nuptiale sur un site intertidal, mais s'être ensuite déplacé sur un site terrestre** (tel qu'un marais) où il se serait nourri d'insectes une vingtaine de jours avant d'être capturé sur l'anse de l'Aiguillon. Les Bécasseaux variables n° 19, 20, 21, 23 et 24 ainsi que la Barge à queue noire n° 16 ont également des plumes très enrichies en ^{15}N (de plus de 4 ‰) par rapport à leur sang, mais ont un $\delta^{13}\text{C}$ beaucoup moins variable. Il ne peut s'agir ici d'un changement de type d'aire de nourrissage entre « intertidal » et « terrestre » puisque aucun enrichissement considérable en ^{13}C n'est constaté. L'hypothèse d'un changement d'échelon trophique pourrait également être écartée au regard des connaissances sur le régime alimentaire de ces limicoles, même s'il est possible que ces individus se soient nourris de plus de polychètes ou de bivalves de grande taille durant leur mue. Toutefois, il est possible que ces individus se soient **nourris de plus de grands polychètes et de gros bivalves durant leur mue**. Une modification du $\delta^{15}\text{N}$ du benthos peut également être à l'origine de l'enrichissement en azote lourd chez ces limicoles. En effet, la macrofaune benthique est intégratrice des modifications environnementales des signatures isotopiques, ainsi des bivalves ou des polychètes présents dans un site intertidal enrichi en ^{15}N seront également enrichis en ^{15}N et modifieront la signature de leurs consommateurs. L'hypothèse la plus probable serait donc que ces individus aient réalisé leur **mue sur un site intertidal enrichi en ^{15}N** , comme par exemple l'estuaire du Westerschelde (Riera *et al.* 2000) ou d'autres estuaires eutrophes d'Europe du Nord connus pour être des étapes migratoires des limicoles avant leur hivernage sur les côtes atlantiques françaises (Ysebaert *et al.* 2000). Cette hypothèse est supportée par le fait que l'anse de l'Aiguillon est un site à la fois d'hivernage et d'étape migratoire pour des populations de limicoles exploitant **différentes voies migratoires** ainsi que **différentes stratégies d'allocation énergétique** pour la migration et la mue.

9.4.3.3. Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote et leur variabilité inter-individuelle comme marqueurs des stratégies alimentaires chez les limicoles

Enfin, les rapports isotopiques du carbone et de l'azote chez les limicoles et leur variabilité intra-spécifique nous informent sur la variabilité inter-individuelle des stratégies alimentaires. En effet, nous avons constaté que la variabilité inter-spécifique était peu différente de la variabilité intra-spécifique chez les limicoles capturés dans l'anse de l'Aiguillon. Ceci révèle que les **régimes alimentaires ne sont pas spécifiques**, mais relèvent d'une **stratégie individuelle de recherche de la nourriture**. Cette stratégie dépend de la disponibilité saisonnière de la nourriture (Worral 1984), de son accessibilité (Zwarts & Wanink 1984, Backwell *et al.* 1998) et de sa profitabilité (Meire 1993). Certaines espèces de limicoles semblent accorder leur préférence à une espèce de macrofaune, par exemple *Hydrobia ulvae* est préféré par *Calidris canutus* (Dekinga & Piersma 1993), ou *Scrobicularia plana* par *Limosa limosa* (Moreira 1994). Toutefois, toutes les espèces de limicoles peuvent diversifier leur régime alimentaire et se nourrir sur toutes les espèces accessibles. Ainsi la crevette *Crangon crangon* au printemps (Nehls & Tiedemann 1993), l'amphipode *Corophium volutator* (Mouritsen 1994), des crabes (Zharikov & Skilleter 2003), des polychètes tels que *Hediste diversicolor* (Perez-Hutardo *et al.* 1997) et des annélides oligochètes viennent s'ajouter au bol alimentaire classique constitué de bivalves et de gastéropodes (Worral 1984, Dierschke *et al.* 1999b).

Ainsi, une classification hiérarchique ascendante des rapports isotopiques du carbone et de l'azote du sang des limicoles nous a permis de distinguer 3 groupes d'oiseaux : 1- Le premier étant constitué du Bécasseau variable n° 27 considéré comme insectivore, et d'une mouette pouvant se nourrir à la fois de détritits terrestres et de poissons. 2- Le second groupe, constitué de Bécasseaux variables, de Chevaliers gambettes et de Pluviers argentés enrichis en ^{15}N , semble privilégier les polychètes ou les bivalves de grande taille dans leur régime alimentaire. 3- Le dernier groupe est le plus grand, avec des individus dont la signature isotopique du sang est moyenne. Ces individus, et notamment les Bécasseaux maubèches et variables, semblent avoir un régime alimentaire très diversifié constitué de bivalves, de polychètes et d'hydrobies. Certains, comme une Barge à queue noire, un Bécasseau maubèche et un Pluvier argenté, ont un sang légèrement appauvri en ^{15}N , et semblent privilégier les mollusques (hydrobies et petits bivalves) dans leur régime alimentaire. D'autres, comme deux autres Barges à queue noire, un Bécasseau variable et un Chevalier gambette, ont un sang légèrement appauvri en ^{13}C , et semblent privilégier surtout les bivalves. Ces résultats sont cohérents avec les connaissances sur le régime alimentaire de ces limicoles. L'analyse des rapports isotopiques du carbone et de l'azote permet donc de différencier des régimes benthivores de régimes insectivores et différents régimes benthivores (bivalves suspensivores-dépositives, gastéropodes dépositives ou polychètes omnivores), mais pas de définir précisément quelles sont les proies des limicoles.

9.4.4. Critiques et limites de l'étude des réseaux trophiques au moyen des isotopes stables

9.4.4.1. Nécessité de préciser les sources et les fractionnements

Les approches quantitatives de l'analyse isotopique s'appuient sur des hypothèses qui ne sont pas systématiquement vérifiées et qui peuvent souvent être contestées, notamment par des physiologistes ou des écophysiologistes (Gannes *et al.* 1997, Focken & Becker 1998, Gaye-Siessegger *et al.* 2004). Les hypothèses, sous-jacentes aux modèles de mélanges comme aux modèles de calcul d'un niveau trophique ou d'une longueur de chaîne trophique (Post *et al.* 2000), impliquent que : 1- l'assimilation des composants alimentaires est identique, quelle que soit la source (routage isotopique uniforme) ; 2- le fractionnement isotopique lors d'une relation trophique est similaire, quels que soient le consommateur et la source de nourriture ; 3- les compositions isotopiques du tissu utilisé de la proie et de celui du prédateur ont des temps de renouvellement isotopique comparables. Or, parmi les nutriments assimilés, seuls ceux qui participent à la synthèse tissulaire peuvent être tracés par l'analyse isotopique (Gannes *et al.* 1997), infirmant l'hypothèse 1. **La composition isotopique d'un tissu révèle donc uniquement celle des nutriments de la nourriture à partir desquels ce tissu a été synthétisé.**

L'utilisation combinée des rapports des isotopes stables du carbone et de l'azote est donc un **outil très intéressant pour caractériser des flux trophiques** comme par exemple les flux de carbone (voir chapitre 10), à condition que les compositions isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de carbone soient connues. En effet, si l'enrichissement en ^{15}N des organismes à chaque niveau trophique permet de positionner un organisme dans le réseau trophique, la quantification des flux majeurs de carbone dans le réseau trophique n'est possible que si (1) **la composition isotopique de chaque « source pure »** et (2) les **« fractionnements et temps de renouvellement tissulaires ou biochimiques » sont connus.**

(1) Or la composition isotopique des producteurs primaires provient la plupart du temps de mesures faites sur des **mélanges**. En effet, la matière organique particulaire en suspension (MOP) est généralement utilisée pour estimer la composition isotopique du « phytoplancton » (Del Giorgio & France 1996, Grey *et al.* 2000), alors qu'elle représente en réalité un mélange complexe (de bactéries, de microorganismes hétérotrophes, de détritiques d'origines diverses, de phytoplancton et éventuellement de petit zooplancton) dont le $\delta^{13}\text{C}$, particulièrement hétérogène, conduit à une mésestimation de la signature phytoplanctonique et donc à de mauvaises interprétations des flux trophiques. De même, le « microphytobenthos » est souvent prélevé simultanément à des bactéries et des détritiques, avec lesquels il est intimement lié (Vadeboncoeur *et al.* 2003). Cependant, toutes les particules présentes dans ces mélanges ne sont pas susceptibles d'entrer dans les réseaux trophiques, notamment lorsque les consommateurs primaires sont sélectifs, c'est-à-dire capables de sélectionner les particules phytoplanctoniques ou bactériennes (souvent appauvries en ^{13}C) et d'exclure la majorité des particules

détritiques (enrichies en ^{13}C). En outre, la composition isotopique des producteurs primaires varie rapidement sous l'effet des changements saisonniers de la production primaire, des successions spécifiques, des apports en nutriments du bassin versant ou du brassage de la colonne d'eau (Zohary *et al.* 1984, Post 2002).

(2) La composition isotopique des tissus d'un organisme correspond à la moyenne de la signature isotopique de sa nourriture au cours d'une période correspondant au temps de renouvellement de cet organisme (Post 2002). Le temps de renouvellement isotopique, ou turnover, est le délai nécessaire pour que la composition isotopique d'un organisme soit à l'équilibre avec celui de sa nourriture. Généralement, il dépend directement du **taux de renouvellement cellulaire** de l'organisme et donc de la **taille de l'organisme** considéré (Cabana & Rasmussen 1994). Les organismes les plus gros sont aux niveaux trophiques les plus hauts dans le réseau et ont, par conséquent, des temps de renouvellement isotopique plus élevés. Ainsi le temps de renouvellement est de l'ordre de quelques jours pour le microplancton (Cabana & Rasmussen 1994), de la semaine pour le zooplancton (Grey *et al.* 2000) et du mois pour le tissu musculaire des poissons (Hesslein *et al.* 1993). Il est donc nécessaire de comparer des **compositions isotopiques relatives à des échelles d'intégration similaires** (O'Reilly & Hecky 2002).

9.4.4.2. Vers une meilleure prise en compte des variabilités des signatures isotopiques

Afin de mieux prendre en compte les sources de variabilité des signatures isotopiques, l'analyse isotopique doit être adaptée en fonction des niveaux trophiques d'intérêt.

1- Aux faibles niveaux trophiques, les fractionnements isotopiques lors des transitions trophiques étant très variables, l'analyse isotopique de composés spécifiques ou **biomarqueurs**, comme par exemple les acides aminés (Fantle *et al.* 1999, McClelland & Montoya 2002, Savidge & Blair 2004), permet de discriminer notamment les groupes microbiens (algues, champignons, bactéries...) au sein des sédiments, ou de suivre les voies de transfert du carbone détritique dans les compartiments microbiens (Boschker *et al.* 1999, Savidge & Blair 2004).

2- Pour les niveaux trophiques supérieurs, la **variabilité inter-individuelle et inter-spécifique observée sur le facteur de discrimination** ou fractionnement trophique commence à être considérée à l'initiative de Ponsard & Arditi (2000) en milieu terrestre, puis de Matthews & Mazumder (2003). Reposant sur l'hypothèse que « dans un groupe d'individus exploitant la même source de nourriture, la variabilité individuelle des compositions isotopiques ne peut résulter que de la variabilité observable sur le fractionnement trophique », cette méthode permet de mettre en évidence des différences trophiques au sein de taxons ou groupes d'individus en comparant la variabilité observée sur les $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$ de ce groupe à la variabilité attendue sur le fractionnement trophique. Si, dans un groupe, la variabilité inter-individuelle des $\delta^{13}\text{C}$ et des $\delta^{15}\text{N}$ est supérieure à celle qui ne serait due qu'à des variations inter-individuelles de fractionnement trophique, alors ce groupe est hétérogène

et rassemble des individus qui exploitent des sources de carbone différentes et/ou qui n'occupent pas les mêmes niveaux trophiques. Cependant, l'étude des **facteurs de discrimination** entre les rapports isotopiques du consommateur et de sa nourriture nécessite implicitement d'être réalisée en **condition contrôlée** (exemples dans Hobson & Clark 1992b, Mizutani *et al.* 1992). En effet, le facteur de discrimination réel ne peut être calculé que si la signature de toutes les sources de nourriture possibles est connue (Pearson *et al.* 2003), sinon il ne s'agit que d'un facteur de discrimination estimé par soustraction des signatures du consommateur et de ses sources. Selon Robbins *et al.* (2005), le facteur de discrimination décroît avec la qualité des protéines (et plus précisément du type d'acides aminés selon Schmidt *et al.* (2004)) et augmente avec le niveau trophique. Ils ont constaté (sur une étude des facteurs de discrimination issus de la littérature chez 21 espèces de mammifères et d'oiseaux, exploitant différents régimes : granivores, ruminants, piscivores, carnivores ou nourris au lait) que **l'enrichissement en ^{15}N du consommateur par rapport à sa nourriture diminue avec la teneur en azote et augmente avec le C/N de la nourriture**. En outre, selon Bearhop *et al.* (2002), le fractionnement est d'autant plus fort que le renouvellement protéique est élevé, notamment durant la **croissance** (Swick 1982 in Bearhop *et al.* 2000) et le **jeûne** (Hobson & Clark 1992a) ou au cours des migrations et des mues chez les oiseaux (Bearhop *et al.* 2002). Ainsi, les facteurs de discrimination réels déterminés en captivité ne seraient qu'une sous-estimation des facteurs de discrimination naturels (Hobson & Clark 1992a).

3- Si l'on s'intéresse au réseau trophique entier, mieux vaut ne pas considérer la variabilité à court terme très élevée des sources primaires. Pour contourner ce problème, Cabana & Rasmussen (1994) puis Post (2002) et Perga (2004) ont proposé d'utiliser des **organismes intégrateurs**, avec des temps de renouvellement isotopiques de l'ordre du mois ou de l'année. La composition isotopique moyenne des sources de carbone primaire (ou **ligne de base**) est estimée en utilisant celle de consommateurs primaires, peu sélectifs et à longue durée de vie, dont la composition isotopique tissulaire est donc égale à la moyenne des variations saisonnières des sources pendant leur phase de croissance (Post 2002). Classiquement, les mollusques filtreurs, considérés comme des organismes intégrateurs de la signature phytoplanctonique, constituent la « **ligne de base pélagique** » et les gastéropodes brouteurs, intégrateurs de la signature microphytobenthique, la « **ligne de base benthique** » (Post 2002). Les compositions isotopiques de ces intégrateurs ou « lignes de base isotopique des réseaux » reflètent au mieux la composition isotopique de la matière organique susceptible d'être intégrée dans les réseaux trophiques. Toutefois, dans notre système, comme dans toutes les vasières intertidales sous influences estuariennes, la variabilité spatiale et temporelle de la matière organique et la variabilité des régimes alimentaires de la macrofaune benthique sont tellement élevées qu'il est très difficile de définir une « ligne de base » et quasiment illusoire d'espérer distinguer des lignes de base pures benthique ou pélagique (Richard, comm. pers.).

9.4.4.3. Vers une application complémentaire des analyses des isotopes stables et des contenus stomacaux ou fécaux

A l'échelle d'un organisme dans un écosystème, **l'analyse isotopique** fournit une estimation, intégrée dans le **temps** (selon le turnover isotopique de l'organisme ou du tissu) et dans **l'espace** (zones et profondeurs d'alimentation de l'organisme), de **l'origine** (benthique, pélagique, ou terrestre) du carbone assimilé par cet organisme et du niveau trophique de cet organisme. L'analyse isotopique informe donc sur l'origine des **flux de matière** (C et N) mais ne fournit pas, par elle seule, des informations relatives aux relations prédateurs-proies. Elle peut donc être couplée à une **analyse des contenus stomacaux** et à une **analyse des fécès**. Ces méthodes, classiques mais difficilement réalisables sur de petits organismes ou des proies partiellement digérées, ont une **résolution taxonomique** bien supérieure à celle de l'analyse isotopique, mais n'apportent des informations fiables que dans le cas d'espèces à régime alimentaire stable ou d'analyses répétées saisonnièrement (Grey *et al.* 2001), sans pouvoir déterminer l'origine de la production primaire qui soutient le réseau trophique (peu de contenus stomacaux des espèces zooplanctoniques). Parfois considérées comme concurrentes (Wainright *et al.* 1993, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002), d'autres fois comme complémentaires (Vander Zanden *et al.* 1997, Beaudoin *et al.* 1999), l'analyse isotopique et l'analyse des contenus stomacaux et des fécès répondent donc à des problématiques différentes mais complémentaires (Perga 2004). Leur couplage permettrait donc à la fois de **comprendre la structure des réseaux trophiques**, c'est-à-dire les relations prédateurs-proies résolues par l'analyse des contenus stomacaux, **et de caractériser et d'estimer les flux**, l'analyse isotopique élucidant l'origine et le cheminement du carbone soutenant le réseau (carbone assimilé par chaque compartiment du réseau trophique).

9.5. Conclusion

En utilisant les rapports des isotopes stables du carbone et de l'azote comme marqueurs du fonctionnement du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon, notre étude a surtout mis en évidence une très **forte variabilité inter-annuelle** (en comparaison avec des études antérieures) **et saisonnière des signatures isotopiques des producteurs primaires**.

En effet, si les producteurs primaires ont des signatures fortement variables selon les différentes sources terrestres, fluviales, estuariennes, néritiques ou océaniques, leurs signatures varient également selon la saison et l'année. Par exemple, le seston estuarien prélevé dans la Sèvre Niortaise (jusqu'à -29 ‰) est appauvri en ^{13}C par rapport au seston plus océanique prélevé dans le Pertuis Breton (environ -23 ‰), mais le seston prélevé en août est enrichi en ^{13}C par rapport à celui prélevé en février.

Cet enrichissement estival en ^{13}C , également observé pour le microphytobenthos (passant de -18 à -16 ‰), est attribué à une augmentation de la productivité primaire diminuant la disponibilité du CO_2 dissous (Lajtha et Marshall 1994). Il est accompagné d'un enrichissement en ^{15}N , qui pourrait être lié à des rejets agricoles (engrais ou déchets d'élevage) ou urbains. Ceci montre donc la **nécessité de réaliser un grand nombre d'analyses répétées dans le temps en différentes stations**, pour pouvoir mesurer la variabilité spatio-temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires et ses conséquences intégrées dans le temps et l'espace sur leurs consommateurs.

En effet, notre étude des signatures isotopiques de quelques espèces de macrofaune benthique (les bivalves *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*, le gastéropode *Hydrobia ulvae* et les polychètes omnivores *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii*) a montré **que les consommateurs subissent des variations saisonnières et ontogéniques de leurs signatures**. Ces variations peuvent résulter directement de la variabilité des signatures isotopiques de leurs ressources alimentaires et des variations quantitatives et qualitatives des producteurs primaires. Mais elles peuvent également résulter de différents **processus physiologiques**, par exemple lors de la reproduction, **et ontogéniques**, liés à des allocations différentes des isotopes pour la croissance ou le maintien physiologique de leurs différents organes. Ainsi, chez les polychètes comme chez les bivalves, les individus les plus grands sont enrichis de 2 à 3 ‰ en ^{15}N par rapport aux plus petits. Cet enrichissement peut traduire chez les polychètes un régime plus carnivore pour les adultes et plus dépositif pour les juvéniles, et chez les bivalves une source primaire plus benthique pour les adultes et plus pélagique pour les juvéniles. Si ces hypothèses de changement de régime alimentaire sont probables, elles doivent être complétées par des hypothèses de remaniements isotopiques, d'origine physiologique ou ontogénique ; et toutes doivent faire l'objet d'**études complémentaires** pour pouvoir comprendre la complexité de la variabilité des signatures isotopiques des consommateurs.

Notre étude des signatures isotopiques chez les limicoles est, à notre connaissance, la première étude s'intéressant à la variabilité intra- et inter-individuelle du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ dans **le sang et les plumes de limicoles** hivernant sur des vasières européennes. En effet, seules des études réalisées sur des sites d'Amérique du Sud ou sur les aires de nidification en Arctique se sont intéressées à la signature isotopique en carbone et en azote de ces oiseaux migrants.

Nous avons, tout d'abord, mis en évidence des différences de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ entre toutes les rectrices d'un individu de *Calidris alpina*, démontrant ainsi la **variabilité intra-individuelle**, moyenne mais significative, des signatures isotopiques chez cet individu en fonction de la phénologie de sa migration et de sa mue.

Des signatures isotopiques typiquement benthiques ont également été mesurées sur des tectrices prélevées sur 24 individus, appartenant aux espèces *Calidris alpina*, *Calidris canutus*, *Limosa limosa*, *Tringa totanus* et *Pluvialis squatarola*, hivernant ou réalisant une étape migratoire sur l'anse de l'Aiguillon. Nous avons pu en conclure que ces limicoles ont un **régime typiquement benthivore au moment de leur mue**. En outre, la signature isotopique de leur sang est très proche, à un fractionnement tissulaire près, de celle de leurs tectrices (enrichissement en ^{13}C de $0,9 \pm 1,4$ ‰ et en ^{15}N de $2,8 \pm 2$ ‰ des plumes par rapport au sang). Nous avons ainsi confirmé que ces limicoles sont également **benthivores sur leur aire d'hivernage**. Seuls cinq Bécasseaux variables et une Barge à queue noire présentaient des plumes nettement plus enrichies en ^{15}N que leur sang, indiquant soit qu'ils aient réalisé leur mue sur un site intertidal eutrophe enrichi en ^{15}N comme le Westerschelde (Riera et al 2000), soit qu'ils se soient nourris durant leur mue de plus de polychètes et/ou de bivalves de grande taille. En outre, nous avons relevé une signature sanguine très appauvrie en isotopes lourds chez un seul Bécasseau variable, dont le régime alimentaire environ 20 jours avant sa capture était probablement insectivore.

Ayant constaté une variabilité inter-individuelle des signatures isotopiques proche de la variabilité inter-spécifique, nous avons pu conclure que les **stratégies alimentaires des limicoles sont plus individuelles que spécifiques**. En effet, leurs signatures isotopiques marquent un régime alimentaire, essentiellement benthivore, diversifié (polychètes, bivalves et gastéropodes) avec des préférences plus ou moins marquées sur un taxon ou une classe de taille de benthos d'un individu limicole à l'autre.

Enfin, l'organisation générale du **réseau trophique** dans un diagramme dual $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ montre une forte variabilité spatio-temporelle des producteurs primaires qu'il est nécessaire de qualifier et de quantifier avant de pouvoir utiliser le $\delta^{13}\text{C}$ comme marqueur des flux trophiques. La variabilité spatio-temporelle des signatures de la macrofaune benthique étant plus faible par taxon ou groupe trophique, il est possible de synthétiser le fonctionnement du réseau trophique en agrégeant *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, ainsi que *Nephtys hombergii* et *Hediste diversicolor*. De même, le fait que les limicoles aient une stratégie alimentaire plus individuelle que spécifique montre qu'il est inutile de subdiviser les espèces de ces prédateurs supérieurs dans un modèle schématique de réseau trophique. L'une des perspectives de ce travail serait donc de réaliser un modèle de réseau trophique basé sur les $\delta^{13}\text{C}$, afin d'évaluer les flux de carbone assimilés entre chaque compartiment trophique, comme cela a récemment été fait par Eldridge *et al.* (2005) ou Van Oevelen (2006) au moyen de l'analyse inverse.

Chapitre 10 :

Modélisation des flux de carbone dans le réseau trophique

10. Modélisation des flux de carbone dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : approche saisonnière par analyse inverse

10.1. Introduction

C'est dans le but de répondre à la nécessité d'une **description holistique**¹⁵ de l'écosystème, pour en comprendre le fonctionnement et l'importance relative de ses différentes composantes (Jørgensen & Müller 2000b), que nous avons étudié la structure et la dynamique des paramètres biosédimentaires, de la macrofaune benthique et des limicoles dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. En effet, l'écosystème est représenté par le biotope, la biocénose et l'ensemble des interactions directes ou indirectes entre eux (Frontier & Pichod-Viale 1991). C'est un ensemble organisé, caractérisé par des **propriétés émergentes** à son niveau d'organisation. Ces propriétés émergentes sont donc nouvelles, et par définition non réductibles à la somme des propriétés élémentaires du système aux niveaux inférieurs d'organisation (Frontier & Pichod-Viale 1991). En outre, chaque écosystème est fondamentalement **structuré dans l'espace-temps**, et devrait être étudié à différentes échelles d'observation, afin d'appréhender son hétérogénéité fonctionnelle (Frontier & Pichod-Viale 1991).

L'étude logique de ces systèmes est la **systémique**. Elle implique en général la construction de schémas constitués d'éléments ou **compartiments** interconnectés par des liaisons fonctionnelles ou **flux d'information**, impliquant évolution et mouvement (Frontier & Pichod-Viale 1991). Ces schémas ou **modèles** devraient représenter « *la meilleure abstraction permettant de prévoir le comportement de l'ensemble, d'un certain point de vue et à une certaine échelle d'observation* » (Frontier & Pichod-Viale 1991). Les modèles les plus usités pour étudier la composante biocénotique de l'écosystème et comprendre les interactions entre ces différents compartiments sont des modèles de **réseau trophique** (Winemiller & Polis 1996). Les modèles de réseaux trophiques peuvent être dynamiques ou statiques. Les **modèles dynamiques** nécessitent une connaissance détaillée des compartiments impliqués et sont, par conséquent, réservés à l'étude de systèmes simples (« nutriments – phytoplancton - zooplancton » (Post et al. 2000) ou « production - niveaux trophiques supérieurs » (Dowd 2005)) présentant pas plus d'une dizaine de compartiments biologiques (ex Bacher *et al.* 1995),

¹⁵ Le principe du holisme (du grec *holos* : entier) repose sur le fait qu'un élément est entièrement déterminé par le tout dont il fait partie. Une approche holistique nécessite donc de connaître ce tout pour comprendre les propriétés de l'élément étudié.

et éventuellement couplés à des échanges entre boîtes spatiales (ex Raillard & Ménesguen 1994, Bacher *et al.* 1995). Des adaptations de modèles dynamiques permettent d'évaluer les flux du réseau trophique une fois l'**état stationnaire**¹⁶ atteint (ex Chardy & Dauvin 1992). L'analyse de l'état stationnaire d'un système sans celle de la dynamique est en effet pertinente et fiable, et réduit considérablement les temps de calculs et la complexité des problèmes (Leguerrier 2005). Cependant la plupart des modèles de réseau trophique décrivent des **systèmes équilibrés**¹⁷ où toute variation saisonnière est masquée par la moyenne annuelle. L'utilisation de ces **modèles statiques** annuels est un inconvénient pour décrire les réseaux trophiques des vasières européennes, dont les **variations saisonnières** sont bien connues. Ainsi durant l'hiver, les oiseaux migrateurs sont plus nombreux qu'en été (Yésou 1992) et les productions primaire (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Blanchard *et al.* 1997, Guarini *et al.* 1998) et secondaire (Bachelet 1982, Essink *et al.* 1991) sont plus faibles qu'au printemps ou qu'en été.

Afin de prendre en compte la saisonnalité marquée du système, sans passer par la complexité des modèles dynamiques, Leguerrier (2005) a adapté la méthode de l'analyse inverse au **couplage de deux modèles saisonniers à l'état stationnaire** ($dB_{\text{saison 1}} / dt = \text{constante}$ et $dB_{\text{saison 2}} / dt = \text{constante}$) tout en gardant un **système annuellement équilibré** ($dB_{\text{an}} / dt = 0$). Plutôt que de modéliser séparément les réseaux trophiques équilibrés de chaque saison afin de les comparer (Baird & Ulanowicz 1989, Donali *et al.* 1999), ou contraindre le réseau trophique de la seconde saison par les résultats d'un modèle de réseau trophique déséquilibré de la première saison (et non réciproquement), Leguerrier (2005) a réalisé un calcul simultané des flux trophiques des **deux saisons** en tenant compte des variations de biomasse des compartiments entre les saisons, dépendantes l'une de l'autre.

L'outil de modélisation utilisé est l'**analyse inverse** (Donali *et al.* 1999, Leguerrier 2005). Il permet, sur la base d'un bilan exhaustif des connaissances acquises, de résoudre un système d'équations linéaires sous-déterminé, à l'aide de contraintes d'inéquations liées aux connaissances générales de la biologie des compartiments, et du principe de parcimonie basé sur les moindres carrés. L'analyse inverse permet donc d'évaluer quelles sont les relations trophiques dominantes au sein d'un réseau, d'estimer les flux les moins informés et de mettre en évidence par le biais d'analyses de sensibilité quels sont ceux qu'il est nécessaire de préciser. Jusqu'à présent principalement appliquée à des modèles planctoniques (Niquil *et al.* 1998, Richardson *et al.* 2004), elle a été récemment utilisée dans un modèle benthos-pélagos pour évaluer les flux de carbone sur un **mètre carré moyen de vasière intertidale** à Brouage (en grammes de C .m⁻².an⁻¹) (Leguerrier *et al.* 2003a, Leguerrier *et al.* 2004) et les comparer aux flux de carbone évalués dans l'anse de l'Aiguillon (Degré *et al.* 2006). Ce

¹⁶ Emprunté au latin *stationarius* « qui est de garde », **stationnaire** qualifie, en thermodynamique, l'état d'un système dans lequel les variables d'intensité ont des valeurs indépendantes du temps ($dB/dt = \text{constante}$).

¹⁷ Par définition l'**état stable** d'un système est celui vers lequel évolue naturellement un système laissé à lui-même, par le plus grand nombre de façons possible. A l'**équilibre**, les biomasses ne varient pas ($dB/dt = 0 = (\Sigma \text{flux entrant} - \Sigma \text{flux sortant})$ pendant dt).

nouveau modèle rassemble toutes les données acquises sur l'anse de l'Aiguillon durant les deux saisons, ainsi que les données issues de la littérature utilisées dans le modèle de Brouage (Leguerrier *et al.* 2003a, Leguerrier *et al.* 2004).

Le but de ce chapitre est non seulement 1- de **comparer les flux saisonniers de carbone dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon** (données en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mois}^{-1}$), mais surtout 2- de **décrire le fonctionnement global et les propriétés émergentes du réseau trophique** au moyen d'indices d'analyse de réseau (Kay *et al.* 1989), et 3- de **poser un diagnostic sur les différents manques d'information** au moyen d'indices d'analyse de sensibilité.

Différentes hypothèses peuvent être émises *a priori* sur le fonctionnement général de ce réseau trophique. Les connaissances antérieures nous laissent supposer que 1- la **production microphytobenthique est dominante** sur les vasières intertidales, notamment au printemps-été, et 2- les **échanges entre benthos et pelagos** sont nombreux et résultent d'importants flux physiques (remise en suspension, dépôt et advection) et trophiques (broutage, filtration et prédation). Enfin, par son rôle de bassin de décantation des eaux issues du Marais Poitevin et par son importance en tant qu'aire d'hivernage pour les oiseaux et de nourricerie pour les poissons, nous supposons que 3- l'anse de l'Aiguillon est un système **producteur** de matière primaire, **importateur** de matière détritique et **exportateur** de matière secondaire (*via* différents vecteurs biotiques). En éclairant plus particulièrement le **fonctionnement de certains compartiments** (microphytobenthos, macrofaune et avifaune), nous essaierons d'infirmer ou de confirmer ces hypothèses.

10.2. Matériel et Méthodes

10.2.1. Analyse inverse

10.2.1.1. La méthode de l'analyse inverse

Développée, par Vézina & Platt (2003a), pour résoudre les problèmes liés au manque de données lors de la modélisation de différents systèmes, l'analyse inverse permet d'inclure toutes les informations existantes sur le fonctionnement d'un système afin d'en estimer au mieux les flux. Par exemple, la construction de modèles de réseaux trophiques est généralement limitée par le nombre de paramètres connus, très inférieur au nombre de paramètres nécessaires. L'analyse inverse permet donc d'évaluer l'ensemble des n flux trophiques reliant les différents compartiments, sur la base de quelques flux connus ou combinaisons linéaires de flux (vecteur \mathbf{b} , de dimension \mathbf{b}') et des encadrements de flux biologiquement réalistes (vecteur \mathbf{h} d'inégalités fournies par l'ensemble des données issues de la littérature sur des écosystèmes semblables) (Figure 10-1). Cette méthode requiert que tous les compartiments et les flux possibles soient reliés entre eux dans un modèle conceptuel (Figure 10-2) défini *a priori*. Deux hypothèses sont émises pour l'application de l'analyse inverse : 1- le système est supposé **stationnaire** (les variations de biomasse des compartiments sont des contraintes constantes exprimées par des équations linéaires), 2- le flux global \mathbf{F} , à n composantes, est un vecteur de norme euclidienne minimale. En effet, si la présence de contraintes réduit le nombre de solutions possibles, c'est par le **principe de parcimonie** ou des moindres carrés que la **solution unique** est déterminée, si elle existe. \mathbf{F} est donc le vecteur résultat de n flux (avec $n > \mathbf{b}'$), obtenu à partir du vecteur solution \mathbf{b} du système d'équations linéaires d'inconnue \mathbf{F} écrit sous la forme matricielle $\mathbf{A} \cdot \mathbf{F} = \mathbf{b}$ et du vecteur bornes \mathbf{h} du système d'inégalités décrivant le domaine de définition de \mathbf{F} : $\mathbf{G} \cdot \mathbf{F} > \mathbf{h}$ (Kay *et al.* 1989). \mathbf{A} et \mathbf{G} sont les matrices des coefficients des équations et inéquations linéaires, composantes de \mathbf{F} .

10.2.1.2. Construction des matrices saisonnières et annuelles couplées

L'enjeu original de cette étude est de coupler deux modèles de réseaux trophiques saisonniers dans un même calcul (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006). Le vecteur solution final \mathbf{F} se compose alors d'un **vecteur solution estival $\mathbf{F1}$** et d'un **vecteur solution hivernal $\mathbf{F2}$** . L'analyse inverse est appliquée à la résolution des systèmes décrits par les **matrices annuelles** \mathbf{A}_{12} et \mathbf{G}_{12} , résultant de la juxtaposition de **matrices saisonnières** \mathbf{A}_1 et \mathbf{A}_2 (pour les égalités des saisons 1 et 2) et \mathbf{G}_1 et \mathbf{G}_2 (pour les inégalités) (Figure 10-1). Lorsque les données saisonnières manquent alors que les flux annuels sont connus ou encadrés, des **matrices globales** \mathbf{A}_g et \mathbf{G}_g sont juxtaposées aux matrices saisonnières. Enfin, l'équilibre annuel est imposé par l'addition d'une matrice d'équilibre \mathbf{A}_e à la matrice annuelle \mathbf{A}_{12} . Les n flux de \mathbf{F} résultent alors de chacun des 3 modèles, 2 saisonniers et 1 annuel, juxtaposés.

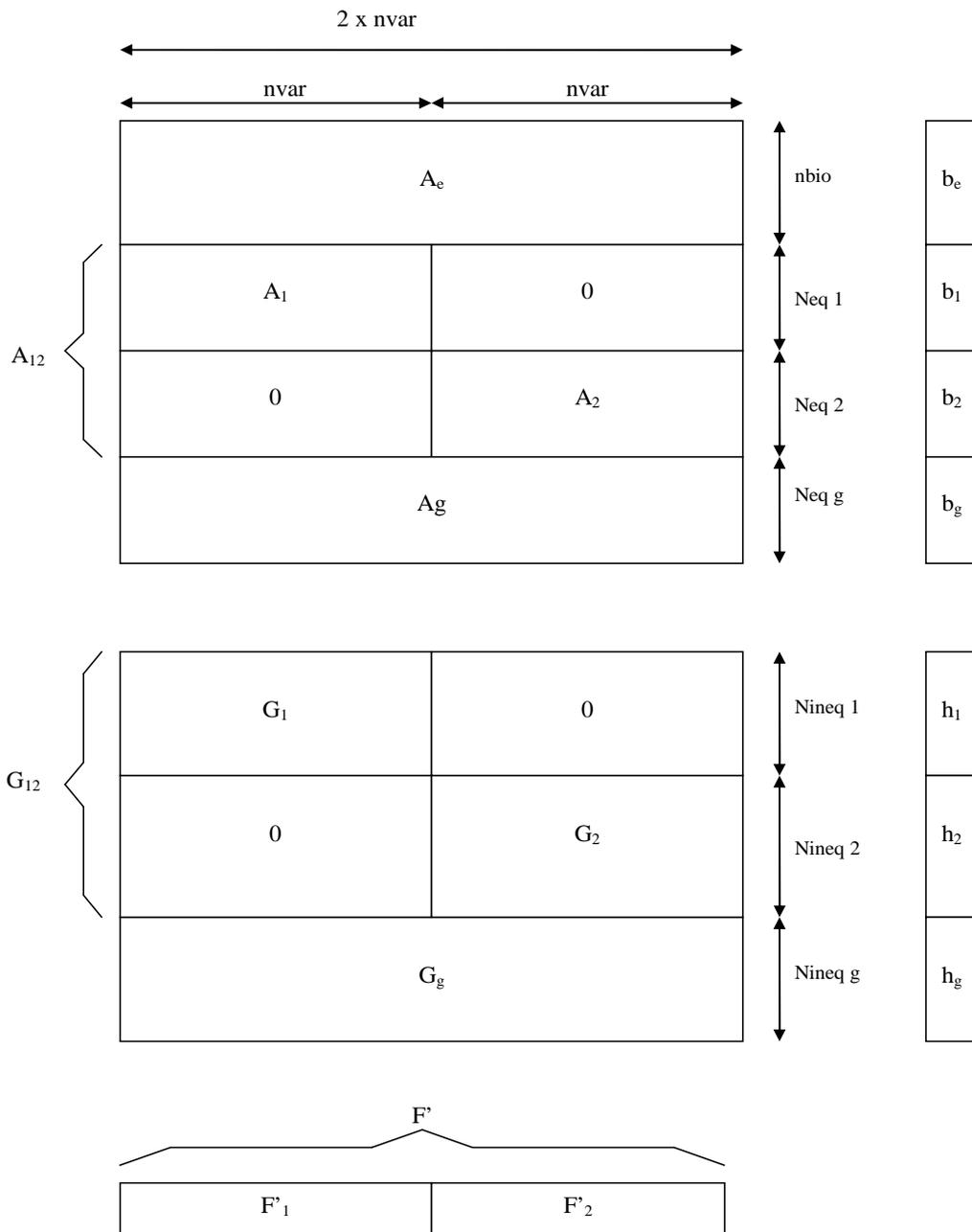


Figure 10-1 Schéma conceptuel de la construction des matrices d'équations (A) et d'inéquations (G) pour l'analyse inverse couplée des deux modèles saisonniers s_1 et s_2 (selon Leguerrier 2005). Les n flux inconnus ($nvar$) sont définis par :

- n équations biologiques d'équilibre du système (A_e), dont le vecteur solution est b_e ,
- N équations durant les saisons 1 ($Neq\ 1$) et 2 ($Neq\ 2$) constituant les matrices juxtaposées A_1 et A_2 , dont les vecteurs solutions sont respectivement b_1 et b_2
- N équations durant l'année ($Neq\ g$) constituant la matrice A_g , dont le vecteur solution est b_g ,
- N inéquations durant les saisons 1 ($Nineq\ 1$), et 2 ($Nineq\ 2$) constituant les matrices juxtaposées G_1 et G_2 , dont les vecteurs solutions sont respectivement h_1 et h_2
- et N inéquations durant l'année ($Nineq\ g$) constituant la matrice G_g , dont le vecteur solution est h_g .

La solution des n flux F est ici représentée par les vecteurs transposés F'_1 et F'_2 des flux estivaux et hivernaux,

10.2.1.3. Choix des deux saisons

Les deux saisons choisies sont s1 : la « **saison estivale** » du 15 mars au 14 octobre et s2 : la « **saison hivernale** » du 15 octobre au 14 mars. Ainsi, l'année, notée **an**, a été découpée en sept mois d'« été » et 5 mois d'« hiver ». Ce choix a été motivé par les connaissances sur la dynamique des populations des principales espèces : les limicoles hivernant sur la vase entre octobre et mars, les gastéropodes, *Hydrobia ulvae*, se reproduisant en mars (Haubois *et al.* 2002, Haubois *et al.* 2004), les bivalves se reproduisant entre mars et octobre (Degré *et al.* 2003) (Chapitre 4), les nématodes plus abondants en hiver (Rzeznik-Orignac *et al.* 2003) et le microphytobenthos plus productif au printemps (Guarini *et al.* 1998).

10.2.2. Le modèle conceptuel et les données

10.2.2.1. Le modèle conceptuel

Le modèle conceptuel, construit *a priori* sur la base de nos connaissances, est composé de **16 compartiments** (Figure 10-2) :

- les producteurs primaires benthiques et pélagiques (microphytobenthos sur le sédiment, et phytoplancton réel et microphytobenthos remis en suspension dans la colonne d'eau) : **bphy** et **phy**,
- les détritiques benthiques et pélagiques, libres ou liés aux bactéries, incluant les fèces et les résidus d'exudation et de mortalité, ainsi que le carbone organique dissous : **bdet** et **pdet**,
- le microzooplancton pélagique (ciliés et flagellés) et le mesozoplancton (principalement copépodes) : **pmic** et **pmes**,
- les consommateurs épibenthiques primaires, tels que les mollusques cultivés (*Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis*) : **bcult=cult**, et secondaires, tels que les juvéniles de poissons carnivores (principalement des pleuronectiformes, tels que *Solea solea*) : **pjuv**.
- ainsi que les consommateurs benthiques appartenant à :
 - la microfaune (principalement les foraminifères benthiques) : **bfor**,
 - la méiofaune (principalement les nématodes) : **bnem=bmei**,
 - la macrofaune (subdivisée en 4 taxons) : **bbiv**, **bann**, **bgas** et **bart**,
 - et la faune vertébrée (représentée par les poissons et les limicoles) : **bmul** et **blim=limi**

L'agrégation de la macrofaune par groupe taxonomique a été choisie du fait de la relative homogénéité trophique de chaque taxon et du peu de sélectivité par les prédateurs des proies selon leur régime alimentaire.

Ainsi, le compartiment **bbiv** est constitué principalement des bivalves suspensivores-dépositivores facultatifs *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*.

Le compartiment **bann** est principalement représenté par les annélides prédateurs-omnivores *Hediste diversicolor*, *Neanthes succinea* et *Nephtys hombergii*.

Le compartiment **bgas** est dominé par le gastéropode dépositivore *Hydrobia ulvae*.

La majorité de la biomasse du compartiment **bart** est constituée d'arthropodes crustacés parmi lesquels les décapodes *Hemigrapsus penicillatus* et *Carcinus maenas* sont des prédateurs, alors que l'amphipode *Corophium volutator* et le mysidacé *Mesopodopsis slabberi* sont des déposivores qui dominent en terme d'abondance.

Enfin chez les vertébrés, le groupe des poissons brouteurs et celui des limicoles sont homogènes du point de vue de leurs régimes alimentaires.

Le compartiment **bmul** représente les adultes de poissons brouteurs déposivores et principalement les mulets *Liza ramada*.

Les effectifs de limicoles benthivores (**limi**) sur l'anse de l'Aiguillon sont largement dominés par les Bécasseaux variables *Calidris alpina* et maubèches *Calidris canutus*.

Au total **106 flux** ont été déterminés *a priori* entre ces différents compartiments.

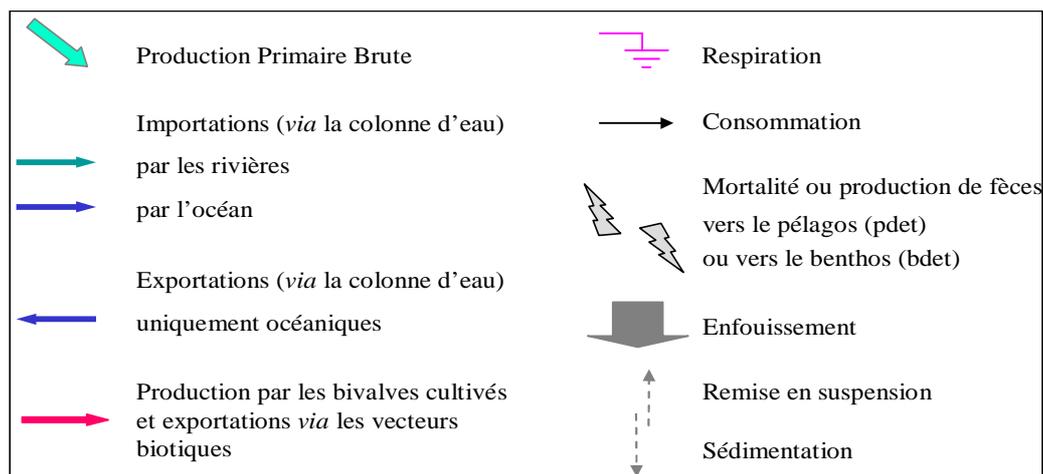
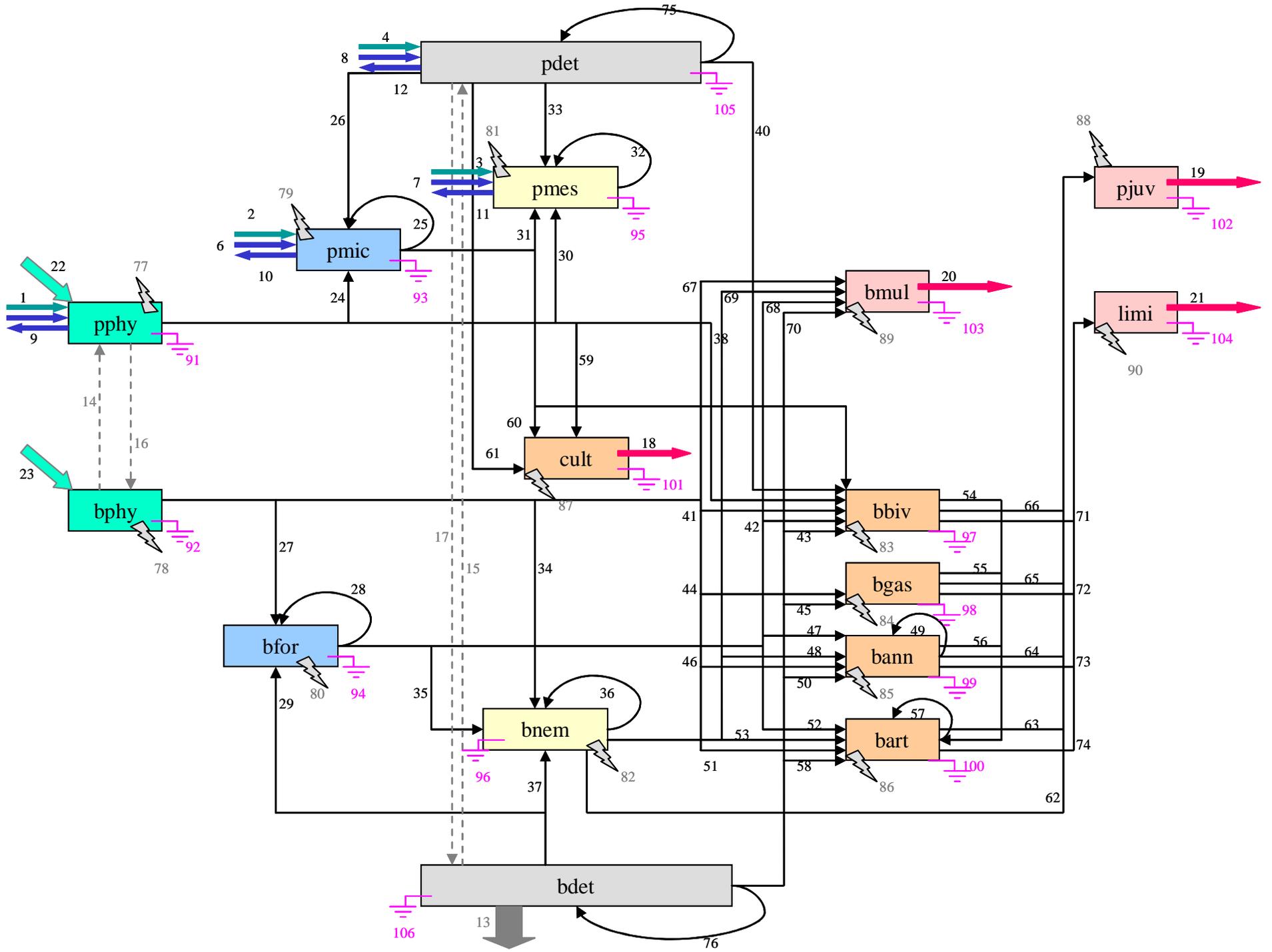


Figure 10-2 Schéma conceptuel représentant le modèle *a priori* (schéma page suivante et légende ci-dessus) avec ses flux physiques : importation et exportation, enfouissement, remise en suspension et sédimentation, et ses flux biologiques : production primaire, migration, respiration, consommation et mortalité ou production de fèces (flèches portant des numéros correspondant à ceux notés *n* dans le Tableau 10-5). Le préfixe « *p* » qualifie les compartiments pélagiques, tandis que « *b* » qualifie les compartiments benthiques.



10.2.2.2. Échantillonnage et estimation des biomasses en carbone

Sur les 91 stations échantillonnées systématiquement sur les vasières intertidales, le bas schorre de l'anse de l'Aiguillon, la Rivière de Marans et l'estuaire de la Sèvre Niortaise en mars et octobre 2002 (voir chapitres 2 et 3), seules les **71 stations intertidales** ont été utilisées pour fournir les biomasses de début (mars) et de fin de saison (octobre) nécessaires au modèle (Tableau 10-1). Les biomasses saisonnières (s_1 = « été » de mars à octobre, et s_2 = « hiver » d'octobre à mars) ont été estimées soit par la moyenne des biomasses mensuelles de mars et octobre, soit par la biomasse moyenne mesurée au cours du **suivi mensuel dans 3 stations intertidales** de l'anse de l'Aiguillon, notamment des teneurs en pigments (Chapitre 2) et des peuplements de bivalves (Chapitre 4), et tient alors compte des pics ou chutes de biomasses possibles au cours de chaque saison.

Ainsi, nous avons estimé les **biomasses en carbone** de la **macrofaune** benthique, de la **nématofaune** (estimation effectuée à partir du dénombrement par D. Fichet de la méiofaune d'échantillons réalisés en cinq points autour du Chenal de Luçon), des **foraminifères** (estimation effectuée à partir du dénombrement par E. Armynot du Châtelet des foraminifères vivants sur l'ensemble des stations en octobre 2002 (Armynot du Châtelet *et al.* 2004)) et des **chloropigments** (estimée après dosage fluorimétrique (Lorenzen 1966)). La biomasse en carbone représentée par les stocks **conchylicoles** a été estimée à partir de la surface occupée par les tables ostréicoles et les bouchots (respectivement 0,405 km² et 0,68 km²) selon les données issues du système d'information géographique sur les ressources conchylicoles (SIG sous ArcView 3.2) (Gouletquer & Le Moine 2002). Celle du **phytoplancton** a été estimée sur la base des concentrations en Chl *a* relevées par le REPHY et celle des **limicoles** sur la base des comptages mensuels sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (chapitre 5) et du poids moyen des différentes espèces (Zwarts *et al.* 1990b). Les biomasses en carbone du **mésozooplancton** et des **juvéniles de poissons plats** ont été estimées d'après la littérature (Sautour & Castel 1993, Guérault *et al.* 1996) et les biomasses en carbone du **microzooplancton** par Marquis dans le golfe de Gascogne (com. pers.).

La **dynamique des populations des bivalves** a également été étudiée en deux stations de janvier 2002 à avril 2003 afin d'estimer la production secondaire et l'élimination de ce compartiment macrobenthique dominant en terme de biomasse sur l'anse (Chapitre 5).

Les **importations et les exportations** de phytoplancton ont été estimées par multiplication des concentrations saisonnières en chloropigments par les débits saisonniers. Les échanges océaniques *via* le Pertuis Breton sont estimés par les mouvements de marée (modèle hydrodynamique de l'IFREMER) et les suivis REPHY (REseau PHYtoplancton de l'IFREMER), tandis que les échanges avec la rivière sont estimés par les débits de la Sèvre Niortaise mesurés par la CQEL (Cellule Qualité des Eaux Littorales de la DDE-Vendée) et les concentrations en chloropigments au pont du Brault.

Tableau 10-1 Valeurs des biomasses utilisées pour caractériser les différents compartiments (abréviations identiques à la Figure 10-2) du modèle de réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon en $g\ C .m^{-2}.mois^{-1}$, en mars 2002 (Bmar), en octobre 2002 (Boct) et en saisons estivale (Bs1) et hivernale (Bs2) (sites d'étude des références : PB= pertuis breton, AA= anse de l'Aiguillon, GG= golfe de Gascogne, MO= bassin de Marennes-Oléron)

abréviation et nom complet des compartiments	B mar	Bs1	B oct	Bs2	site	Références
pphy phytoplancton (+ microphyto-benthos remis en suspension)	0,47	0,71	0,44	0,22	PB	REPHY Eperon
bphy microphytobenthos	5,60		7,56		AA	Chapitre 3
pmic microfaune pélagique (ciliés, flagellés)	0,01	0,03	0,04	0,01	GG	Marquis (comm. pers.)
bfor foraminifères benthiques		0,35		0,35	AA	Armynot-du-Châtelet 2004
pmes mesozooplancton (surtout des copépodes)	0,08	0,10	0,08	0,05	MO	Sautour 1991
bnem méiofaune (surtout des nématodes et quelques copépodes)		0,99		0,99	AA	Fichet (comm. pers.)
bbiv bivalves	2,51	3,00	3,29	1,72	AA	
bgas gastéropodes (<i>Hydrobia ulvae</i>)	0,54	1,10	1,66	1,10	AA	Chapitre 4
bann annélides & németes	1,02	0,87	0,72	0,87	AA	
bart arthropodes	0,31	0,29	0,26	0,29	AA	
pjuv juvéniles de poissons plats (surtout <i>Solea solea</i>)		0,01		0,01	PB	Guérault <i>et al.</i> 1996
limi oiseaux littoraux (limicoles)	0,01	0,06	0,01	0,02	AA	Chapitre 6

10.2.2.3. Les équations et inéquations utilisées

Les proportions de régime alimentaire des compartiments consommateurs dont les régimes sont renseignés par la littérature sont utilisées comme des inégalités les plus larges possibles (Tableau 10-2).

Tableau 10-2 Proportions minimales et maximales des régimes alimentaires dans différents compartiments consommateurs (abréviations des ressources et des consommateurs identiques à la Figure 10-2)

ressource	consommateur	min	max
pphy+pmic+pmes	bbiv	30%	70%
bphy	bfor	50%	100%
bdet		10%	30%
bphy		29%	49%
bmei	bann	21%	42%
bann		9%	18%
bdet+bfor		30%	50%
bdet		50%	100%
bfor	bart	10%	30%
bbiv+bgas+bann+bart		20%	70%
bbiv		20%	90%
bgas	blim	20%	90%
bann		20%	90%
bart		5%	30%

Les connaissances locales ont été utilisées pour construire les équations, et les connaissances régionales (issues d'études sur les différents sites des pertuis charentais) ou mondiales (issues de sites comparables) ont été utilisées pour construire les inéquations. Les principales égalités et inégalités utilisées sont présentées dans le Tableau 10-3.

Tableau 10-3 Calculs et valeurs des inégalités (min et max) ou égalités (moyenne en gras) des paramètres utilisés annuellement ou saisonnièrement

compar-timent	paramètre	calcul	Annuelle		Estivale		Hivernale		réf
			min	max	min	max	min	max	
pphy	apports du Pertuis Breton	concentration * débit			140,70		37,04		1
	apports de la Sèvre Niortaise	concentration * débit			19,97		5,14		2
	respiration	R/GPP			0,05	0,30	0,05	0,30	
	respiration	R/GPP			0,05	0,30	0,05	0,30	3
	importances saisonnières relatives				NPP _{été} > 2 * NPP _{hiver}				
pdet	apports du Pertuis Breton	concentration * débit			1358,57		723,82		1
pdet	apports de la Sèvre Niortaise	concentration * débit			36,60		35,45		2
bphy	production primaire nette	NPP durant l'émersion de jour P/B annuel (Manche) * B dans l'anse			224,70		130,05		3
pmic	production	P/B annuel * B	0,74	10,37					4
	respiration	R/B annuel * B	1,22	7,75					5
	consommation	C/B annuel * B	2,95	64,68					6
pmes	broutage	mesures dans BMO			3,95		0,79		7
	respiration	R/B annuel * B	0,39	1,79					8
bfor	production	P/B annuel * B	0,20	5,32					9
	production	P/B annuel * B	0,00	14,70					10
bnem	production	P/B annuel * B	0,79	53,12					10
	respiration	R/B annuel * B	3,63	186,09					
bbiv	élimination	estimation des productions			107,81		41,21		11
	respiration	R/B annuel * B	0,06	243,55					12
bgas	broutage	mesure <i>in vivo</i>			9,13		3,8		13
	production	P/B annuel * B	0	14,45					14
bann	respiration	R/B annuel * B	0	19,77					
	production	P/B annuel * B	5,E-03	11,25					15
bart	respiration	R/B annuel * B	6,E-03	15,46					16
	production	P/B annuel * B	5,E-05	5,32					15
bcult	respiration	R/B annuel * B	1,E-05	5,12					16
	exportation	production commerciale			0,17		0,24		17
blim	respiration				1,06		0,46		
	ingestion	Conso=5*0,2*Métab log Métab=log 78,3 + 0,723 log Poids			0,11		0,19		18
bjuv	ingestion	P/B journalier* B	0,0020	0,45					19
	importances saisonnières relatives				C _{été} > 3 * C _{hiver}				20

Références : 1- Richard 2000, 2- CQEL 85 com. pers., 3- Guarini, com. pers., 4- Burkhill 1982, 5- Toolan 2001, 6- Newell & Linley 1984, 7- Sautour & Castel 1993, 8- Banse & Mosher 1980, 9- Altenbach 1992, 10- Giere 1993, 11- Degré (Chapitre 4), 12- Hughes 1970a, 13- Hauboiss 2003, 14- Wolff & Wolf 1977, 15- Sprung 1994, 16- Asmus 1987, 17- Barillé 1996, 18- Wolff et al. 1976, 19- Lagardère 1987, 20- Parlier & Laffargue, comm. pers.

La production primaire nette (NPP) du microphytobenthos est basée sur les observations des variations de biomasse entre le début et la fin d'émersion de jour (Blanchard *et al.* 1998, Blanchard *et al.* 2002), elle résulte donc de la soustraction de la respiration, du broutage, de la mortalité naturelle et de l'émission de polysaccharides (ER = extracellular release) à la production primaire brute (GPP) durant cette période (Guarini *et al.* 2000b, Blanchard *et al.* 2001).

D'après les connaissances actuelles sur le broutage du microphytobenthos, les gastéropodes *Hydrobia ulvae* accomplissent 50% de leur broutage lors de l'émergence diurne du fait de leur sélectivité pour le biofilm (Haubois 2003) et nous supposons qu'environ 25 % de l'activité des autres compartiments a lieu durant cette période, de même que la dégradation et la respiration du biofilm. L'équation de NPP peut donc s'écrire :

$$\text{NPP} = \text{GPP} - 50\% * (\text{bphy TO bgas}) - 25\% * \text{bphy TO (autres compartiments vivants + bdet + Resp)}$$

avec les abréviations utilisées dans la Figure 10-2 et la convention "TO" pour les flux allant d'un compartiment (i) à un compartiment (j). La production primaire nette estimée sur un cycle annuel à Brouage par Guarini (com. pers.) varie de 1,1 gC.m⁻².j⁻¹ en s1 à 0,9 gC.m⁻².j⁻¹ en s2, avec une moyenne de 1 gC.m⁻².j⁻¹.

Enfin, la **consommation des limicoles** a été évaluée sur la base de l'équation développée par Wolff *et al.* (1976) en tenant compte des dénombrements mensuels des limicoles sur la réserve naturelle, de leur masse individuelle moyenne et de leur besoin métabolique de base (Chapitre 8).

Les variations saisonnières de biomasse (deltaB) sont calculées par la différence entre la biomasse hivernale et la biomasse estivale de chaque compartiment (Tableau 10-4). Celles qui restent inconnues sont limitées par la biomasse des compartiments eux-mêmes (-B < deltaB < +B), en considérant que la biomasse minimale est nulle et que le doublement de biomasse lors d'une saison est une borne supérieure. Ainsi, le vecteur des biomasses constitue le vecteur solution du système d'inégalités lié aux variations saisonnières de biomasse.

Tableau 10-4 Variations de biomasse mesurées ($\text{deltaB} = \text{B}_{\text{hiver}} - \text{B}_{\text{été}}$) ou estimées ($-\text{B} < \text{deltaB} < +\text{B}$)

compartiment	deltaB min	deltaB moy	deltaB max
bcult	-0,43		2,06
bfor	-0,70		0,70
bmei	-1,40		1,40
bgas	-3,31		1,08
bjuv	-0,01		0,01
bmul		0,00	
blim		0,00	

10.2.3. Indices synthétiques

10.2.3.1. Unités et conversion

L'une des conditions préalables à toute analyse du fonctionnement d'un réseau trophique et à la comparaison d'écosystèmes est d'exprimer les flux dans la même unité (Baird *et al.* 1991). Si certains modèles représentent des flux d'énergie, de nombreux autres expriment des flux de biomasse, comme par exemple les modèles de Ortiz & Wolff (2002a) ou de Heymans *et al.* (2004). Les flux du modèle présent expriment des biomasses en carbone (telles que 1 g de poids frais = 0,04 gC).

10.2.3.2. Activité des compartiments

Du point de vue des échanges trophiques, l'**activité** de chaque compartiment est définie comme la somme des **flux d'entrée de nature biologique** (excluant les flux de sortie et les flux physiques). Ainsi, l'activité des producteurs primaires correspond à la production primaire brute (GPP) et celle du compartiment détritique à la boucle bactérienne, c'est-à-dire aux flux « détritiques vers détritiques », soit à la fois l'assimilation bactérienne, la sortie de DOC et la mortalité par lyse virale (qui est la principale cause de mortalité des bactéries) et la transformation de POC en DOC par l'action bactérienne. L'activité de tous les autres compartiments correspond à toute leur consommation.

10.2.3.3. Indices de débit

Étant donné que dans notre modèle chaque saison est non équilibrée, la somme des flux d'entrée ou de sortie ne sont pas forcément égaux saisonnièrement. Cependant, le système étant annuellement stationnaire, flux d'entrée et flux de sortie doivent se compenser (Ulanowicz 1986).

Le **débit total du système** (TST= *total system throughput* en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$) est la somme de tous ses flux (Ulanowicz 1986) et dépend du niveau d'agrégation choisi pour sa représentation (Kay *et al.* 1989). Il peut être subdivisé en un débit total externe (eTST) et un débit total interne (i TST), lui-même composé d'un débit pélagique interne total et d'un débit benthique interne total (iTSTp et iTSTb), soit la somme de tous les flux à l'intérieur du pélagos et du benthos respectivement. Les flux d'échanges benthos-pélagos, tels que la remise en suspension et le dépôt des détritiques et de producteurs primaires, ont aussi été calculés.

10.2.3.4. Indices de production

La **production nette du système** (NSP= *net system production*) correspond à la production primaire brute du système moins toutes les respirations (Rybarczyk & Elkaïm 2003).

La **production nette de qualité** du système (NSQP= *net system quality production*) est obtenue en faisant le bilan des flux d'échanges (sorties – entrées) pondérés par les coefficients impliqués dans le calcul simplifié de l'Exergie (Jørgensen *et al.* 1995, Bendoricchio & Jørgensen 1997). Ces coefficients sont basés sur la quantité d'information des gènes d'un organisme, c'est-à-dire non seulement sur la taille du génome (nombre de paire de bases), mais aussi sur la fréquence de répétition des gènes, le nombre de types de cellules et l'âge évolutif des êtres vivants (Jørgensen *et al.* 2005). Par exemple, selon Bendoricchio & Jørgensen (1997), les détritiques, qui ne contiennent pas de gènes, portent l'indice 1 ; les algues, à 850 gènes, portent l'indice 3,3 ; le zooplancton, à 10 000 gènes, portent l'indice 30 ; les poissons, à 100 000 gènes, portent l'indice 300 ; et les oiseaux, à 120 000 gènes, portent l'indice 350. Les mêmes ordres de grandeur ont été récemment présentés par Jørgensen *et al.* (2005) et Salas *et al.* (2005) en affinant le calcul de l'indice de qualité de l'exergie.

Le rapport **Détritivorie / Herbivorie** (D/H) a été aussi calculé. Il indique la dominance de l'utilisation des ressources détritiques par rapport aux ressources primaires fraîches et peut être comparé au rapport des biomasses détritiques et primaires pour estimer la part des ressources allochtones (Rybarczyk & Elkaïm 2003).

10.2.3.5. Indices de niveau trophique

La représentation de **Lindeman** (1942) schématise le réseau trophique comme une chaîne alimentaire, avec les producteurs primaires et les détritiques au premier niveau. En fonction de leurs régimes alimentaires, les compartiments suivants sont placés sur une échelle de **nombres entiers de niveaux trophiques** N_{TL} entre lesquels l'**efficacité de transfert trophique** (TE= *trophic efficiency*), rapport entre l'énergie transférée du niveau n au niveau $n+1$ et l'énergie entrée dans le niveau n , peut être calculée (Ulanowicz 1986). Le N_{TL} maximal représente les prédateurs supérieurs. Un indice moyen peut également être calculé selon la proportion des différents régimes alimentaires dans un même compartiment. Ainsi, le **niveau trophique moyen** (TL= *trophic level*) est une moyenne de tous les niveaux trophiques entiers auxquels appartient ce compartiment.

10.2.3.6. Longueur des chemins et indice de recyclage

D'autres indices, basés sur la **matrice de Leontief** (1951) (matrice d'interaction intégrale qui représente les relations tant directes qu'indirectes entre des compartiments (Szyrmer & Ulanowicz 1987)), intègrent l'ensemble des flux possibles entre des compartiments. Parmi ces indices matriciels sont calculés la longueur moyenne des chemins (APL= *Average Path Length*) et l'indice de recyclage de Finn (FCI = *Finn cycling index*) (Finn 1976).

L'**APL** représente le nombre moyen d'étapes qu'une particule entrant dans le système effectue avant sa sortie.

L'**indice de recyclage de Finn** exprime quant à lui une proportion de recyclage. En effet, le FCI exprimait selon Finn (1976) la proportion de matière effectuant des cycles dans le système (CST= *cyclic system throughput*) par rapport à la matière effectuant des flux directs (DST= *direct system throughput*). Il a été reformulé par Ulanowicz (1986) et normalisé par le TST, de telle façon que : $FCI = CST / TST$. En outre, Ulanowicz (1986) a proposé une méthode de calcul du nombre de cycles (Ncyc).

10.2.3.7. Fonctions-buts ou indices de flux d'énergie

Une « **fonction-but** » tend vers un optimum lorsque le système évolue (Bendoricchio & Jorgensen 1997), mais il est souvent difficile de déterminer quels sont cet optimum et cette fonction-but (Fath 2004). De nombreux indices, dérivés des fonctions thermodynamiques, ont été proposés pour décrire l'optimum d'un système ou l'utilisation de l'énergie par un système, sous l'influence de facteurs externes (Higashi *et al.* 1993, Patten 1995, Fath & Patten 1998, 1999).

Ainsi, l'**ascendance** ($A = Ascendency$) (Ulanowicz 1986), la **capacité de développement** ($C = development Capacity$), et la **redondance** ($R = redundancy$) permettent de qualifier la quantité d'information (énergie ou biomasse) traversant l'écosystème (Odum 1969, Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Norden 1990, Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997). En effet, la quantité maximale d'information transitant dans un système est la **capacité de développement** (Ulanowicz 1986). L'**ascendance** ne tient pas compte des échanges liés aux importations, aux exportations et aux respirations, appelés « **overheads** » (O) ou redondance externe, ni de la « redondance interne » (R), de telle façon que : $C - A = O + R$ (Ulanowicz 1997). L'ascendance relative interne (A_i/C_i) exclut quant à elle les échanges avec l'extérieur (Ulanowicz & Norden 1990). La différence entre ascendance interne et capacité de développement interne correspond donc uniquement à la redondance : $C_i - A_i = R$, et la différence $A/C - A_i/C_i$ offre des informations quant à la variété des échanges du système avec l'extérieur. La **redondance relative** (R/C) a également été calculée.

10.2.4. Les indices d'analyse des réseaux, outils pour comparer différents systèmes

10.2.4.1. Comparaisons d'indices relatifs

De **nombreux indices** ont pour but de décrire la structure globale d'un écosystème et les interactions directes ou indirectes entre ses compartiments (Szyrmer & Ulanowicz 1987). Cependant, depuis Odum (1969) jusqu'à Pérez-España & Arregùn-Sanchez (2001), nombreuses ont été les interrogations quant à l'utilisation de ces **fonctions-buts** pour décrire les évolutions relatives de différents écosystèmes et quantifier leur maturité. Il n'existe aujourd'hui aucune théorie unique sur la description objective de l'évolution d'un écosystème par ces fonctions-buts (Jørgensen & Müller 2000a). Leurs valeurs absolues ne peuvent donc être utilisées comme estimateurs des propriétés et de

la maturité d'un écosystème. Leurs valeurs relatives s'avèrent cependant très utiles pour comparer différents écosystèmes (Baird & Ulanowicz 1993) et décrire leurs évolutions relatives (Baird *et al.* 1991), qu'il s'agisse d'indices dimensionnels (Kay *et al.* 1989) ou d'indices sans dimension.

10.2.4.2. Degré d'agrégation

Pour comparer des écosystèmes, mieux vaut qu'ils soient modélisés par la même méthode, mais la condition *sine qua non* est que les modèles conceptuels possèdent le même degré d'agrégation (Kay *et al.* 1989, Wulff & Ulanowicz 1989, Baird *et al.* 1991, Martinez 1993, Abarca-Arenas & Ulanowicz 2002). Selon Christensen (1995), l'influence du degré d'agrégation est moins importante quand la question posée concerne le comportement du système entier. L'ascendance est peu influencée par le degré d'agrégation dans les systèmes à au moins 7-8 boîtes (Christensen 1994), mais l'agrégation taxonomique peut être, au contraire, très influente sur l'ascendance interne (Abarca-Arenas & Ulanowicz 2002). Il est donc difficile de comparer directement des indices dimensionnels, comme TST ou A, lorsque les degrés d'agrégation ne sont pas rigoureusement identiques (Kay *et al.* 1989).

10.2.4.3. Les sites choisis pour les comparaisons

Une comparaison d'indices d'analyse des réseaux trophiques a donc été réalisée sur des écosystèmes à l'équilibre, avec un nombre voisin de compartiments (12 à 20) et constitués à la fois de compartiments benthiques et pélagiques. Les modèles comparés concernent les réseaux trophiques de la vasière de Brouage (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006), l'estuaire d'Ythan (Baird & Milne 1981), la mer Baltique, la Baie Chesapeake, le Benguela et le Pérou (Baird *et al.* 1991), les estuaires de l'Ems et du Swartkops (Baird *et al.* 1991, Baird & Ulanowicz 1993), de l'Ythan et du Kromme (Baird & Ulanowicz 1993), la baie de Chesapeake, du Delaware et de Narragansett (Monaco & Ulanowicz 1997), les trois sous-régions de la mer Baltique (Baltique proprement dite, Baie de Bothnie et Mer de Bothnie) (Sandberg *et al.* 2000), les quatre sous-régions de la Baie de Tongoy (au Chili) (Ortiz & Wolff 2002b), l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaïm 2003), la lagune d'Orbetello (en Italie) sur deux années successives (Brando *et al.* 2004), et le Nord du Benguela sur trois décennies (Heymans *et al.* 2004).

10.2.4.4. Les indices choisis pour les comparaisons

Deux indices dimensionnels NSP et NSQP (utilisés pour leur signe) et différents indices sans dimensions FCI, D/H, PP eff (Efficacité de Production Primaire = production primaire / herbivorie), FtoD/TST (Flux vers les Détritus / Débit Total du Système), A/C, R/C, Ai/Ci, NPP/B (Production Primaire / Biomasse totale (sans détritus)), GPP/R (Production Primaire Brute / Respiration totale de Système), NPP/R (Production Primaire / Respiration des producteurs non-primaires), APL et N (TL),

ont été calculés pour notre modèle et pour les modèles de la littérature quand cela était possible (Leguerrier 2005). Le nombre de cycles dans les réseaux trophiques a été calculé au moyen du programme d'Ulanowicz (Netwrk 4.2 2002) et les autres indices ont été déduits soit par calcul direct lorsque les résultats intermédiaires étaient donnés dans les articles, soit par lecture des résultats de diagramme de flux sur la base des enregistrements de Ulanowicz & Norden (1990) quand ils étaient assez précis (Leguerrier 2005).

10.2.5. Analyses de sensibilité

10.2.5.1. But des simulations

Les analyses de sensibilité sont conduites dans un double but : 1-évaluer la robustesse du modèle face à des variations des paramètres et 2- identifier les effets de ces variations sur les flux (Saltelli *et al.* 2000), autrement dit dans le but d'identifier à la fois 1- les paramètres les plus influents et 2- les flux les plus sensibles. L'analyse inverse est relancée en faisant varier chaque paramètre un par un (Jackson & Eldridge 1992, Niquil *et al.* 1998, Vézina & Savenkoff 1999). Au lieu d'appliquer des variations de + ou - 10 % dans les équations d'origine, Leguerrier (2005) a développé une **approche originale** permettant d'évaluer l'influence des variations de tous les paramètres entre leur maximum et leur minimum.

Ainsi, avons nous testé toutes les équations sous des contraintes dont les **bornes correspondent à celles connues ou supposées des paramètres** (intervalles de confiance ou bornes d'inégalités) concernés par l'analyse de sensibilité. Nous présenterons ici l'analyse de sensibilité des résultats du modèle aux variations de la **production secondaire des bivalves** entre le minimum et le maximum de l'élimination estimés dans le chapitre 4. La **remise en suspension du microphytobenthos** étant à ce jour encore méconnue, nous avons fait varier son équation annuelle entre 0 et 100 % de la production primaire nette. Considérant que l'équation de Wolff *et al.* (1976) sous-estime probablement la **consommation par les oiseaux C** (Chapitre 8), nous avons utilisé comme bornes des simulations C et 12 C (soit douze fois la consommation estimée selon l'équation de Wolff *et al.* 1976) .

10.2.5.2. Indices d'analyse de sensibilité

Les amplitudes de variation des paramètres étant différentes selon leurs degrés d'incertitude, un indice homogène est nécessaire pour comparer l'effet relatif de chaque paramètre sur le résultat. Cet indice d'analyse de sensibilité, nommé **SAI** (*Sensitivity Analysis Index*), correspond au rapport de la variation relative du flux ou de l'indice testé par la variation relative du paramètre initial, la valeur de référence étant la valeur moyenne du paramètre utilisée dans le modèle (Solidoro *et al.* 2003) :

$$SAI (P, R) = \left\langle \frac{\frac{R(s) - R_{ref}}{R_{ref}}}{\frac{P(s) - P_{ref}}{P_{ref}}} \right\rangle_s$$

Où :

- "P" est le paramètre : la valeur qui varie dans l'analyse de sensibilité
- "R" est le résultat : le flux ou l'indice d'analyse des réseaux trophiques étudiés
- "ref" est la valeur de "référence" du paramètre
- "s" est la "simulation" pour un paramètre et un résultat

Le SAI est la moyenne sur toutes les simulations, symbolisées par $\langle \rangle_s$.

Considérant que la somme des SAI sur tous les résultats R pour un paramètre P donne l'influence de ce paramètre sur les résultats SAI (P) et que la somme de SAI sur tous les paramètres P pour un résultat R donne la sensibilité de ce résultat face aux contraintes évaluées SAI (R), nous avons calculé deux nouveaux indices développés par Leguerrier (2005) :

$$SAI (P) = \sum_R SAI (P, R)$$

$$SAI (R) = \sum_P SAI (P, R)$$

10.3. Résultats

10.3.1. Les flux de carbone estimés par le modèle

10.3.1.1. Flux saisonniers

Pour permettre la comparaison du fonctionnement du réseau trophique entre les deux saisons, les flux sont exprimés en $\text{gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ (Tableau 10-5). Les résultats de l'analyse inverse ont été divisés par 7 pour la saison estivale (s1 durant 7 mois) et par 5 pour la saison hivernale (s2 durant 5 mois).

Parmi les **106 flux** définis *a priori*, 74 se sont révélés non nuls en saison estivale et 71 en saison hivernale (Tableau 10-5). Ces flux non nuls sont représentés par **33 flux d'importation-exportation-respiration** pendant les deux saisons, **13 et 14 flux de mortalité-fécès-recyclage**, ainsi que **28 et 24 flux de consommation alimentaire**, respectivement en saison estivale et hivernale.

Tableau 10-5 Estimation par analyse inverse des 106 flux de carbone (en $gC.m^{-2}.mois^{-1}$) définis a priori (même numéro de flux sur les flèches de la Figure 10-2 des sources vers les consommateurs) durant les saisons estivale et hivernale

	Flux	n°	été	hiver		Flux	n°	été	hiver
Importation	river to pphy	1	2,85	1,03	Consommation (microfaune et meiofaune)	pphy to pmic	24	0	0
	river to pmic	2	0	4,65		pmic to pmic	25	0	0
	river to pmes	3	0	0		pdet to pmic	26	9,24	0
	river to pdet	4	5,23	7,09		bphy to bfor	27	7,51	6,25
	ocean to pphy	5	20,1	7,41		bfor to bfor	28	0	0
	ocean to pmic	6	0	4,65		bdet to bfor	29	3,22	2,68
	ocean to pmes	7	0	0		pphy to pmes	30	0,56	0,16
	ocean to pdet	8	194,08	144,76	pmic to pmes	31	0	0	
	pphy to export	9	24,87	15,36	pmes to pmes	32	0	0	
Exportation	pmic to export	10	8,13	0	pdet to pmes	33	1,22	0	
	pmes to export	11	0,71	0,07	bphy to bnem	34	0	0	
	pdet to export	12	85,08	74,63	bfor to bnem	35	0	0	
	cult to export	18	0,02	0,05	bnem to bnem	36	0	0	
	pjuv to export	19	0,01	0,01	bdet to bnem	37	13,34	11,89	
	bmul to export	20	7,03	5,98					
	limi to export	21	0,01	0,01	pphy to bbiv	38	0	0	
Déposition et remise en suspension	bdet to burial	13	31,96	29,01	pmic to bbiv	39	0	0	
	bphy to pphy	14	1,74	6,52	pdet to bbiv	40	12,07	6,07	
	bdet to pdet	15	0	0	bphy to bbiv	41	1,5	0	
	pphy to bphy	16	0	0	bfor to bbiv	42	0	0	
Production primaire	pdet to bdet	17	53,11	45,62	bdet to bbiv	43	3,67	2,6	
	GPP to pphy	22	0,8	0,56	bphy to bgas	44	1,3	0,76	
Recyclage	GPP to bphy	23	38,06	30,55	bdet to bgas	45	0	0	
	pdet to pdet	75	42,3	37,11	bphy to bann	46	1,77	1,64	
Mortalité et production de féces	bdet to bdet	76	15,89	14,43	bfor to bann	47	0,84	0,69	
	pphy to pdet	77	0	0	bnem to bann	48	1,64	1,47	
	pmic to pdet	79	0	9,31	bann to bann	49	0,56	0,66	
	pmes to pdet	81	0,83	0,08	bdet to bann	50	1,27	1,18	
	pjuv to pdet	88	0,01	0,0045	bphy to bart	51	0	0	
	bphy to bdet	78	0	0	bfor to bart	52	0,52	0,34	
	bfor to bdet	80	1,07	0,89	bnem to bart	53	0	0	
	bnem to bdet	82	5,34	4,76	bbiv to bart	54	1,54	1	
	bbiv to bdet	83	13,68	7,37	bgas to bart	55	0,18	0	
	bgas to bdet	84	0,26	0,15	bann to bart	56	0	0	
bann to bdet	85	1,47	1,37	bart to bart	57	0,44	0,44		
bart to bdet	86	1,54	1	bdet to bart	58	2,5	1,6		
cult to bdet	87	0,35	2,55	pphy to cult	59	0	0		
bmul to bdet	89	6,98	6,15	pmic to cult	60	0	0		
limi to bdet	90	0,003	0,01	pdet to cult	61	1,32	1,57		
Respiration	pphy to resp	91	0,04	0,03	bnem to pjuv	62	0	0	
	bphy to resp	92	10,44	8,77	bbiv to pjuv	63	0,05	0,02	
	pmic to resp	93	1,11	0	bgas to pjuv	64	0	0	
	bfor to resp	94	8,19	7,14	bann to pjuv	65	0	0	
	pmes to resp	95	0,25	0,02	bart to pjuv	66	0	0	
	bnem to resp	96	6,17	5,95	bphy to bmul	67	11,99	9,14	
	bbiv to resp	97	1,84	0,43	bfor to bmul	68	0	0	
	bgas to resp	98	0,91	0,53	bnem to bmul	69	0	0	
	bann to resp	99	3,98	3,72	bdet to bmul	70	11,45	10,81	
	bart to resp	100	3,13	2,05	bbiv to limi	71	0,0085	0,0237	
cult to resp	101	0,15	0,09	bgas to limi	72	0,0031	0,0074		
pjuv to resp	102	0,02	0,01	bann to limi	73	0,0031	0,0074		
bmul to resp	103	9,43	7,81	bart to limi	74	0,0008	0,0018		
limi to resp	104	0,01	0,02						
pdet to resp	105	38,07	33,4						
bdet to resp	106	14,3	12,98						

Cependant de nombreux flux considérés *a priori* comme possibles sont estimés **nuls** par l'analyse inverse en absence de contraintes suffisantes. En effet, selon le principe de parcimonie, le vecteur solution est de norme minimale, c'est-à-dire que le nombre de flux estimés non nuls est limité au nombre de flux nécessaires à la résolution du système d'équations et d'inéquations. Ainsi, la majorité des flux nuls (23/32 en saison estivale et 27/35 en saison hivernale) est représentée par des flux de consommation (Tableau 10-5). Par exemple, les flux de consommation du microzooplancton et du phytoplancton par le microzooplancton sont estimés comme nuls. Ce compartiment pélagique apparaît uniquement détritivore. De même, les nématodes apparaissent exclusivement détritivores benthiques. Tandis que les foraminifères benthiques et le méso-zooplancton pélagique consomment des micro-algues et des détritits, respectivement benthiques et pélagiques. Etonnamment, la consommation de phytoplancton et de microzooplancton par les bivalves sauvages et cultivés est également estimée nulle, de même que la consommation de détritits benthiques par les gastéropodes. Selon les résultats de l'analyse inverse, les bivalves ne consomment pas de foraminifères. Les arthropodes ne consomment ni microphytobenthos, ni nématodes, ni annélides, et les mulets ni foraminifères, ni nématodes. Enfin les juvéniles de poissons ne consomment que des bivalves.

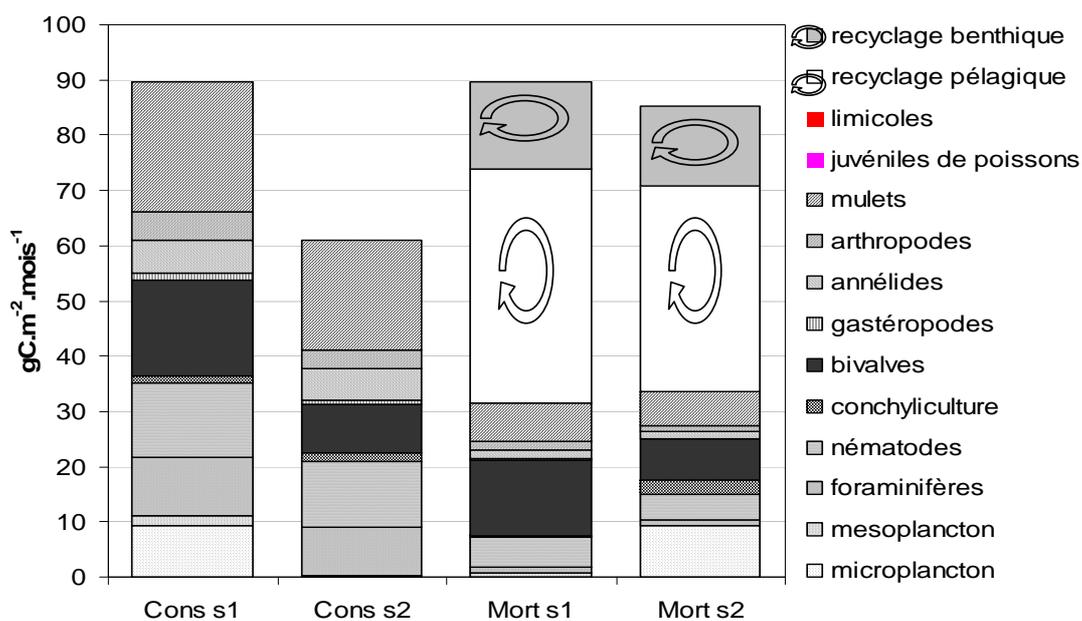


Figure 10-3 Consommation (Cons), puis recyclage bactérien (flèches exprimant les cycles directs 'det TO det'), production de fèces et mortalité (Mort) cumulés pour les différents compartiments en $gC.m^{-2}.mois^{-1}$ durant l'été (s1) et l'hiver (s2) (Les juvéniles de poissons et les limicoles ont des consommations inférieures à $0,05 gC.m^{-2}.mois^{-1}$)

Les **consommations cumulées sont supérieures en période estivale** (de l'ordre de $90 gC.m^{-2}.mois^{-1}$) par rapport à l'hiver (de l'ordre de $60 gC.m^{-2}.mois^{-1}$) (Figure 10-3). En accord avec les contraintes du modèle, les consommations de macrofaune benthique par les limicoles sont supérieures en hiver. L'auto-prédation par les annélides augmente également en hiver (Tableau 10-5).

Les flux de **recyclages microbiens** benthiques ($\text{bdet}'\text{TO}'\text{bdet}$ de l'ordre de $15 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) et pélagiques ($\text{pdet}'\text{TO}'\text{pdet}$ de l'ordre de $40 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) sont particulièrement élevés et dépassent les flux de mortalité et de fèces (Figure 10-3).

Les **mortalités** et les productions de **fèces** de $33,64 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en hiver sont supérieures à celles estimées en été ($31,53 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$), du fait de la mortalité des micro-organismes pélagiques et de la production de fèces par les limicoles et les bivalves cultivés, maximales en hiver (Figure 10-1). Curieusement les micro-algues benthiques et pélagiques ne participent pas à la formation de détritiques ($\text{bphy}'\text{TO}'\text{bdet}$ et $\text{pphy}'\text{TO}'\text{pdet}$ nuls dans le Tableau 10-5), alors que l'exudation et la mortalité micro-algales sont reconnues comme non négligeables (Middelburg *et al.* 2000).

Alors que le flux de **sédimentation** des détritiques pélagiques est estimé élevé, notamment en été (jusqu'à $53 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$), celui de **remise en suspension** des détritiques benthiques est estimé nul. Au contraire, le flux de remise en suspension des micro-algues benthiques est estimé élevé, notamment en hiver (jusqu'à $6,5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$), tandis que celui de sédimentation des micro-algues pélagiques est estimé nul.

Enfin, l'**importation** de méso-zooplancton par les rivières et l'océan est estimée comme nulle, et celle de micro-zooplancton n'a lieu qu'en hiver ($4,65 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ par les rivières et autant par l'océan).

10.3.1.2. Flux annuels

L'analyse inverse couplée des deux saisons permet également d'évaluer les flux de carbone selon un bilan annuel (résultats en $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ sur la Figure 10-4).

Sur l'année, les **importations océaniques** *via* le Pertuis Breton sont supérieures aux importations par les rivières. Elles sont 10 fois plus **détritiques** ($2082 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) que phytoplanctoniques ($251 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et induisent une respiration et un recyclage microbien élevés des détritiques pélagiques (respectivement 433 et $482 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). En outre, les détritiques pélagiques sont largement **exportés** *via* le Pertuis Breton ($969 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et **déposés** sur le fond, enrichissant le compartiment des détritiques benthiques de près de $600 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$.

De manière générale, les **flux benthiques sont supérieurs aux flux pélagiques**. Ainsi, la **production primaire annuelle** atteint seulement $8 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans le compartiment pélagique et **419 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$** dans le compartiment benthique.

Les **foraminifères et les nématodes** semblent être des compartiments importants pour le système en terme d'activité. D'après les estimations du modèle, les premiers consomment surtout du microphytobenthos ($84 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et les seconds exclusivement des détritits ($153 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). Les foraminifères sont consommés par les annélides ou les arthropodes, et les nématodes exclusivement par les annélides. Parmi la macrofaune benthique, les **bivalves sont les plus actifs**. Ils consomment essentiellement des **détritits pélagiques** ($115 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et leurs pertes par fèces et par mortalité naturelle sont élevées ($133 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$).

Les estimations des flux impliquant les **mulets** sont également élevées. Les mulets semblent donc constituer un compartiment majeur du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. Ils consomment $134 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ de détritits benthiques et $130 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ de microphytobenthos. Ils exportent $79 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ vers le pertuis breton et subissent également des pertes importantes par respiration et production de fèces.

Enfin, les **prédateurs supérieurs**, représentés par les juvéniles de poissons plats et les limicoles, sont **peu actifs** dans notre modèle annuel. Ils régulent faiblement les productions secondaires de la macrofaune benthique (au total $0,311 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et exportent peu de carbone hors du système ($0,12 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$).

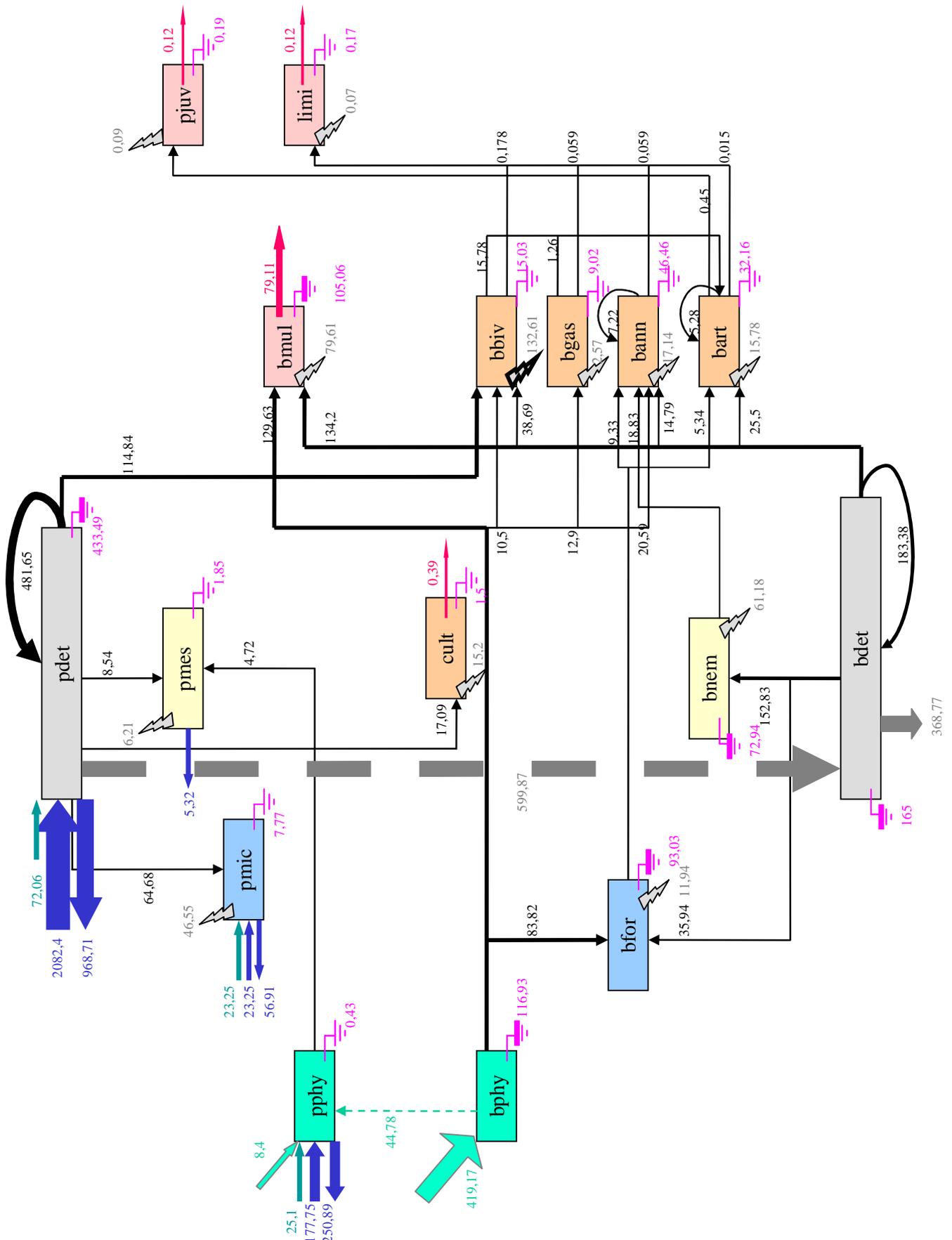


Figure 10-4 Représentation schématique a posteriori du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon par des flèches plus ou moins larges selon la valeur des flux évalués par analyse inverse (abréviations identiques à la Figure 10-2) (précision de $10^2 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour tous les flux, excepté les flux faibles de consommation par les limicoles à $10^3 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ près)

10.3.2. Les activités et débits du système

10.3.2.1. Activité des compartiments

Les compartiments les plus actifs annuellement sont les deux compartiments de **détritus** pélagiques surtout ($482 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), mais aussi benthiques ($183 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), le **microphytobenthos** ($419 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et les **mulets** ($264 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Figure 10-5). Les bivalves, la méiofaune et les foraminifères constituent également des compartiments d'activité non négligeable.

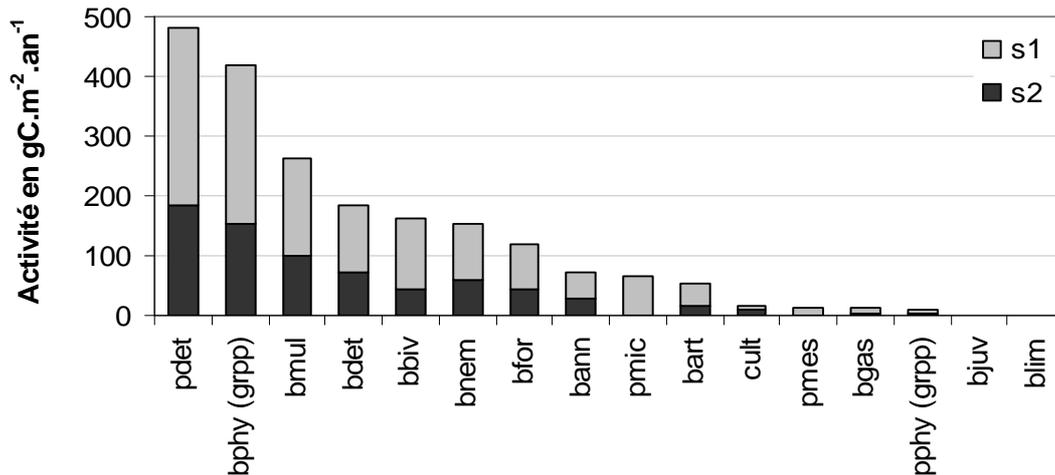


Figure 10-5 Activité annuelle des différents compartiments (somme des entrées dans chaque compartiment en $\text{gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) distinguant l'été (s1) et l'hiver (s2), en condition d'équilibre annuel (abréviations identiques à la Figure 10-2)

Comme attendue, l'activité mensuelle de chaque compartiment est **plus élevée en été** qu'en hiver (Figure 10-6), excepté pour les limicoles, dont la consommation augmente de 160 % de l'été à l'hiver.

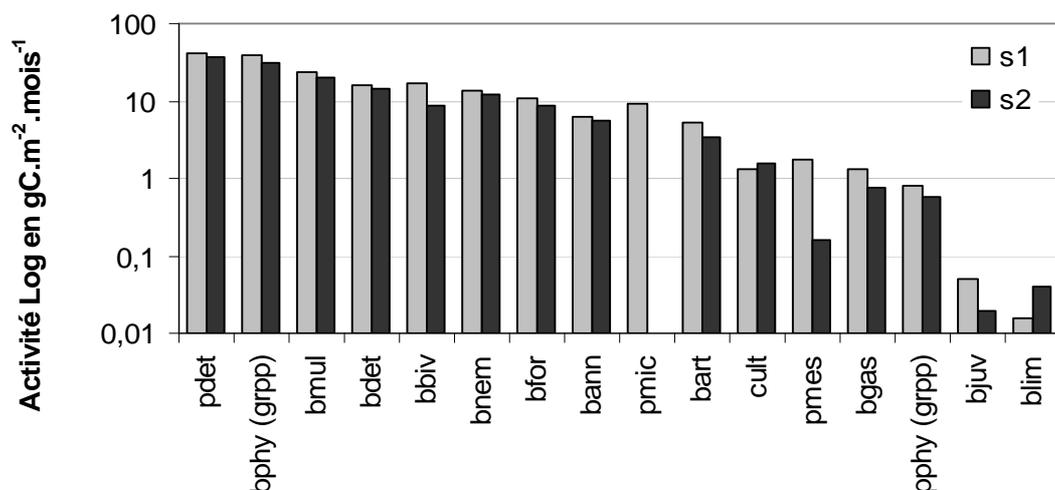


Figure 10-6 Activité mensuelle des compartiments (Log_{10} de la somme des entrées dans chaque compartiment en $\text{gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) selon la saison : été (s1) ou hiver (s2) en situation d'équilibre annuel (abréviations identiques à la Figure 10-2)

Malgré cette augmentation hivernale, l'activité des limicoles reste la plus basse du système (maximum hivernal de l'ordre de $0,04 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$), avec celle des juvéniles de poissons (maximum estival de l'ordre de $0,05 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) (Figure 10-6). Le micro-zooplancton (pmic) n'est actif qu'en été. Les bivalves (bbiv) sont près de deux fois plus actifs en été qu'en hiver (respectivement $17,24$ et $8,67 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$), et le méso-zooplancton plus de dix fois (respectivement $1,78$ et $0,16 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$).

L'activité pélagique est toujours plus faible que l'activité benthique, en été, comme en hiver (Figure 10-7), et ce malgré l'importance du recyclage pélagique ($482 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). La mortalité est supérieure en hiver dans les compartiments pélagiques ($9,39 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en s2 contre $0,84 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en s1) et en été dans les compartiments benthiques ($30,69 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en s1 contre $24,25 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en s2). La détritivorie est annuellement dominante dans le système (11,7 % et 26,7 % respectivement dans les milieux pélagique et benthique). L'herbivorie est presque exclusivement benthique (17,1 % des activités annuelles).

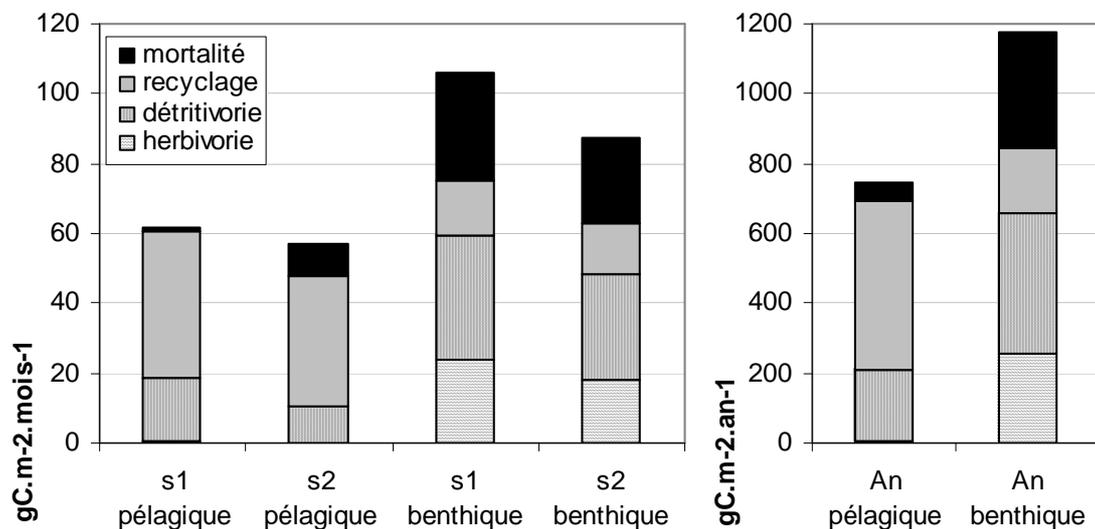


Figure 10-7 Flux mensuels en été (s1) et en hiver (s2) (à gauche, en $\text{gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) et flux annuels (An) (à droite, en $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) cumulés de mortalité, de recyclage 'det To det', de détritivorie et d'herbivorie dans les compartiments benthiques et pélagiques

10.3.2.2. Importation nette du système

Les importations et exportations *via* la colonne d'eau apparaissent supérieures en été (respectivement 222 et $151 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$), de même que les respirations et le dépôt (Figure 10-8 gauche). Seule la remise en suspension est plus active durant l'hiver (jusqu'à $6,52 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$). Les migrations des vecteurs biotiques (poissons, limicoles et bivalves cultivés) sont équilibrées entre les deux saisons et atteignent annuellement $80 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Importations brutes et exportations brutes atteignent quant à elles $2\,404$ et $1\,651 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Figure 10-8 droite).

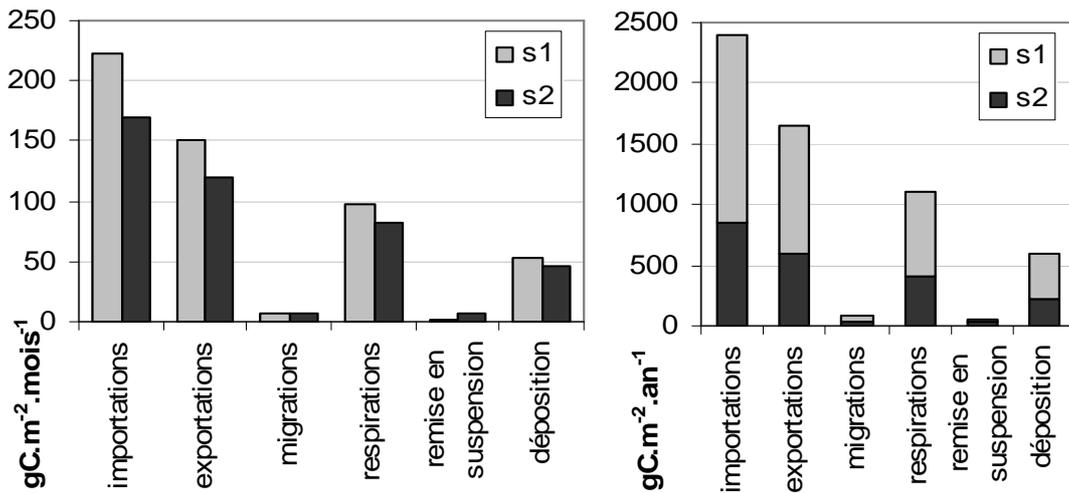


Figure 10-8 Activité mensuelle (à gauche, en $\text{gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) et annuelle (à droite, en $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) d'importations et d'exportations, et de remise en suspension et de déposition selon la saison : été (s1) ou hiver (s2)

Entrées et sorties totales (IM et EX dans la Figure 10-9) apparaissent relativement équilibrées au cours de l'année, avec une légère tendance à l'entrée de matière, c'est-à-dire à une importation nette. D'un point de vue qualitatif, les exportations sont enrichies en matière vivante (pmic et pphy), comparées aux importations. En effet, 90 % du matériel importé est détritique (ou microbien), tandis que 72 % en été et 83 % en hiver du matériel exporté est détritique (ou microbien).

Les **respirations** représentent d'importantes sorties du système (Figure 10-9). Elles sont dominées par la respiration primaire (réalisée à 16-17 % par les microalgues et 83-84 % par les bactéries des compartiments détritiques). La respiration secondaire est dominée par celles des mulets (plus de 99 % des respirations des vertébrés), des annélides (40 à 55 % des respirations par la macrofaune) et par celles des foraminifères et des nématodes (respectivement environ 53 % et 42 % de la respiration par la microfaune et la méiofaune).

Enfin, **l'exportation par les vecteurs biotiques est très faible** ($79,74 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dont 99,2 % exportés par les mulets).

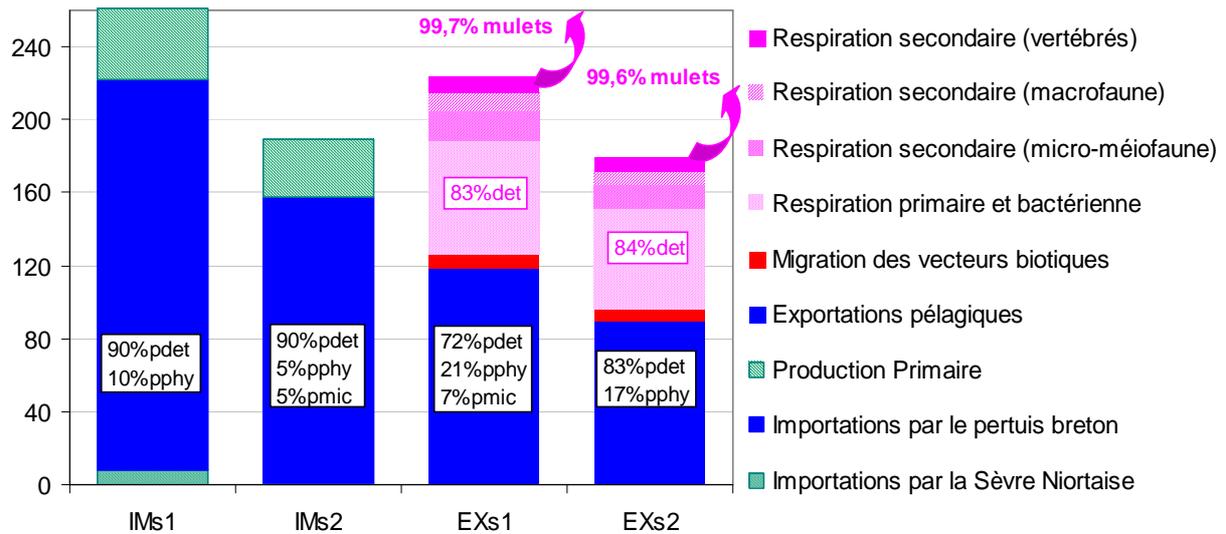


Figure 10-9 Entrées (IM= apports océaniques et fluviaux et production primaire), et sorties totales (EX= via l'océan, les migrations des vecteurs biotiques poissons ou limicoles, les exportations conchylicoles, et la respiration des compartiments primaires et secondaires) exprimés en $gC.m^{-2}.mois^{-1}$ durant l'été (s1) et l'hiver (s2). Les flux sont également qualifiés par les proportions des ressources importées ou exportées et par celles des pertes par respiration des différents compartiments

10.3.3. L'analyse des réseaux

10.3.3.1. Propriétés saisonnières et annuelles du réseau de l'anse de l'Aiguillon

Les indices d'analyse de réseau permettent tout d'abord de révéler les **propriétés intrinsèques** (Tableau 10-6) **ou émergentes** (Tableau 10-7) du système selon les saisons ou selon le bilan annuel :

La somme totale des flux du système (**TST**) est **plus élevée en été** qu'en hiver (Tableau 10-6). Elle est dominée par les **importations et les exportations totales**, représentées par toutes les entrées (apports océaniques et fluviaux, production primaire) et toutes les sorties (exportations vers le pertuis breton, migration des poissons et limicoles, récolte des mollusques cultivés et respiration) du système. Importations et exportations sont **équilibrées** mensuellement (environ $260 gC.m^{-2}.mois^{-1}$ en s1 et $200 gC.m^{-2}.mois^{-1}$ en s2) et annuellement ($2831 gC.m^{-2}.an^{-1}$). La saison estivale est légèrement importatrice, tandis que la saison hivernale est légèrement exportatrice. Les **flux benthiques dominent le système** au cours des deux saisons. Annuellement, le rapport de la somme des flux benthiques sur pélagiques est de 899/612. Les flux d'échange entre les compartiments benthiques et pélagiques sont importants. En effet, la **déposition atteint $811 gC.m^{-2}.an^{-1}$** , soit une valeur comprise entre la somme des flux pélagiques et la somme des flux benthiques. Pour chaque saison, la remise en suspension est moins importante que la déposition : il y a donc **une déposition nette** dans le système.

Tableau 10-6 Bilan saisonnier (été et hiver) et annuel de l'activité totale du système (TST), somme des activités internes totales du système (iTST) dans le benthos (iTSTb) et le pélagos (TSTp), des dépositions et remises en suspension (dont la différence correspond à la déposition nette en italique) et des importations (apports océaniques et fluviaux + production primaire) et exportations (migrations par les vecteurs biotiques + respirations + exportations vers le pertuis Breton)

	été (s1) en gC.m ⁻² .mois ⁻¹	hiver (s2) en gC.m ⁻² .mois ⁻¹	annuel (an) en gC.m ⁻² .an ⁻¹
iTSTb	81	66	899
iTSTp	54	47	612
<i>iTST</i>	<i>135</i>	<i>113</i>	<i>1 511</i>
Déposition	73	59	811
Remise en suspension	25	27	309
<i>Déposition nette</i>	<i>48</i>	<i>33</i>	<i>502</i>
importations totales	261	201	2 831
exportations totales	256	208	2 831
TST	751	607	8 295

Le rapport **détritivorie / herbivorie est moyen** (D/H = 4,85 annuellement) et supérieur en hiver par rapport à l'été (Tableau 10-7).

Le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon est **importateur de matière** (Tableau 10-7). En effet, la production primaire étant inférieure aux flux respiratoires, la production nette du système est négative, surtout en été (NSP = -64 gC.m⁻².mois⁻¹). Cependant, le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon est aussi **producteur de qualité** (NSQP = 2481 gC.m⁻².mois⁻¹ en été et 2040 gC.m⁻².mois⁻¹ en hiver). En effet, alors que les importations sont essentiellement détritiques, les exportations impliquent des compartiments de très haute qualité, tels que les poissons et les limicoles (coefficients d'Exergie de l'ordre de 300, contre 1 pour les détritiques), qui exportent donc une matière de qualité hors du système.

Le nombre (N_{TL}) de **niveaux trophiques atteint 4** durant les deux saisons, dans une chaîne de Lindeman classique (Tableau 10-7). **L'efficacité de transfert trophique (TE)** des niveaux trophiques les plus élevés est relativement faible (0,04 % en été et 0,11 % en hiver), tandis que celle des **premiers niveaux trophiques** est particulièrement élevée (28,5 % en été et 24,3 % en hiver). Les niveaux trophiques supérieurs augmentent leur efficacité trophique pendant l'hiver, tandis que l'efficacité trophique des niveaux trophiques inférieurs est maximale pendant l'été (Tableau 10-7).

Si la proportion des différents régimes est incluse dans le calcul de niveaux trophiques efficaces, les **niveaux trophiques moyens (TL)** de la microfaune pélagique, des foraminifères benthiques, du meso-zooplancton, de la méiofaune, des bivalves, des gastéropodes, des mollusques cultivés et des mulets atteignent 2 (Tableau 10-7). Ceux des annélides et des arthropodes sont légèrement supérieurs en été (2,45 et 2,47). Tandis que ceux des juvéniles de poissons plats et des limicoles sont stables toute l'année et atteignent respectivement 3,00 et 3,11.

Tableau 10-7 Indices d'analyse de réseau calculés pour chaque saison (été et hiver) et pour l'année : rapport détritivore / herbivore (*D/H*, en italique), indices de production (Production Nette du Système NSP et Production Nette de Qualité du Système NSQP, en gras), nombre maximal de niveaux trophiques (N_{TL}), niveau trophique moyen par compartiment TL (compartiment), efficacité de transfert trophique d'un niveau au niveau supérieur (TE), longueur moyenne des chemins (APL), Indice de recyclage de Finn (FCI), nombre de cycles (N_{cyc}), ascendance (A), capacité de développement (C), ascendance relative (A/C), redondance normalisée par la capacité de développement (R/C) et ascendance relative interne (A_i/C_i).

	été (s1) en gC.m ⁻² .mois ⁻¹	hiver (s2) en gC.m ⁻² .mois ⁻¹	annuel (an) en gC.m ⁻² .an ⁻¹
<i>D/H</i>	4,77	5,01	4,85
NSP	-64,44	-44,47	-673,45
NSQP	2 481	2 040	27 562
NTL	4	4	4
TL(bann)	2,45	2,43	2,44
TL(bart)	2,47	2,46	2,47
TL(pjuv)	3,00	3,00	3,00
TL(limi)	3,11	3,11	3,11
TE(1->2)	28,50%	24,30%	27%
TE(2->3)	5,69%	6,32%	5,89%
TE(3->4)	0,04%	0,11%	0,06%
APL	1,89	1,96	1,92
FCI	13,60%	14,10%	14,90%
<i>N cycles</i>	25	24	26
A	1 015	803	10 878
C	3 199	2 631	35 847
A/C	31,70%	30,50%	30,30%
R/C	32,60%	33,50%	33,50%
A_i/C_i	20,40%	19,20%	18,70%

La longueur moyenne des chemins (APL) est toujours inférieure à 2 et minimale en été (1,89) (Tableau 10-7). Cette **APL faible** caractérise une dominance de flux directs, et par conséquent une **majorité de régimes détritivores ou herbivores**, au détriment des régimes carnivores nécessitant des chemins plus longs. En outre, la proportion de matière effectuant des cycles (recyclage de la matière selon des cycles plus ou moins longs) est supérieure en hiver par rapport à l'été. L'indice de recyclage de Finn (FCI) atteint en effet un maximum annuel de 14,9 % pour 26 cycles. En d'autres termes, **sur 100 g de carbone traversant le système, près de 15 g sont impliqués dans des flux de recyclage direct ou indirect du carbone** (d'un compartiment vers lui-même).

L'ascendance (A) et la capacité de développement (C) sont supérieures en été par rapport à l'hiver, car les **flux de carbone sont plus élevés en été** (Tableau 10-7). En outre, les ascendances relatives totale (A/C) et interne (A_i/C_i) sont aussi plus élevées en été, ce qui signifie que la redondance et les « overheads » (importations et exportations) sont moindres en saison estivale (ce qui est vérifié par la variation saisonnière du rapport R/C).

10.3.3.2. Comparaison de différents réseaux trophiques au moyen d'indices de réseau

Les indices d'analyse de réseau permettent également de **comparer le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon avec des modèles publiés d'autres écosystèmes** (Tableau 10-8) :

En termes de **production nette du système** (NSP), l'anse de l'Aiguillon est le système qui importe le plus de matière : $673 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Alors que la plupart des indices de production nette du système sont positifs (20 réseaux trophiques répartis dans toutes les mers et tous les milieux), différents systèmes ont un NSP négatif (Tableau 10-8). Ces systèmes **importateurs de matière**, comme l'anse de l'Aiguillon, sont: la vasière de Brouage ($264 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), la Baie de Chesapeake, des estuaires du Kromme et du Swartkops et la zone sableuse de la Baie de Tongoy. La **production nette de qualité** (NSQP) est pourtant souvent **très élevée** dans ces réseaux trophiques importateurs. En effet, la NSQP, calculée en fonction du coefficient d'Exergie de chaque compartiment, des compartiments génétiquement les plus simples (détritiques et bactéries) aux compartiments les plus complexes (poissons et limicoles), est élevée dans l'estuaire du Swartkops, dans la baie de Chesapeake, ou dans la vasière de Brouage, comme dans l'anse de l'Aiguillon ($27\ 562 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). Elle atteint près de 50 et $100 \text{ kgC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ respectivement dans l'upwelling Péruvien et l'estuaire de la Seine. Seuls trois sites méditerranéens et indien, sont importateurs de qualité.

L'anse de l'Aiguillon, comme la vasière de Brouage, est caractérisée par des **chemins courts** (APL respectivement de 1,92 et 1,73), alors que tous les autres réseaux trophiques ont une longueur moyenne de chemin supérieure à 2 (Tableau 10-8). Les systèmes où les chemins sont les plus complexes sont situés dans l'estuaire du Swartkops et la baie de Narragansett.

Cinq à six niveaux trophiques (N_{TL}) sont généralement dénombrés dans les réseaux trophiques comprenant 12 à 24 compartiments (Tableau 10-8). Le nombre de niveaux trophiques peut atteindre 7 dans la Baltique et 8 dans les upwelling péruviens et bengalais. En revanche, **seulement 4 niveaux trophiques** sont dénombrés dans l'anse de l'Aiguillon, comme dans l'estuaire de l'Ythan et la vasière de Brouage.

L'indice de recyclage de Finn (FCI) est en moyenne de 18 %, c'est-à-dire que **sur 100 g de carbone traversant les différents systèmes, 18 g en moyenne sont impliqués dans des flux de recyclage** direct ou indirect du carbone (d'un compartiment vers lui-même). La proportion de matière recyclée diminue dans le Pacifique, la Méditerranée et l'Atlantique Sud-Est ; tandis que le recyclage est maximal dans l'Océan Indien et l'Atlantique Nord-Ouest (Tableau 10-8). Les vasières et estuaires de nos côtes ont un indice de Finn moyen ; celui de l'anse de l'Aiguillon est de 15 %.

L'ascendance et la redondance relatives permettent de différencier les réseaux trophiques de différentes zones géographiques (Tableau 10-8). L'anse de l'Aiguillon montre des ascendances relatives totale ou interne faibles, mais une **ascendance relative externe élevée** (différence entre A/C et Ai/Ci), comme la vasière de Brouage, l'estuaire de la Seine, ou encore la lagune d'Orbetello et la baie de Tongoy, qui peuvent être considérés comme des **systèmes peu spécialisés fonctionnant beaucoup sur l'extérieur**. Les ascendances relatives totales ou internes sont en revanche élevées dans les zones d'upwelling, dans les estuaires de l'Ems, l'Ythan et la Baltique. La redondance relative est quant à elle moyenne sur l'anse de l'Aiguillon. Elle est élevée dans les estuaires indiens, les baies américaines, et dans quelques estuaires européens plus spécialisés avec une faible capacité de développement.

Les taux de **détritivorie** (D/H) et la proportion de flux vers les compartiments détritiques (FtoD) sont **moyens** dans l'anse de l'Aiguillon, comme dans la vasière de Brouage, même si ce système apparaît plus détritique que le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon (Tableau 10-8). Les systèmes qui reposent le plus sur les compartiments détritiques sont les estuaires indiens et celui de l'Ythan ; alors que ceux qui les utilisent le moins appartiennent à la mer Baltique.

L'**efficacité de production primaire** (PPEff) est le rapport entre la production primaire et la consommation par les herbivores (Tableau 10-8). Elle est **maximale** dans l'anse de l'Aiguillon (0,9), du même ordre que dans des systèmes aussi différents que le schorre de l'estuaire du Kromme, l'upwelling péruvien ou les vasières de l'estuaire de l'Ems. Ainsi, l'anse de l'Aiguillon **produit presque autant de micro-algues (benthiques et pélagiques) que nécessaire** pour ses consommateurs primaires. Le réseau trophique de la vasière de Brouage, avec une efficacité de production primaire égale à 0,6, nécessite plus d'apports allochtones pour soutenir la consommation des herbivores. Les efficacités minimales de production primaire ont été observées dans l'upwelling bengalais et l'estuaire sableux de l'Ythan.

Le rapport de la **production primaire nette sur la biomasse** (NPP/B) est **moyen** dans l'anse de l'Aiguillon, comme sur la vasière de Brouage. Il est maximal dans les upwellings péruviens et bengalais, dans les baies américaines et dans l'estuaire de la Seine, et minimal dans les estuaires indiens du Swartkops, du Kromme et européen de l'Ythan.

En revanche, l'anse de l'Aiguillon montre des rapports de production primaire nette ou brute sur la respiration très inférieurs à la moyenne. En effet, alors que le GPP/R et le NPP/R moyens sur tous les systèmes sont proches de l'égalité entre production primaire brute et respiration (1,1), l'anse de l'Aiguillon **produit moins qu'elle ne respire**. Cette situation est également observée dans la vasière de Brouage, la baie de Chesapeake et les estuaires de l'océan indien (Swartkops et Kromme), contrairement aux systèmes de la Baltique et du Benguela.

Tableau 10-8 Comparaison des indices de réseau trophique de différents types d'écosystèmes (valeurs négatives de NSP et NSQP encadrées, valeurs supérieures aux moyennes en bleuté, indices relevés directement dans les articles cités en caractères normaux, indices calculés à partir des données issues de ces articles en italique) (n° références et description des différents indices, en dessous)

	n°	Localisation	N _{opt}	NSP	NSQP	APL	N _{TL}	FCI	A/C	R/C	Ai/Ci	A/C-Ai/Ci	D/H	FroD/TST	PP	Eff	NPP/B	GPP/R	NPP/R
Indien	1,2	Estuaire du Swartkops S-E Afrique ; petit, turbide, tempéré et peu profond	15	-363	1 968	4,0	6	44%	28%	36%	30%	-2%	10,2	0,7	0,4	1,7	0,7	0,6	
	3	Estuaire du Kromme Schorre, vasière & plage de sable	15	-203	-78	2,4	6	26%	34%	34%	29%	4%	22,5	0,6	0,9	4,0	0,1	0,0	
Méditerranée	4	Lagune d'Orbetello Italie ; 1995	12	252	-556	2,8	5	7%	30%		20%	10%							
	4	Lagune d'Orbetello Italie ; 1995	12	190	-394	2,8	5	7%	30%		20%	10%							
Pacifique	5	Baie de Tongoy Chili ; algues	17	202		2,4	6	3%	31%		21%	10%							
	5	Baie de Tongoy Chili ; Sable-gravier	19	380		2,4	6	2%	30%		21%	9%							
	5	Baie de Tongoy Chili ; sable	16	-148		2,6	6	4%	27%		19%	8%							
	5	Baie de Tongoy Chili ; vase	12	178		2,5	6	4%	33%		22%	11%							
	5	Baie de Tongoy Chili ; total	24	215		2,4	6	3%	28%		20%	8%							
Atlantique S-E	1	Pérou Pacifique Sud ; upwelling	16	1 990	49 870	2,2	8	4%	48%	27%	45%	2%	0,4	0,4	0,8	47,2	1,6	2,3	
	1	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Sud	16	99	381	2,5	8	2%	51%	28%	45%	6%	3,5	0,3	0,2	37,9	1,8	1,6	
	6	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Nord ; 70s	17	245		2,3		3%	42%								27,0	5,0	
	6	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Nord ; 80s	17	50		3,3		22%	24%								20,0	1,2	
Atlantique N-O	6	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Nord ; 90s	17	178		2,6		10%	32%								16,0	3,6	
	3	Baie de Narragansett côte Est US	14	87	399	4,2		48%	34%	42%	32%	2%	8,1				24,2	1,3	
	3	Baie de Delaware côte Est US	14	78	205	2,8		37%	33%	39%	31%	2%	3,4				28,2	1,3	
	1	Baie de Chesapeake côte Est US ; sous l'influence de la marée	13	-292	142	3,3		24%	31%	36%	30%	2%	6,9				30,3	0,5	
Atlantique N-E	7	Baie de Chesapeake côte Est US ; sous l'influence de la marée	15	-256	3697	3,6	6	31%	50%	28%	35%	15%	12,1	0,5	0,4	24,9	0,7	0,4	
	8	Estuaire de l'Ems mer de Wadden ; larges vasières peu profondes	15	23	61	3,4	5	30%	38%	36%	38%	1%	2,1	0,5	1,0	11,1	1,3	1,1	
	2	Estuaire de l'Ythan Aberdeen, Ecosse ; sable	12	424	1354	2,5	4	27%	58%	25%	49%	9%	15,2	0,3	0,3	1,0	0,6	0,6	
	2	Estuaire de l'Ythan Aberdeen, Ecosse ; sable	14	340	841	2,9	6	26%	34%	34%	34%	1%	13,3	0,5	0,1	4,8	1,7	2,1	
	7	Baltique vraie Baltique ; estuaire sans marée	12	83	267	2,8	7	21%	43%	33%	41%	2%	1,3	0,3	0,5	18,9	1,8	1,7	
	7	Baie de Bothnie Baltique ; estuaire sans marée	12	13	34	2,3	7	13%	44%	31%	36%	9%	1,3	0,3	0,5	25,9	1,7	1,5	
	1	Mer de Bothnie Baltique ; estuaire sans marée	12	42	1 244	3,2	7	27%	43%	34%	42%	1%	1,8	0,2	0,5	13,4	1,5	1,3	
	5	Baltique vraie Baltique ; estuaire sans marée	15	-4	60	3,2	7	20%	56%	22%	40%	16%	1,5	0,3	0,7	16,7	1,0	0,8	
	9	Estuaire de la Seine France ; poly-, meso- & holigo-halin	15	230	99343		5	16%	35%		23%	12%	2,5				38,3	1,4	
	10	Vasière de Brouage France ; vase	16	-263	12734	1,7	4	19%	34%	36%	16%	18%	6,6	0,4	0,6	20,8	0,7	0,6	
10	Anse de l'Aiguillon France ; vase	16	-673	27562	1,9	4	15%	30%	34%	19%	12%	4,9	0,3	0,9	22,5	0,4	0,3		
Moyenne			15	111	9957	2,8	6	18%	37%	33%	30%	7%	6,5	0,4	0,6	20,7	1,4	1,1	

valeurs négatives

valeurs supérieures à la moyenne

n° références : 1- Baird et al. 1991, 2- Baird & Ulanowicz 1993, 3- Monaco & Ulanowicz 1997, 4- Brando et al. 2004, 5- Ortiz & Wolff 2002, 6- Heymans et al. 2004, 7- Sandberg et al. 2000, 8- Baird & Milne 1981, 9- Rybczyk & Elkaïm 2003, 10- cette étude

Les indices présentés dans le Tableau 10-8 sont le nombre de compartiments (N_{cpt}), les indices de production : Production Nette du Système ($NSP: gC.m^{-2}.an^{-1}$), et Production Nette de Qualité du Système ($NSQP$: unité d'énergie), la longueur moyenne des chemins (APL), le nombre de niveaux trophiques (N_{TL}), l'indice de recyclage de Finn (FCI), les fonctions-butts : ascendance relative (ascendance / capacité de développement : A/C), redondance normalisée par la capacité de développement (R/C), ascendance relative interne (ascendance interne / capacité de développement interne : A_i/C_i) et Ascendance Relative externe ($A/C-A_i/C_i$), le rapport détritivorie sur herbivorie (D/H), le flux vers les Détritus par rapport à l'activité totale du système (F_{toD}/TST), l'Efficacité de la Production Primaire ($PP\ eff = NPP/H = \text{production primaire nette} / \text{herbivorie}$), et les rapports NPP/B (Production Primaire Nette / Biomasse totale (sans détritus)), GPP/R (Production Primaire Brute / Respiration totale du Système), et NPP/R (Production Primaire Nette / Respiration des producteurs non-primaires).

10.3.4. Analyses de sensibilité

10.3.4.1. Identification des flux et activités les plus sensibles

L'indice SAI (R) nous permet de décrire l'influence des variations de tous les paramètres testés sur chacun des résultats ou flux du système (Tableau 10-9 et Figure 10-10). Deux flux peuvent être considérés comme extrêmement sensibles (Figure 10-10A), 11 comme très sensibles (Figure 10-10B) et 15 comme assez sensibles (Figure 10-10C). Les flux dont le SAI est inférieur à 10 ne sont pas présentés (par exemple, les flux d'importation fluviale ou océanique sont parmi les moins sensibles, leur SAI est inférieur à 1).

Certains flux sont **plus influencés par des changements de paramètre pendant l'hiver que pendant l'été**. C'est le cas des flux impliquant les **limicoles** : leur exportation hors du système, leur production de fécès, leur consommation alimentaire et leur respiration (Figure 10-10B). Les flux de respiration (extrêmement sensibles), exportation et mortalité ou production de fèces par le **mésozooplancton** pélagique sont également plus sensibles durant l'hiver que durant l'été (Figure 10-10C). La **remise en suspension du microphytobenthos** n'est influencée que durant l'hiver (Figure 10-10C). Elle dépend surtout du taux de remise en suspension et de la production primaire, mais aussi des entrées de rivières (négativement) et de la production des bivalves.

D'autres flux sont **plus influencés par des changements de paramètres en hiver qu'en été**. C'est le cas du flux **le plus sensible** c'est-à-dire le flux de **dépôt des micro-algues pélagiques** (Figure 10-10A). Les consommations alimentaires par les arthropodes et les annélides sont également des flux sensibles aux changements de paramètres au cours des deux saisons et plus particulièrement en été, de même que les consommations microphytobenthiques par les bivalves et la méiofaune benthiques, ainsi que la respiration microbienne (Figure 10-10C).

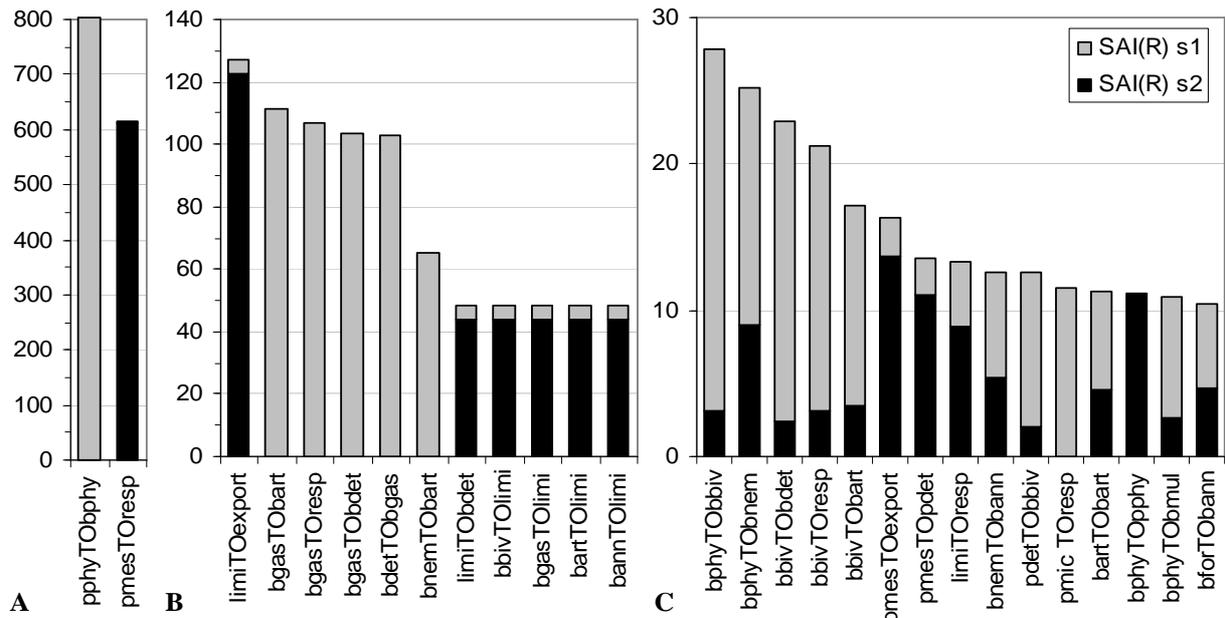


Figure 10-10 Classement des SAI(R) ou sensibilités de chacun des flux du système, des plus sensibles (A et B) aux modérément sensibles (C) aux variations de tous les paramètres testés (somme des influences de tous les paramètres sur chaque flux) en été (s1) et en hiver (s2)

Tableau 10-9 Liste des flux non sensibles aux variations (en gras ceux qui sont aussi non-nuls)

n°	Flux
3	river to pmes
7	ocean to pmes
15	bdet to pdet
18	cult to export
24	pphy to pmic
25	pmic to pmic
30	pphy to pmes
31	pmic to pmes
32	pmes to pmes
35	bfor to bnem
36	bnem to bnem
38	pphy to bbiv
39	pmic to bbiv
42	bfor to bbiv
43	bdet to bbiv
44	bphy to bgas
51	bphy to bart
56	bann to bart
59	pphy to cult
60	pmic to cult
61	pdet to cult
62	bnem to bjuv
64	bgas to bjuv
65	bann to bjuv
66	bart to bjuv
68	bfor to bmul
69	bnem to bmul
77	pphy to pdet
78	bphy to bdet
87	cult to bdet
101	cult to resp

Le Tableau 10-9 rappelle les flux non sensibles aux 11 simulations successives du minimum au maximum ou de 0 à 100 % des paramètres testés (remise en suspension du microphytobenthos, consommation par les mullets et par les limicoles, production des bivalves, importations de rivière ou océaniques et production primaire). La Figure 10-10 C rappelle quant à elle les flux peu sensibles aux changements cumulés de tous les paramètres du modèle. Parmi les **31 flux non sensibles, 24 sont des flux nuls** concernant l'entrée et la consommation par le mésoplancton, ainsi que les flux de consommation par la méiofaune, la microfaune, les bivalves cultivés et sauvages, les arthropodes et les juvéniles de poissons.

Les **flux non nuls mais non sensibles** sont les flux de **sortie des bivalves cultivés**, ainsi que les flux de consommation de phytoplancton par le zooplancton, de détritus pélagiques par les bivalves cultivés et benthiques par les bivalves sauvages, et de microphytobenthos par les gastéropodes (Tableau 10-9).

Les SAI(R) peuvent aussi être cumulés par activité, ainsi les **activités les plus sensibles** aux paramètres testés apparaissent sur la Figure 10-11. Elles concernent **l'activité microzooplanctonique hivernale (pmic)** et la **consommation par les gastéropodes** toute l'année (bgas) (Figure 10-11A). Viennent ensuite la production primaire pélagique et la consommation par les bivalves (surtout durant l'hiver), les mullets, la méiofaune et le méso-zooplancton. La production primaire benthique et l'activité des annélides et des limicoles sont également sensibles, alors que l'activité des bivalves cultivés ne semble pas influencée par des changements dans les paramètres du modèle (Figure 10-11A).

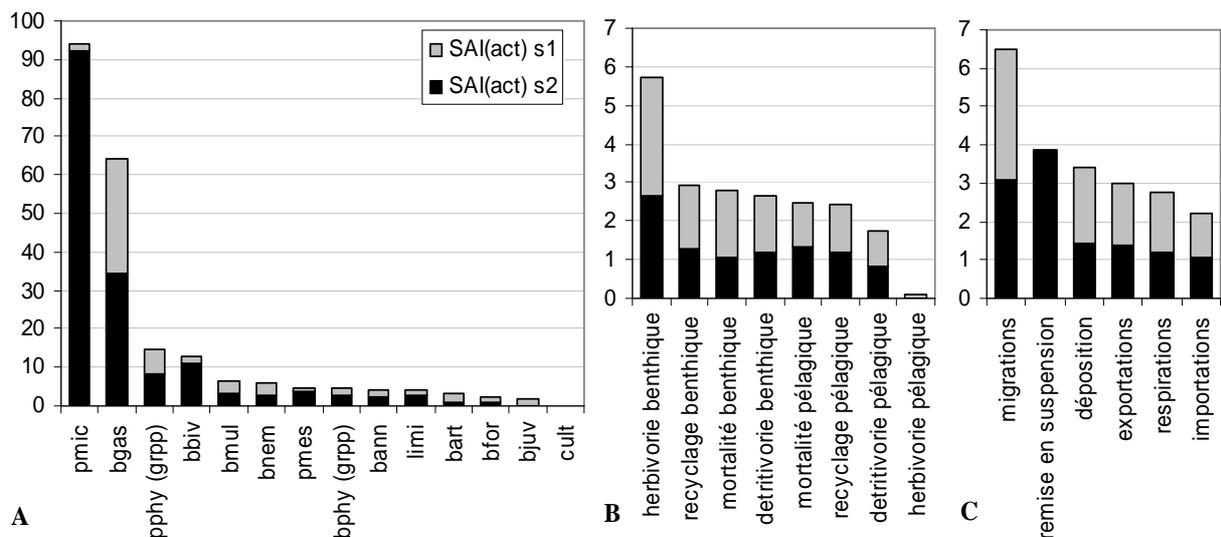


Figure 10-11 Classement des SAI(act) ou sensibilités de chacune des activités par compartiments (A), des mortalités et des activités détritivores, herbivores et de recyclage (B), ainsi que des flux d'exportations ou d'importations du système et des activités de déposition - remise en suspension (C), des plus sensibles aux moins sensibles aux variations de tous les paramètres testés (somme des influences de tous les p sur chaque activité) en été (s1) et en hiver (s2)

En terme de régime alimentaire, il est à noter que l'herbivorie benthique est le régime le plus sensible, et l'herbivorie pélagique, le moins sensible (Figure 10-11B). De manière générale, les **processus benthiques apparaissent plus sensibles que les processus pélagiques**.

Enfin, les migrations sont sensibles en été comme en hiver, tandis que la **remise en suspension est très sensible en hiver** (Figure 10-11C). Les processus de déposition, exportation et respiration sont peu sensibles et les importations sont les processus les moins sensibles aux changements des paramètres du système.

10.3.4.2. Identification des paramètres les plus influents

Un second indice de sensibilité peut être calculé. Le SAI(P) représente la somme des influences sur tous les flux des variations de chaque paramètre (P), c'est-à-dire la **sensibilité du système entier face à ce paramètre** (Figure 10-12). Il permet de mettre en évidence quel paramètre nécessite une estimation plus précise.

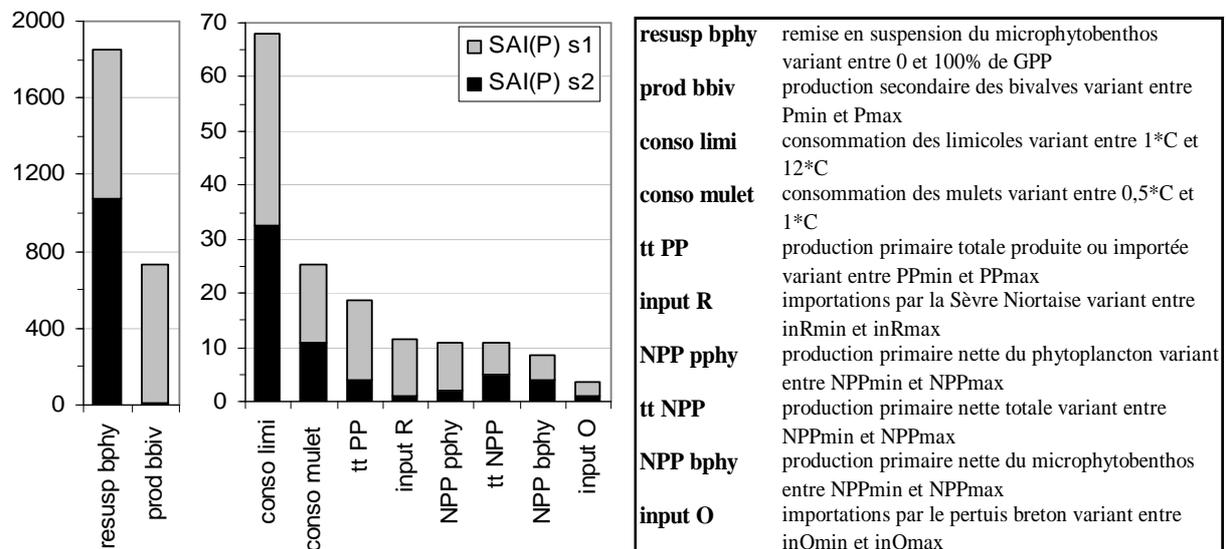


Figure 10-12 Classement par ordre décroissant des SAI(p) explicitant l'influence totale des variations de chacun des paramètres testés (P, légende à droite) sur la sensibilité de tous les flux du système en été (s1) et en hiver (s2)

Dans l'anse de l'Aiguillon, la **remise en suspension** et la **production estivale des bivalves** sont les paramètres les plus influents sur le résultat des flux (Figure 10-12). L'influence de ces deux paramètres sur les différents flux du système a été analysée plus finement (Figure 10-13 et Figure 10-14), de même que l'influence de la consommation par les limicoles (Figure 10-15).

a- Influence de la remise en suspension sur les autres flux

La variation de la **remise en suspension** a été simulée pour des valeurs variant de 0 à 100 % de la biomasse microphytobenthique remise en suspension à chaque marée. Ce paramètre reste encore peu renseigné à ce jour et l'analyse de sensibilité révèle son influence sur tous les autres flux du réseau trophique, notamment sur la **sédimentation du phytoplancton** en été et la **respiration du méso-zooplancton** en hiver (Figure 10-13A).

L'exportation et la production de fèces par les **limicoles** et leurs consommations (en arthropodes, annélides, bivalves et gastéropodes) sont également indirectement influencées par une augmentation de la remise en suspension (Figure 10-13B).

L'exportation et la mortalité du **zooplancton** et la respiration des **micro-organismes** pélagiques sont influencées en moindre mesure (Figure 10-13B).

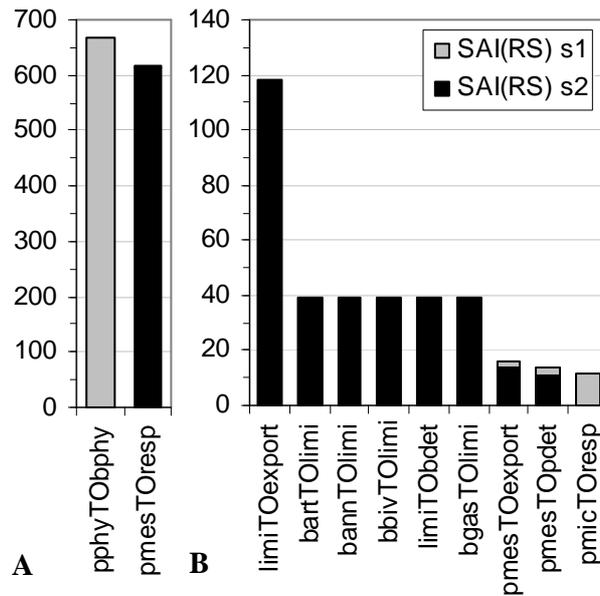


Figure 10-13 Impact cumulé des variations de 0 à 100 % du microphytobenthos remis en suspension sur les flux extrêmement influencés (A) et moyennement influencés (B) en été (s1) et en hiver (s2)

b-Influence de la production des bivalves sur les autres flux

La variation de la **production des bivalves** a été simulée entre son minimum et son maximum mesurés *in situ* (Figure 10-14). Elle apparaît très influente en été sur la **sédimentation du phytoplancton**, mais aussi sur les flux de prédation, respiration, mortalité et production de fèces, et de consommation par les **gastéropodes** (Figure 10-14A). Elle influe également sur la prédation de la méiofaune par les arthropodes et les annélides et des bivalves par les arthropodes.

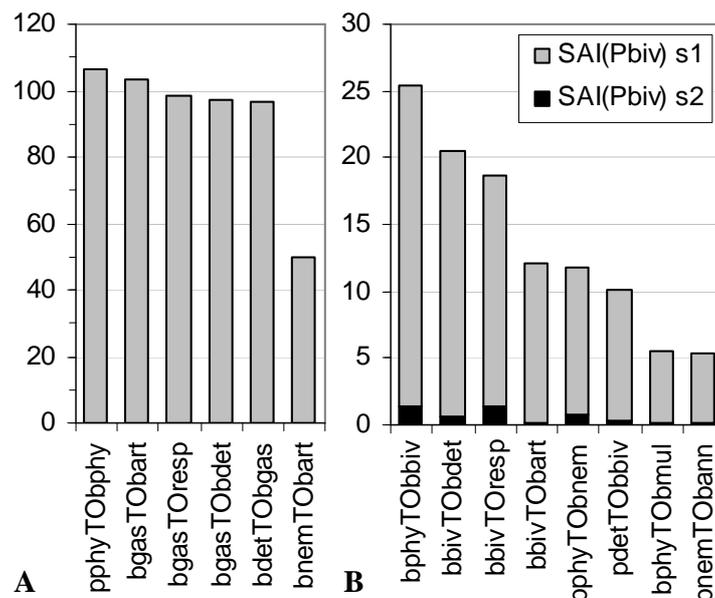


Figure 10-14 Impact cumulé des variations de la production secondaire des bivalves entre son minimum et son maximum sur les flux très influencés (A) et moyennement influencés (B) en été (s1) et en hiver (s2)

Les consommations microphytobenthiques par les bivalves, la méiofaune et les mulets, et détritiques pélagiques par les bivalves sont moyennement influencées par les variations de la production secondaire des bivalves (Figure 10-14B). Les autres paramètres biologiques des **bivalves : mortalité, production de fèces et respiration**, varient également avec la production secondaire. En outre, l'ensemble des données concernant le compartiment des bivalves (incluant pseudo-fèces, respiration et production) influe deux fois plus que la production secondaire seule. L'impact de la respiration et des pseudo-fèces est saisonnier : positif et faible pendant s1 et négatif et fort pendant s2.

c-Influence de la consommation par les limicoles sur les autres flux

La variation de la **consommation par les limicoles** a été simulée entre 1 à 12 fois la consommation estimée par l'équation de Wolff *et al.* (1976) et les dénombrements *in situ* des limicoles (Figure 10-15). L'influence de cette variation est **faible** et affecte principalement leur production de fèces, leur respiration, leur exportation et leur consommation de macrofaune benthique, durant les deux saisons. Elle peut également affecter **l'activité de leurs principales proies** (annélides, bivalves et gastéropodes, Figure 10-15), notamment en modifiant les proportions de leurs régimes alimentaires.

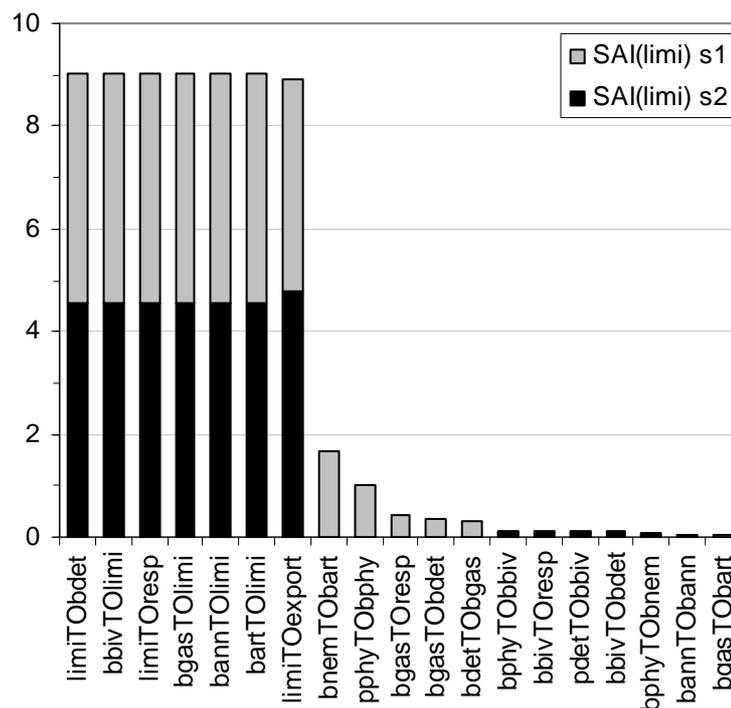


Figure 10-15 Impact cumulé sur les flux moyennement influencés des variations de la consommation alimentaire par les limicoles entre son estimation par l'équation de Wolff *et al.* (1976) et 12 fois cette valeur, en été (s1) et en hiver (s2)

10.4. Discussion

Les diverses hypothèses émises pour construire le modèle *a priori* doivent être gardées à l'esprit pour discuter les résultats. En effet, certains résultats peuvent être des artefacts liés à la méthode elle-même, en particulier au principe de parcimonie (Vézina 1989), qui, lorsque les flux sont mal contraints, mène à des **résultats critiquables** (Niquil *et al.* 1998, Leguerrier *et al.* 2003a). Ainsi, les résultats concernant le microzooplancton (consommation de ce compartiment seulement pendant l'été) peuvent être considérés comme un artefact mathématique lié, en l'absence de données, à une contrainte uniquement annuelle. Le but de l'analyse inverse étant d'estimer des flux inconnus sur la base de toutes les connaissances acquises sur le système, il ne peut y avoir une validation *a posteriori* de ces flux que par l'acquisition de nouvelles données de terrain évaluant directement ces flux. Sans cette procédure classique de **validation du modèle**, les résultats doivent être considérés avec prudence. Les procédures de validation du modèle sont alors indirectes : 1- les **analyses de sensibilité** permettent de révéler les flux sensibles ou mésestimés (par exemple, les flux nuls) et de proposer de prochaines campagnes de mesures, et 2- la **comparaison des résultats** avec des données de la littérature permet de vérifier le réalisme de l'ordre de grandeur des flux estimés (Chardy & Dauvin 1992).

10.4.1. Des processus à préciser

10.4.1.1. Importance du broutage des mulets ?

Le **broutage par les mulets** apparaît être un flux très important dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. Consommateurs principaux du **microphytobenthos** (32 % de la production primaire benthique pendant l'été et 30 % pendant l'hiver) et des **détritus benthiques** (14 et 15 %, en été et en hiver, de la production et de la déposition de détritiques), les mulets représentent une voie d'exportation privilégiée (6 % des exportations totales hors respiration). Cependant, ce compartiment mal connu a été **peu contraint** dans le modèle. Seule une évaluation du broutage par les mulets sur le microphytobenthos de la vasière de Brouage a été intégrée au modèle (Fizzala 2001). Elle conduit à une **surestimation probable du broutage** par les poissons, mais montrerait cependant que la ressource (détritus et microphytobenthos) interne au système n'est **pas limitante** pour les mulets de l'anse de l'Aiguillon.

Les analyses de sensibilité permettent, en revanche, de mieux comprendre le fonctionnement du système. Le SAI (R) a en effet montré l'impact de ces poissons brouteurs sur la **remise en suspension du microphytobenthos**, ainsi que leur **compétition trophique avec les foraminifères et les nématodes** pour la ressource microphytobenthique, menant à un épuisement de ces microalgues pour les annélides dépositives.

La consommation de foraminifères et de nématodes est nulle dans le modèle, ce qui dans le cas des nématodes semble conforme aux observations du régime des mulets puisque leur présence y est considérée comme accidentelle (Laffaille *et al.* 2002).

Il serait donc intéressant d'évaluer : (1) la **densité** réelle de mulets sur la vase, (2) leur **broutage** annuel sur le microphytobenthos (afin d'éviter l'extrapolation faite sur la base des observations générales et des expériences conduites de mars à juin à Brouage), (3) leurs **régimes alimentaires** réels et l'efficacité de la prédation sur la méiofaune, par des observations de contenus stomacaux, comme celles menées sur des juvéniles d'autres espèces de mulets (Albertini-Berhaut 1973) ou dans la Baie du Mont-Saint-Michel pour *Liza ramada* (Laffaille *et al.* 2002).

10.4.1.2. Importance de la remise en suspension du microphytobenthos ?

La remise en suspension du microphytobenthos semble être un paramètre **très influent** sur le système (Figure 10-12). C'était aussi le flux **le plus influencé** (Figure 10-10A), étant impacté par presque tous les paramètres évalués, soit directement *via* la production ou la consommation microphytobenthique (broutages par les mulets et la nématofaune), soit indirectement *via* la consommation pélagique par les bivalves.

Le taux de remise en suspension estimé dans le modèle (b_{phy} / GPP) est **bas en été : 4,6 %, et moyen en hiver 21,3 %**. Ces résultats semblent cohérents avec, d'une part, les conditions météorologiques régissant l'agitation de l'eau et ce qui est connu de la remise en suspension des sédiments cohésifs (Le Hir *et al.* 2000), et, d'autre part, les déterminations taxonomiques du phytoplancton montrant une augmentation de 1 à 50 % de la contribution du microphytobenthos aux communautés pélagiques pendant l'hiver (Guarini *et al.* 2004). Considérant la concentration d'un biofilm égale à $25 \text{ mg Chla.m}^{-2}$, soit $1,25 \text{ gC.m}^{-2}$ (Guarini *et al.* 2000a), la remise en suspension serait de **1,4 et 5,2 biofilms par mois** respectivement en été et en hiver. Si la remise en suspension atteignait son maximum de 1 biofilm remis en suspension par jour, environ $38 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ de microphytobenthos seraient remis en suspension, soit 3 à 4 fois moins que de microphytobenthos consommé par les mulets en été et en hiver, et 5 à 6 fois moins que celui consommé par les foraminifères.

La remise en suspension pourrait donc être **sous-estimée** du fait de cette consommation microphytobenthique élevée par les mulets et les foraminifères. En effet, l'exportation directe du microphytobenthos par remise en suspension peut diminuer au profit d'exportations indirectes *via* les vecteurs biotiques que sont les mulets (Lefevre *et al.* 1999).

Enfin, la remise en suspension dépend également des paramètres de **bioturbation**. En effet, *Hydrobia ulvae* (Orvain *et al.* 2004) et *Scrobicularia plana* (Orvain 2005) ont une activité bioturbatrice qui peut augmenter la remise en suspension dans certaines conditions de consolidation des sédiments cohésifs.

10.4.1.3. *Rôle clé des nématodes dans le réseau trophique benthique*

Les nématodes sont aujourd'hui reconnus comme un compartiment clé pour les communautés benthiques (Gerlach 1971), au niveau détritique (Escaravage *et al.* 1989), dans le transfert du matériel vers les niveaux trophiques supérieurs (Coull 1990), et dans le fonctionnement du réseau trophique (Leguerrier *et al.* 2003a).

Nos résultats confirmeraient le rôle clé des nématodes dans le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. En effet, les analyses de sensibilité ont révélé **l'impact des nématodes sur l'organisation trophique du système**, soulignant l'intérêt d'une étude précise de la **dynamique des populations** de nématodes comme celle menée à Brouage par Rzeznik-Orignac *et al.* (2003). Par son rôle principal en tant qu'intermédiaire entre les niveaux trophiques (Schmid-Araya *et al.* 2002), la méiofaune ne doit pas être omise dans l'étude des réseaux trophiques des vasières intertidales. Les nouveaux modèles conceptuels se doivent donc de ne pas agréger la méiofaune à tout autre compartiment benthique.

10.4.1.4. *Difficultés liées à l'évaluation de la production macrofaunique*

Les compartiments de macrofaune étant consommés par les limicoles et les juvéniles de poissons, il est essentiel d'en connaître la **production secondaire**, qui exprime à la fois les biomasses disponibles et leur renouvellement. Cependant, la production secondaire est **très variable** d'un site à l'autre, d'une année sur l'autre et surtout selon les saisons (les variations saisonnières étant souvent masquées par une moyenne annuelle). Chez les espèces longévives, la productivité (P/B) varie également selon le nombre de classes d'âge et l'importance relative de chaque cohorte (Bachelet 1982). Dans la littérature, la plupart des valeurs de P/B considèrent la production comme une variation de biomasse de la population elle-même et n'incluent donc pas le terme d'élimination « E » tenant compte des variations d'effectifs de la population (Bachelet 1982). Or, du point de vue d'un réseau trophique, le terme de production considère **l'élimination** comme la production certes perdue par la population elle-même, mais surtout gagnée soit par les niveaux trophiques supérieurs (**prédation**), soit par les détritus (**mortalité naturelle**).

Seule la **production secondaire des bivalves** a été estimée en tenant compte de cette élimination durant les deux saisons sur l'anse de l'Aiguillon (chapitre 5). Elle a été encadrée par son maximum et son minimum dans les deux stations d'étude. Pour les autres taxons, des inégalités ont été

imposées sur les compartiments de macrofaune avec une gamme de données prises dans la littérature la plus large possible. Ces inégalités permettent à la fois de tenir compte de la **forte variabilité de la productivité macrofaunique** et de palier à la sous-estimation probable de la production secondaire liée à l'omission du terme d'élimination dans de nombreuses études. Cependant elles peuvent induire une **saturation des contraintes** (c'est-à-dire le calage du modèle sur les valeurs limites, conséquence du principe de parcimonie), comme la production maximale atteinte par le compartiment des arthropodes. Ce problème mathématique révèle l'intérêt de l'acquisition de données *in situ* pour la production et l'élimination de chacun des compartiments.

10.4.2. Un système peu contrôlé par les prédateurs supérieurs

Dans l'anse de l'Aiguillon, les niveaux trophiques supérieurs semblent avoir **peu d'impact** sur le fonctionnement de l'écosystème. En effet, les **activités** des limicoles et des juvéniles de poissons plats sont **les plus basses du système**. Cependant, même si les flux de carbone impliquant les oiseaux sont faibles (en valeur absolue de carbone consommé et exporté), leur impact sur les populations de macrofaune peut être important en valeur relative de biomasse de proies consommées par rapport aux proies disponibles (Meire *et al.* 1994a).

10.4.2.1. Consommation absolue des limicoles

Les consommations calculées pour les limicoles de l'anse de l'Aiguillon suivent l'équation des **besoins métaboliques de base** de Wolff *et al.* (1976), tenant compte des biomasses individuelles mesurées par Zwarts *et al.* (1990b). D'autres méthodes (Pienkowski *et al.* 1984, Kersten & Piersma 1987) calculent des consommations pouvant atteindre jusqu'à **dix fois celles calculées** par l'équation de Wolff *et al.* (1976). Cependant, les analyses de sensibilité ont montré que, même multipliée par 12, la consommation de la macrofaune par les limicoles a **peu d'impact sur les autres flux** calculés par analyse inverse, excepté sur les flux de prédation par les juvéniles de poissons, dont le régime alimentaire mal connu s'adapte dans le modèle en fonction des ressources laissées disponibles par le compartiment des limicoles.

A l'échelle annuelle sur un mètre carré moyen, la consommation par les limicoles estimée sur l'anse de l'Aiguillon ($0,311 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) est inférieure à celles observées dans les autres sites d'hivernage des limicoles (selon la revue des consommations en $\text{kJ.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ réalisée par Moreira (1997) et par conversion $0,021 \text{ gC} = 1 \text{ kJ}$) : $1,48 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans l'estuaire du Grevelingen et $1,8 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans l'estuaire Oosterschelde, $2,16 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans l'estuaire du Tage, $2,15 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en Mer des Wadden, $2,94 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans la lagune de Langebaan, et très inférieure aux consommations exceptionnelles observées sur le Banc d'Arguin ($6,04 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) ou dans les estuaires de la Tees ($7,62 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et de l'Ythan ($18,14 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Moreira 1997).

10.4.2.2. Impact des limicoles sur les populations d'invertébrés

Deux types de données sont nécessaires pour évaluer l'impact de la prédation d'oiseaux sur des populations de proies : la consommation des proies par les oiseaux et aussi la production des populations de proies (Moreira 1997). Bien que le rapport Prédation/Production soit un meilleur indice, c'est souvent le **pourcentage du stock de macrofaune consommée par rapport au stock disponible** qui est utilisé (Meire *et al.* 1994a).

Nous avons donc comparé ce pourcentage dans l'anse de l'Aiguillon, estimé à 2 % en été et 5 % en hiver, avec ceux fournis dans la littérature. Alors que l'huître pie consomme entre 30 et 37 % de sa population de proies (principalement des coques) dans l'Estuaire Oosterschelde (Meire *et al.* 1994a) et que le peuplement avicole hivernant dans l'Estuaire du Tage consomme 12 % de la production des invertébrés benthiques (dont 45 % de *Scrobicularia plana*, notamment par broutage des siphons non évalué dans notre étude) (Moreira 1997), les bécasseaux variables consomment 3 à 6 % du macrobenthos durant leur pic migratoire d'octobre et seulement 1 à 2 % durant les autres mois (soit moins de 10 % du P/B annuel de *Hediste diversicolor*) dans la mer Baltique du sud (Dierschke *et al.* 1999a).

10.4.2.3. Disponibilité, accessibilité et profitabilité des ressources pour les limicoles

L'activité principale des limicoles sur la vasière est leur **alimentation** (Burger *et al.* 1996). Si certaines études ont montré que les oiseaux ne contrôlaient pas systématiquement les populations de leurs proies benthiques (Wilson & Parker 1996), d'autres observaient soit un **impact substantiel** sur leurs proies invertébrées (Daborn *et al.* 1993, Dierschke *et al.* 1999a, Masero *et al.* 1999, Zharikov & Skilleter 2003), soit une **capacité d'accueil** de l'habitat intertidal inférieure aux besoins nutritionnels de leurs populations (Smart & Gill 2003). Ainsi, sur la vasière proche de Brouage, Boileau & Corre (comm. pers.) ont montré qu'à mesure que le stock en gros annélides diminuait, les limicoles se nourrissaient d'annélides de plus en plus petits.

Cependant, outre ce **contrôle « top-down »** possible des populations de limicoles sur les populations de leurs proies benthiques, un **contrôle « bottom-up »** des proies sur leurs prédateurs est possible en fonction de leur **disponibilité, accessibilité et profitabilité** (Zwarts & Wanink 1984, Backwell *et al.* 1998). En effet, si notre modèle simplifié du réseau trophique ne tient pas compte de ces paramètres, nous pouvons argumenter nos résultats au regard de nos connaissances sur **l'enfouissement** des proies selon leur taille et leur poids en fonction des saisons (voir chapitre 4). Ainsi, le bécasseau variable *Calidris canutus* ne se nourrit que de proies enfouies à moins de 2 à 3 cm de profondeur (Zwarts & Blomert 1992) et la densité du courlis *Numenius arquata* diminue pendant l'hiver en fonction de l'enfouissement des proies (Boileau, com. pers.).

En effet, les **bivalves peuvent s'enfouir** jusqu'à 20 cm de profondeur pour *Scrobicularia plana* et 10 cm pour *Macoma balthica* pendant la saison hivernale, mais ne dépassent jamais les 5 cm de profondeur pour *Cerastoderma edule*, *Abra tenuis* et *A. nitida* (chapitre 4). Sur la station d'Esnandes, 48 à 75 % des *S. plana* et 52 à 92 % des *M. balthica* sont enfouis à moins de 3 cm de profondeur respectivement en hiver et en été (chapitre 4). Cependant, comme il existe une corrélation significative entre la taille des individus et leur profondeur d'enfouissement, cette fraction accessible est représentée par des individus moins grands, mais dont la partie non-ingestible est plus faible. La fraction d'une population de bivalves profitable aux bécasseaux maubèches atteint seulement 13,5 % de la population totale (Zwarts *et al.* 1992).

Dans le modèle présent, toute la production macrobenthique est considérée comme disponible, accessible et profitable pour les oiseaux, ce qui représente une légère surestimation du stock consommable, surtout en hiver (chapitre 8). Cependant, les analyses de sensibilité ont montré que la consommation par les limicoles, même multipliée par 10, n'a que peu d'effet sur le fonctionnement du réseau trophique. Il semble donc que la fraction de macrofaune consommable par les limicoles soit suffisante pour soutenir les populations en hivernage et en estivage sur l'anse de l'Aiguillon.

10.4.2.4. Régime alimentaire opportuniste des limicoles

En outre, le modèle prévoit une **consommation préférentielle de bivalves**, dont la production secondaire est élevée. Ceci est confirmé par les données de la littérature, le bécasseau maubèche *Calidris canutus* consommant une majorité de bivalves (Zwarts & Blomert 1992) et la barge à queue noire *Limosa limosa* 98 % de *Scrobicularia plana* (Moreira 1994), et par des observations locales, sur le site de Brouage, le pluvier argenté *Pluvialis squatarola* consommant 60 % de bivalves pendant l'hiver 2001/2002 (Boileau & Corre comm. pers.). Cependant, d'autres compartiments sont également prélevés, comme des annélides (Boileau & Corre comm. pers.), des crabes (Turpie & Hockey 1996) des gastéropodes *Hydrobia ulvae* (Dekinga & Piersma 1993).

Le Bécasseau variable *Calidris alpina*, qui est le limicole dominant en terme d'effectifs sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon, a un régime alimentaire varié. En effet, il consomme des annélides dans le Wash (Turpie & Hockey 1996) et dans la Baie de Königshafen (avec des crevettes *Crangon crangon* au printemps (Nehls & Tiedemann 1993)), des bivalves et des gastéropodes (Dekinga & Piersma 1993), ainsi que l'amphipode *Corophium volutator* (Mouritsen 1994) et, en moindre mesure, des vers oligochètes dans l'Estuaire de la Severn. Le Bécasseau variable est donc **plus opportuniste que sélectif** et a des ressources alimentaires variées (Dierschke *et al.* 1999a) en fonction de leur disponibilité saisonnière (Mouritsen 1994).

De même, pour les barges à queue-noire *Limosa limosa*, espèce emblématique de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon, bivalves et annélides prédominent dans les fèces récoltés dans l'estuaire du Tage (Moreira 1994). Dans la baie de Cadix, les barges à queue-noire, les courlis et les chevaliers gambettes consomment préférentiellement *Hydrobia ulvae*, les barges rousses consomment à la fois *Hediste diversicolor* et *Hydrobia ulvae*, et les pluviers argentés sélectionnent plutôt *Hediste diversicolor* et *Diopatra* (Perez-Hutardo *et al.* 1997). Scheiffarth (2001) a observé que les barges rousses consomment préférentiellement des annélides et que seuls les mâles ingèrent 20 % de bivalves au printemps.

Ainsi, les régimes alimentaires observés sont **fortement liés à la disponibilité des proies et à leur taux de production**, les flux de consommation des limicoles estimés ici par analyse inverse et leur sensibilité reflètent donc par construction du modèle cette dépendance vis-à-vis des proies.

10.4.2.5. *Impact de la conchyliculture sur la consommation des limicoles ?*

L'impact de la conchyliculture sur les compartiments benthiques a été étudié en baie de Marennes-Oléron, du point de vue des peuplements de malacofaune (Sauriau *et al.* 1989) et de foraminifères (Bouchet *et al.* soumis) et du point de vue des flux trophiques (Leguerrier *et al.* 2004). Cependant, aucune étude locale ne s'est encore interrogée sur l'impact de telles activités sur les populations de limicoles et sur le renouvellement de leurs ressources alimentaires. Diverses études, au Pays de Galles et dans l'estuaire du Wash (Atkinson *et al.* 2003, Caldow *et al.* 2003) ont montré un impact positif de la mytiliculture sur les populations de limicoles. En effet, les bécasseaux maubèches fouillent plus facilement la **vase molle présente sous les structures conchyloles** (Nehls & Tiedemann 1993). Cependant, sur l'anse de l'Aiguillon comme sur la vasière de Brouage (Meunier & Boileau, comm. pers.), peu de limicoles se risquent sous les bouchots ou les tables à huîtres, qui sont des zones caractérisées par des sédiments mous, une visibilité réduite et un dérangement élevé.

10.4.2.6. *Impact des juvéniles de poissons sur les bivalves*

Les autres prédateurs supérieurs du modèle sont les **juvéniles de poissons**, qui comme les limicoles, **consomment préférentiellement des bivalves** dans les résultats du calcul. Contrairement aux limicoles, et suivant leur cycle de vie respectif, les juvéniles de poissons **consomment plus pendant l'été** que pendant l'hiver. La fraction totale de la biomasse en bivalves consommée par les juvéniles de poissons atteint 12 % en été et 6 % en hiver. Ces résultats ne peuvent être discutés en tant que tels, mais s'appuient sur le rôle reconnu des vasières intertidales en tant que zone de **nourriceries** pour les juvéniles de poissons du golfe de Gascogne (Dorel & Désaunay 1991, Guérault *et al.* 1996), d'une part, pour ses ressources alimentaires variées et de productivité élevée et, d'autre part, pour ses caractéristiques d'habitats (Le Pape *et al.* 2003a, Le Pape *et al.* 2003b). En effet, les juvéniles de

poissons peuvent également chasser la méiofaune (Castel & Lasserre 1982, Marinelli & Coull 1987, Amara & Bodin 1995). Si le flux de consommation de la méiofaune par les juvéniles de poissons a été estimé comme nul, il peut s'agir d'un biais lié au principe de parcimonie, qui tend à réduire le nombre de flux possibles aux nombres de flux nécessaires à la résolution du système sous les contraintes imposées par l'état des connaissances. Toutefois, en l'absence de contrainte sur le régime alimentaire des juvéniles de poissons, toute la consommation est reportée sur les bivalves, qui selon leur faible influence sur les flux ' - to bjuv' **n'apparaissent pas être une ressource limitante** pour les juvéniles de poissons.

10.4.2.7. *Faible efficacité de transfert vers les niveaux trophiques supérieurs*

L'observation du niveau trophique des prédateurs supérieurs est un moyen pour évaluer leur impact potentiel sur le réseau trophique. Ainsi, les limicoles et les poissons ont un niveau trophique respectif de 3,11 et 3 au cours des deux saisons, mais leur **efficacité de transfert trophique**, du niveau 3 au niveau 4, est **extrêmement faible** sur l'anse de l'Aiguillon (0,06 %) comparé aux représentations classiques de chaîne alimentaire, où l'efficacité atteint 6 à 20 % (Frontier & Pichod-Viale 1991). Ces ordres de grandeur se retrouvent cependant pour les efficacités de transfert des niveaux 1 à 2 (27 %) et 2 à 3 (5,89 %). En outre, l'efficacité de transfert trophique (TE) des juvéniles de poissons semble être inférieure à celle des limicoles. Pendant l'été, saison durant laquelle les poissons sont les prédateurs supérieurs dominants, le TE atteint seulement 0,04 %, tandis que pendant l'hiver, où les limicoles dominent, le TE atteint 0,11 %. Ces faibles efficacités de transfert trophique confirment l'impact limité des prédateurs supérieurs et infirment l'hypothèse selon laquelle la capacité d'accueil des prédateurs supérieurs serait atteinte sur l'anse de l'Aiguillon. En effet, **la situation d'équilibre atteinte par le modèle ne peut conduire à court terme à un épuisement des stocks de proies pour les limicoles**. En outre, les marais adjacents à l'anse de l'Aiguillon constituent pour les limicoles des zones avantageuses en terme de repos, mais également, dans le cas des claires ou petits bassins, en terme de nourrissage, comme cela a déjà été montré dans les marais salants par Masero *et al.* (2000).

10.4.3. *Comparaison du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon avec d'autres par l'analyse des réseaux*

10.4.3.1. *Un système importateur net, mais productif en qualité*

La **production nette** (NSP) du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon est **négative** annuellement et pour les deux saisons, tout comme celles des estuaires de l'Océan Indien (estuaire du Kromme (Baird *et al.* 1991, Baird & Ulanowicz 1993) et estuaire du Swartkops (Monaco & Ulanowicz 1997)), de la baie de Chesapeake (Baird *et al.* 1991, Sandberg *et al.* 2000) et de la vasière

de Brouage (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006). L'anse de l'Aiguillon semble être un système très **importateur de matière**, notamment *via* le Pertuis Breton (presque 20 fois plus que *via* la Sèvre Niortaise). Cependant, 91 % de la matière importée *via* le Pertuis Breton est détritique (contre 60 % *via* la Sèvre Niortaise). Les importations apparaissent supérieures en période estivale. L'anse de l'Aiguillon semble donc caractérisée par une **saison estivale d'accumulation des détritiques**. Ces résultats surprenants mettent en relief la nécessité de mieux estimer les apports dans l'anse de l'Aiguillon, et d'affiner les conditions aux limites dans les modèles hydrodynamiques déjà existants, notamment par des mesures précises de débit et de teneur en matière organique particulière de la Sèvre Niortaise.

En revanche, la valeur **très élevée** de la **production nette de qualité** (NSQP), entre celle exceptionnelle de l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaïm 2003) et celle de Brouage (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006), indique que la **matière produite et exportée est de qualité**. En effet, si les poissons et les limicoles exportent peu en terme de flux absolu de carbone, ils exportent une matière de très haute qualité en terme de coefficient d'exergie (lié à la complexité génétique des compartiments). Ces exportations de qualité très élevée sont maximales en été, contrairement au réseau trophique de Brouage, où l'exportation de qualité se fait *via* la production conchylicole hivernale (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006). Les exportations sont en outre plus enrichies en phytoplancton (21 %) et en microzooplancton (7 %) pendant l'été que pendant l'hiver (seulement 17 % de phytoplancton). Concernant les importations, seuls 28 % de la matière importée sont utilisés par l'écosystème benthique de l'anse de l'Aiguillon, alors que 54 % sont utilisés par celui de la Baie de Saint-Brieuc (Chardy *et al.* 1993). La production primaire benthique est également élevée. Au total, les gains annuels de qualité représentent 304 % des entrées annuelles de qualité et chaque saison présente également une production nette de qualité dans l'anse de l'Aiguillon. Cependant, l'enrichissement en matière de qualité pendant l'été est en partie lié à l'artefact mathématique induisant une exportation de microzooplancton uniquement pendant cette saison et aux contraintes insuffisantes sur certains compartiments, comme celui des poissons phytophages. Nous retiendrons toutefois que toutes les **variations de biomasse vivante sont positives** pendant l'été, excepté pour la population de gastéropodes, par ailleurs très variable au cours de l'analyse de sensibilité. Ce système est donc **un système saisonnièrement et annuellement productif de qualité**.

10.4.3.2. *Diversité des ressources et de leur utilisation*

D'après Baird & Ulanowicz (1993), l'efficacité de production primaire (PEff ou utilisation directe du carbone issu de production primaire) est négativement corrélée au rapport Détritivorie / Hétérotrophie (D/H). En effet, sur l'anse de l'Aiguillon, le rapport D/H est faible, proche de ceux mesurés dans les baies de Chesapeake (Baird *et al.* 1991) et du Delaware (Monaco & Ulanowicz

1997), et l'efficacité de production primaire est élevée, supérieure à celles des autres estuaires et baies. Ce résultat suggère l'existence d'une grande **diversité d'utilisation de la ressource**, et d'une **grande diversité de la ressource** elle-même. En effet, un rapport D/H faible est indicateur à la fois d'une production en déficit ($P_{eff} < 1$, nécessitant des apports allochtones en ressources primaires) (Odum 1969), mais aussi d'une dominance de l'utilisation des ressources primaires sur les ressources détritiques (Rybarczyk & Elkaïm 2003). Différentes sources de matière sont connues dans les pertuis et dans l'anse de l'Aiguillon elle-même, selon qu'elles proviennent des rivières ou cours d'eau (phytoplancton estuarien), du Pertuis Breton (phytoplancton néritique), ou de la vasière elle-même (microphytobenthos) (Guarini *et al.* 2004).

10.4.3.3. *Un nombre de niveaux trophiques faible*

Le **nombre de niveaux trophiques**, stable au cours des saisons, est **faible** par rapport aux autres systèmes. De même, les niveaux trophiques moyens apparaissent relativement faibles. Par exemple, les régimes alimentaires des poissons plats (bjuv) et brouteurs (bmul) sont stables et peu diversifiés au cours des saisons (exclusivement des bivalves pour « bjuv » et un mélange microphytobenthos et détritus pour « bmul »).

Ce nombre bas de niveaux trophiques (N_{TL}) dans le réseau de l'anse de l'Aiguillon (comme à Brouage, par rapport aux autres systèmes) pourrait être en partie lié à **l'agrégation des bactéries et des détritus** dans un même compartiment, car dans la plupart des systèmes présentés, les bactéries pélagiques libres sont séparées (Baird *et al.* 1991, Baird & Ulanowicz 1993, Monaco & Ulanowicz 1997, Sandberg *et al.* 2000). Cependant, les modèles de Rybarczyk & Elkaïm (2003), Brando *et al.* (2004) et Heymans *et al.* (2004), ne contenant pas de compartiment bactérien séparé, présentent au moins 5 niveaux trophiques. Avec seulement 4 niveaux trophiques, l'anse de l'Aiguillon est donc caractérisée par une majorité de flux de consommation des producteurs primaires et des détritus et peu de carnivorie, ceci allant de pair avec les faibles efficacités de transfert des niveaux supérieurs.

10.4.3.4. *Un système peu conservatif, rapide et peu stressé*

L'utilisation de l'indice de recyclage de Finn (FCI) pour des comparaisons de systèmes est plus discutable (Allesina & Ulanowicz 2004) car il exprime la proportion de matière recyclée dans le système, et non le nombre et la longueur de ces cycles eux-mêmes. Or, l'importance de la matière recyclée dans les cycles les plus longs ne doit pas être négligée (Whipple 1999). Cependant la comparaison des FCI permet d'évaluer l'efficacité de conservation de la matière particulaire (Monaco & Ulanowicz 1997). De faibles valeurs de FCI traduisent une **faible efficacité de conservation de la matière particulaire** dans le réseau trophique.

En outre, la proportion de matière recyclée (FCI) peut être utilisée pour évaluer la stabilité d'un système et son assujettissement aux stress extérieurs. En effet, un FCI élevé peut être lié à des

rétroactions positives contribuant à la **stabilité des écosystèmes**, inversement corrélée au temps de récupération de système (Vasconcellos *et al.* 1997), ou 2- à des **perturbations des systèmes** contribuant à augmenter le temps de transfert de la matière et son recyclage (Baird & Ulanowicz 1989, Baird *et al.* 1991). Ces deux hypothèses ne sont pas forcément incompatibles, puisque des conditions de stress peuvent augmenter l'adaptation de l'écosystème. Sur l'anse de l'Aiguillon, le FCI est plus élevé que dans des systèmes particuliers comme des lagunes ou des upwellings, mais relativement bas par rapport aux autres systèmes, tels que les estuaires, suggérant un **faible stress du système** (Baird & Ulanowicz 1989).

En outre, la **faible efficacité de conservation de la matière** est confirmée par la longueur moyenne des chemins de transfert du carbone (APL). Celle-ci est faible dans l'anse de l'Aiguillon, comme à Brouage, notamment en été, et signifie que la **matière qui entre dans le système** traverse peu de compartiments et **en sort donc rapidement**.

10.4.3.5. Une grande variété d'échanges avec l'extérieur, et un système peu spécialisé

La capacité de développement (C) d'un système exprime d'une part la quantité d'information transitant à l'intérieur du système, c'est-à-dire l'ascendance (A), et d'autre part la redondance (R) et les échanges avec l'extérieur ou « overheads » (O) liés aux importations, aux exportations, aux respirations (Ulanowicz 1997). Le rapport A/C (ou ascendance relative) offre donc une information quant à l'importance de ces échanges et de la redondance. Au contraire, l'ascendance relative interne (A_i/C_i) exclut les échanges avec l'extérieur (Ulanowicz & Norden 1990). La différence entre ascendance interne (A_i) et capacité de développement interne (C_i) correspond donc uniquement à la redondance (R). La comparaison entre l'ascendance relative (A/C) et l'ascendance relative interne (A_i/C_i) représente alors la variété des échanges, physiques ou écologiques, du système avec l'extérieur (Baird *et al.* 1991). La différence entre A/C et A_i/C_i dans l'anse de l'Aiguillon atteint 11,3 % durant les deux saisons. Cette différence élevée indique que le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon fonctionne grâce à une **grande variété des échanges avec l'extérieur**, plus que les systèmes d'upwellings ou d'estuaires, comme le Kromme (Monaco & Ulanowicz 1997), le Swartkops (Baird *et al.* 1991, Baird & Ulanowicz 1993), l'Ems (Baird & Milne 1981) ou l'Ythan (Baird & Ulanowicz 1993), et moins que la vasière de Brouage (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006). L'anse de l'Aiguillon aurait donc une **grande capacité d'adaptation aux facteurs externes**.

L'ascendance apporte en outre des informations quant au **degré d'organisation ou de spécialisation** du système (Ulanowicz 1986), puisque plus l'ascendance est élevée, plus le système est spécialisé (Ulanowicz 1997). En effet, la tendance évolutive naturelle d'un système tend vers une plus grande spécialisation, avec des cycles plus efficaces et donc une Ascendance plus élevée. La quantité de matière échangée peut également être une indication de la résilience et du niveau de réserve du

système (Heymans *et al.* 2002). Les faibles valeurs d'A/C, observées dans l'anse de l'Aiguillon, indiquent donc que **le système est moins spécialisé** que celui de la vase de Brouage (Leguerrier 2005, Degré *et al.* 2006), de la mer Baltique (Baird *et al.* 1991, Sandberg *et al.* 2000, Ortiz & Wolff 2002b), ou des estuaires de l'Ems (Baird & Milne 1981) et de l'Ythan (Baird & Ulanowicz 1993).

10.4.3.6. Un réseau trophique peu mûre

L'interprétation de **l'ascendance en terme de maturité** a été discutée (Christensen 1995). Selon Ulanowicz (1986), Baird *et al.* (1991) et Ulanowicz & Abarca-Arenas (1997) la maturité, au sens donné par Odum (1969), est liée à l'ascendance. Une augmentation de l'ascendance est structurellement liée à une **richesse spécifique plus élevée**, une plus **grande conservation de ressources** dans le système et une tendance vers la **spécialisation trophique**. Ainsi, en absence de perturbation majeure, les écosystèmes tendraient à augmenter leur ascendance. Cependant la relation entre maturité et stabilité a été fortement discutée par Christensen (1995), pour qui l'ascendance est négativement corrélée à la maturité. L'indice de maturité proposé par Perez-España & Arregun-Sanchez (1999) est soit positivement (à l'équilibre) soit négativement (après des simulations par Pérez-España & Arregun-Sanchez 2001) corrélé à la stabilité. L'interprétation de cet indice étant délicate, la maturité du système de l'Aiguillon et celle des autres sites a été évaluée par une observation couplée des rapports : production primaire / biomasse (NPP/B) et production primaire / respiration (GPP/R), recommandée par Odum (1969). La combinaison de ces deux indices suggère que **le système de l'anse de l'Aiguillon est relativement peu mûre** (moins mûre que celui de Brouage et que ceux des autres systèmes côtiers).

La maturité des écosystèmes dépend également de la quantité de matière organique accumulée et recyclée, de la complexité du système et de son niveau d'organisation, ainsi que de la richesse spécifique et de la diversité de niches écologiques (Frontier & Pichod-Viale 1991). Elle peut être évaluée par interprétation des différentes **structures de diagrammes rang - fréquence** (Frontier & Pichod-Viale 1991). Dans l'anse de l'Aiguillon (voir chapitre 4), les diagrammes rang - fréquence des espèces ont montré un système légèrement dominé par trois espèces de mollusques (*Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*). En outre, au sein du taxon des annélides, trois espèces de polychètes dominent le peuplement (*Hediste diversicolor*, *Nephtys hombergii* et *Neanthes succinea*). Cette dominance démontre la **faible maturité du système**, par rapport au système de Brouage dont le diagramme rang - fréquence est plus équilibré (Kang 1999), en concordance avec les conclusions apportées par le faisceau d'indices de réseau (NPP/B, GPP/R et A/C).

10.5. Conclusion

La subdivision du modèle en deux saisons a permis de distinguer des **flux saisonniers de carbone sur un mètre carré de vasière intertidale**, qu'un modèle annuel masquerait, comme dans les modèles précédemment réalisés à Brouage (Leguerrier *et al.* 2003a, Leguerrier *et al.* 2004). Le fonctionnement général du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon apparaît cependant **relativement homogène entre les saisons** (les deux saisons sont beaucoup plus contrastées sur la vasière de Brouage). Il est **dominé par l'activité des compartiments détritiques**, mais les résultats du modèle ont également révélé de fortes activités d'autres compartiments.

Ainsi, le **microphytobenthos** est un compartiment très actif. En outre, l'analyse de sensibilité a révélé que sa **remise en suspension** est à la fois le paramètre le plus influent sur les résultats du modèle et le flux le plus sensible aux changements des autres paramètres. Il apparaît donc essentiel de l'estimer plus finement par des mesures *in situ*.

La **consommation par les poissons** mérite également des estimations plus précises. En effet, les résultats du modèle ne reposent que sur trop peu de contraintes pour affirmer que la production secondaire n'est pas limitante pour les juvéniles de poissons plats se nourrissant à la surface des vasières de l'anse de l'Aiguillon. En outre, la consommation de détritiques et de microphytobenthos par les mulets semble surestimée, alors que celle des nématodes est estimée nulle. Pourtant, les **nématodes** sont connus pour entrer dans le régime alimentaire des mulets, et sont en outre très actifs dans le modèle. Ils consomment une grande part des détritiques, mais n'apparaissent consommés que par les annélides. La part de la nématofaune dans les régimes alimentaires des poissons et de la macrofaune benthiques doit également faire l'objet de nouvelles études.

L'activité des **limicoles** est en revanche très faible (en terme de flux de carbone) dans le modèle. Même si la consommation mériterait d'être estimée *in situ*, les premières estimations et les simulations d'augmentation de la consommation influent peu sur le système. En effet, seule l'activité de leurs proies augmente. La proportion de proies consommées sur le stock de proies disponibles (2 % en été et 5 % en hiver) est faible, même si elle peut doubler si on ne tient compte que du stock accessible. Les limicoles sembleraient donc exercer un **contrôle « top-down »** de leurs proies et notamment des **bivalves**, en régulant les stocks de juvéniles et en stimulant ainsi les recrutements (ce qui concorde avec les reproductions étalées dans le temps, les fortes éliminations et la grande variabilité de la production secondaire des bivalves), mais du fait de leur opportunisme, les limicoles subissent également un **contrôle « bottom-up »** d'un point de vue de la sélectivité des proies, selon leur disponibilité, leur accessibilité et la variabilité de leur production secondaire.

Le débit total du système, c'est-à-dire la somme de tous les flux de carbone au sein du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon, met en exergue les **propriétés intrinsèques** du système : une **importation nette de détritiques par l'océan** et une prédominance de la **production primaire benthique** sur la production primaire pélagique liée à la turbidité élevée. Le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon est donc un **système plus benthique pour la production mais benthopélagique pour les échanges**. « La pompe de marée » définie par (Odum 1980) fournit des apports d'énergie qui augmentent la productivité, exportent la matière vers les eaux côtières (par « outwelling ») et favorisent la chaîne alimentaire détritique. En effet, la **détritivorie** est le régime alimentaire dominant durant les deux saisons.

Les indices de production et les indices de réseau font également apparaître les **propriétés émergentes** du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. Le système est très productif et marqué par une **exportation nette de qualité** (notamment *via* les poissons et les limicoles de coefficients d'exergie élevés) et une **production primaire efficace**, le système produisant presque autant de micro-algues que nécessaire aux consommateurs primaires, mais respirant plus qu'il ne produit. Le réseau trophique est également **peu complexe**, avec seulement 4 niveaux trophiques et des chemins de transfert du carbone très courts (moins de deux compartiments traversés en moyenne). Il est caractérisé par un **recyclage moyen** du carbone de l'ordre de 15 %.

Enfin, le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon semble **peu mature**. D'après l'analyse des fonctions-buts, le système est encore **peu spécialisé**, avec une **grande diversité d'utilisation de ressources**, une stabilité moyenne, et une grande **variété des échanges avec l'extérieur** exerçant son adaptabilité aux stress extérieurs.

L'analyse de réseau permet donc de comprendre le fonctionnement de chaque saison et le stade d'évolution du système (Baird & Heymans 1996), mais aussi de comparer le fonctionnement général du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon à ceux d'autres systèmes, l'anse de l'Aiguillon apparaissant comme **un système moins complexe et moins mûre que les différents réseaux trophiques modélisés** utilisés dans notre comparaison.

Cette étude souligne donc à la fois **l'intérêt du couplage saisonnier** pour modéliser les réseaux trophiques, à condition d'avoir assez d'information sur le fonctionnement saisonnier des populations, et **l'utilité des indices d'analyse de réseau** comme outils de comparaison de différents systèmes.

Conclusion
générale

- Conclusion générale

-1. Objectifs de la thèse

L'objectif principal de ce travail de recherche était de comprendre la structure spatiale et temporelle des peuplements de mollusques et de limicoles et leur place au sein du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon. Il s'agit en effet de la **première étude intégrée du fonctionnement du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon**. Après une synthèse préalable des données bibliographiques sur les caractéristiques géo-morpho-sédimentaires (Chapitre 1) et socio-économiques du site (Chapitre 2), cette étude s'est attachée à actualiser et compléter les données concernant les principaux facteurs édaphiques et trophiques (Chapitre 3) pouvant influencer sur les peuplements de macrofaune benthique. En outre, alors que les travaux anciens sur la macrofaune de l'anse étaient fragmentaires (de Montaudouin & Sauriau 2000) et surtout centrés sur la description des activités mytilicoles de la baie (Mahé 1994), nous avons réalisé le **premier état des lieux complet des peuplements benthiques** et présenté celui des peuplements de mollusques (Chapitre 4). Enfin, notre approche spatio-temporelle à la fois **quantitative** par l'estimation des biomasses en mollusques (Chapitre 4), des productivités des bivalves (Chapitre 5) et des consommations des limicoles (Chapitre 8) et **qualitative** par l'étude des corrélations entre les répartitions des limicoles et des mollusques (Chapitre 7) ou par l'analyse des flux trophiques possibles par traçage isotopique naturel (Chapitre 9) a permis de fournir des contraintes suffisantes à la construction d'un modèle de réseau trophique (Chapitre 10).

La conclusion générale présente tout d'abord les principaux résultats obtenus concernant la structure spatio-temporelle des sédiments, des mollusques et des limicoles et les conclusions fonctionnelles apportées par l'approche de réseau trophique. Un éclairage quant aux facteurs pouvant influencer la capacité d'accueil est ensuite présenté. Enfin, des perspectives de recherche et de suivi par les gestionnaires de la Réserve Naturelle sont proposées.

-2. Synthèse des principaux résultats

-2.1. L'anse de l'Aiguillon

Notre analyse bibliographique a permis de rappeler la morphogénèse de cette baie macrotidale à sédimentation active qu'est l'anse de l'Aiguillon, et qui a conduit à la formation de 5 entités géomorphologiques fortement liées à l'hypsométrie (Chapitre 1). Ce site, qui a été largement poldérisé au cours du XIX^{ème} siècle, fait aujourd'hui l'objet d'**usages relativement raisonnés** (mytiliculture, pêche, tourisme) en équilibre avec l'objectif de conservation et de préservation de la **Réserve**

Naturelle (Chapitre 2).

Les **sédiments** sont relativement homogènes dans le temps et l'espace. Constitués de limons peu argileux ou de vases très limoneuses et peu sableuses, ils sont riches en eau et en matière organique (Chapitre 3). Toutefois, notre étude a montré l'**intérêt de prendre en compte la variabilité spatiale et la forte saisonnalité** de certains facteurs, tels que la salinité de l'eau interstitielle (maximale entre mai et octobre) et la teneur en chloropigments (maximale entre mai et août).

-2.2. *La malacofaune benthique*

Nous avons mis en évidence l'influence significative de la durée d'émersion, du diamètre moyen des sédiments et de la salinité de l'eau interstitielle sur la répartition des biomasses sèches sans cendres en mollusques (Chapitre 4). En fonction de ces trois principaux facteurs, **différents peuplements ou faciès** ont pu être mis en évidence. Outre le peuplement à *Abra nitida-Sternaspis scutata* uniquement localisé dans les vases pures des fonds de chenaux, le peuplement à *Macoma balthica* domine les peuplements de mollusques avec 3 différents faciès : le faciès à *Scrobicularia plana* est lié à une émersion longue sur toute la haute slikke, le faciès à *Cerastoderma edule* à des apports en sables depuis la pointe de l'Aiguillon sur la moyenne slikke vendéenne et le faciès à *Corophium volutator* à de fortes dessalures dans le bas estuaire de la Sèvre Niortaise.

Les **stocks de mollusques sont peu diversifiés mais très abondants** avec plus de 11 000 tonnes de masse fraîche non décoquillée sur les 37,45 km² de l'anse. Toutefois, seuls 10 à 14 % de cette biomasse sèche sans cendres sont ingestibles et profitables aux plus petits limicoles (Chapitre 4). La biomasse sèche sans cendres en mollusques disponibles atteint 3 % de ce stock, dont les $\frac{3}{4}$ sont situés sur la haute slikke ou représentés par *Scrobicularia plana*.

Nous avons donc étudié plus précisément les **populations de bivalves de la haute slikke** et mis en évidence les différentes périodes de recrutement chez *Scrobicularia plana*, *Abra tenuis* et *Macoma balthica* (Chapitre 5). Les effectifs de ces populations sont très variables et subissent de **fortes éliminations**, en partie attribuable à la prédation par les limicoles. Nous avons pu montrer que 27 ± 8 % de la biomasse disponible en bivalves est accessible à l'ensemble des limicoles et 97 % à ceux ayant un long bec. Une fraction de cette biomasse accessible est également ingestible et profitable. Elle représente, en mars 2002, 15,5 tonnes de masse sèche sans cendres en bivalves consommables par les limicoles à bec court, 32,7 tonnes en bivalves consommables par les limicoles à moyen bec, 353 tonnes en bivalves consommables par les limicoles à long bec et 13,4 tonnes en hydrobies consommables par tous (Chapitre 8). De manière générale, ces stocks consommables ont augmenté en octobre 2002.

-2.3. Les peuplements de limicoles

Les limicoles sont en moyenne 41 000 en hivernage sur l'anse de l'Aiguillon (Chapitre 6). Ce site est donc un site d'accueil d'**importance internationale** en termes d'effectifs totaux de limicoles, mais aussi pour cinq espèces particulières : l'Avocette élégante, la Barge à queue noire, le Bécasseau variable, le Pluvier argenté et le Bécasseau maubèche (Deceuninck & Mahéo 2000). Ces cinq espèces représentent avec le Courlis cendré, la Barge rousse et le Chevalier gambette 92 % des effectifs de limicoles hivernants sur l'anse de l'Aiguillon.

La **diminution des effectifs de Barges à queue noire** sur l'anse de l'Aiguillon entre 1986 et 1992 s'est faite ressentir sur les effectifs de limicoles hivernant sur tout le littoral français et même sur l'ensemble de la population de la voie migratoire Est-Atlantique, démontrant l'intérêt d'étudier les populations de limicoles à toutes les échelles spatiales. Depuis, les effectifs de Barges observés entre 2000 et 2006 sur l'anse de l'Aiguillon ont **ratrapé les effectifs maximaux observés en 1980**, confirmant le caractère temporaire de la perturbation de la population sur le site. De plus, la population de Barges à queue noire a bénéficié de remaniements entre différents sites d'accueil du littoral Centre-Ouest, tels que ses effectifs ne dépendent plus presque exclusivement de ceux présents sur la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (Chapitre 6).

La phénologie des migrations des espèces présentes sur l'anse de l'Aiguillon est complexe. L'accueil des limicoles se fait principalement **en hivernage** entre novembre et mars, mais de nombreux **pics migratoires de différentes sous-espèces** sont observés en mai et en octobre. En outre, nous avons observé des **différences significatives de répartition** entre les Bécasseaux variables, en groupes denses sur toute la surface de la baie, les Bécasseaux maubèches, en petits groupes dont la localisation varie entre les hivers, les Avocettes élégantes et les Barges, en groupes serrés principalement le long du chenal de Marans (Chapitre 7). Leur répartition paraît en grande partie aléatoire, comme le suggère la théorie de la « **distribution libre idéale** » des oiseaux dans leur habitat (Fretwell & Lucas 1970). Toutefois, environ 8, 6 et 4 % de variabilité des densités de limicoles sont expliqués respectivement par la **salinité** de l'eau interstitielle des sédiments, la biomasse en **coques** et le **diamètre moyen des sédiments**, notamment du fait de la localisation des Avocettes sur les bords de chenaux et de groupes de Barges dans des zones sablo-vaseuses.

L'analyse bibliographique de l'écologie alimentaire des limicoles a permis de rappeler que les limicoles ont un régime alimentaire très diversifié, mais principalement **benthivore** (Chapitre 8). Nous avons pu confirmé ce régime préférentiel sur l'anse de l'Aiguillon au moyen de l'analyse isotopique du carbone et de l'azote contenus dans leur sang (Chapitre 9). L'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ dans leurs plumes (tectrices et rectrices) a également confirmé que les limicoles se nourrissent sur des proies benthiques intertidales au moment de leur mue, mais que les **stratégies alimentaires des limicoles sont plus individuelles que spécifiques**.

-2.4. *Fonctionnement du réseau trophique*

Nous avons également mis en évidence une très **forte variabilité spatiale, inter-annuelle et saisonnière** des signatures isotopiques des producteurs primaires (avec un enrichissement en ^{15}N du microphytobenthos), intégrée par les consommateurs primaires benthiques (Chapitre 9). En outre, **des variations saisonnières et ontogéniques des signatures** isotopiques ont été observées chez les bivalves *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*, et chez les polychètes omnivores *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii*, les individus les plus grands étant enrichis de 2 à 3 ‰ en ^{15}N par rapport aux plus petits.

Les estimations des flux saisonniers de carbone sur un mètre carré de vasière intertidale au moyen d'un modèle résolu par analyse inverse a mis en évidence la **dominance de l'activité des compartiments détritiques**, une **importation nette de détritiques par l'océan** et une prédominance de la **production primaire benthique** sur la production primaire pélagique liée à la turbidité élevée (Chapitre 10). Le réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon est donc un **système très productif**, plus benthique pour la production mais benthopélagique pour les échanges, car il est **exportateur net de qualité** (notamment *via* les poissons et les limicoles de coefficients d'exergie élevés). Le réseau trophique est également **peu complexe, peu mature et peu spécialisé**, avec une **grande diversité d'utilisation de ressources** permettant une stabilité moyenne.

-3. *Fluctuations de la capacité d'accueil*

Nous avons pu montrer que la notion confuse de **capacité d'accueil** dépend à la fois des paramètres de dynamique des populations (Chapitre 6) et des nombreux facteurs anthropiques et environnementaux qui les contraignent (Chapitre 7). Toutefois, nous avons montré, par notre approche corrélatrice entre les répartitions spatiales des sédiments, des mollusques et des limicoles (Chapitre 7), que les **contrôles « bottom-up »** sont plus qualitatifs (selectivité des proies) que quantitatifs. En outre, les **contrôles « top-down »** des limicoles sur leurs proies et notamment sur les **bivalves**, en régulant les stocks et en stimulant ainsi les recrutements, semblent avoir un impact également faible. En effet, les estimations des consommations des limicoles (Chapitre 8) et l'analyse de sensibilité des flux de carbone impliquant les limicoles (Chapitre 10) ont permis de conclure à une **activité faible des limicoles** dans le système et à une **large capacité d'accueil** des vasières de l'anse de l'Aiguillon pour ces oiseaux d'eau en terme de ressource alimentaire benthique.

Cependant, la capacité d'accueil ne dépend pas seulement de la quantité ou de la qualité des ressources alimentaires. Ainsi, il est souvent difficile de déterminer les **causes d'un changement** d'effectifs dans un site donné, car elles sont multiples et s'exercent à différents niveaux : local (par exemple, en cas de changement de gestion du site), régional (au niveau de plusieurs sites d'hivernage ou d'estivage) ou total (lorsque les effectifs totaux de la population fluctuent). Les espèces les plus

diversifiées dans leur habitat ou leur alimentation (par exemple le Courlis cendré qui a un grand panel de proies potentielles, selon Lambeck *et al.* 1989) et les moins sensibles au dérangement (contrairement aux Barges et aux Bécasseaux maubèches, selon Le Dréan Quenec'dhu *et al.* 1994) subissent moins de fluctuations d'effectifs.

L'utilisation des **limicoles comme bio-indicateurs de changements globaux** de l'état des zones humides est donc très intéressante mais parfois trop sensible. En effet, les limicoles sont caractérisés par une faible productivité, une longue durée de vie, un fort dimorphisme sexuel et un plumage nuptial important chez les mâles (Piersma & Baker 2000). Parfaitement adaptés à de longs vols migratoires (endurance, stockage d'énergie, orientation), ils ont cependant une spécialisation trophique, métabolique, immunitaire et génétique, et sont fidèles à certains types d'habitats sur leurs sites d'hivernage ou de nidification, ce qui les rend **vulnérables** en cas de perte d'habitat (Goss-Custard 1977a, Evans *et al.* 1979, Lambeck *et al.* 1989, Goss-Custard *et al.* 1994, Burton *et al.* 1995).

En effet, les limicoles subissent l'impact de l'intensification de l'agriculture dans leurs aires de nidification qui réduit la prise énergétique avant la ponte et augmente la vulnérabilité des poussins (Baines *et al.* 1991). Dans les aires d'hivernages, la **perte d'habitats** pour les limicoles résulte, en général, en une augmentation des densités d'oiseaux dans les zones restantes. Dans ces zones, la compétition s'intensifie en conséquence de la diminution des ressources disponibles et de l'augmentation des interférences entre oiseaux (Sutherland & Goss-Custard 1991). A moyen terme, si la capacité d'accueil du nouveau site est atteinte, les limicoles dominés ou juvéniles sont forcés d'utiliser les zones les plus pauvres et subissent de fortes mortalités (Sutherland & Goss-Custard 1991). Des redistributions des limicoles se font également vers d'autres sites ou d'autres estuaires (Figure 0-1). Pour les limicoles en étapes migratoires sur ces sites, dont certaines zones ont été perdues et d'autres sur-exploitées, la perte d'habitat peut avoir un impact sur la phénologie de leur migration. En effet, pour les limicoles qui nichent dans l'Arctique, la migration pré-nuptiale est particulièrement réglée dans le temps. Cependant, ils ont besoin de stocker des graisses et d'augmenter leur masse musculaire non seulement en vue de la migration longue distance mais également pour s'assurer d'un possible manque de ressources sur l'aire de nidification (Evans *et al.* 1991). Ainsi, l'arrivée sur un site sur-exploité peut entraîner des retards dans les migrations et parfois des échecs dans la nidification (Figure 0-1).

Le **réchauffement climatique** peut également être responsable de nombreux changements dans les populations d'oiseaux (Archaux 2003) : aires de distribution, stratégies migratoires, traits d'histoire de vie et interactions interspécifiques, comme dans les populations de macrofaune benthique (Glémarec 1988) : distributions latitudinales et bathymétriques, survie et reproduction.

Si nous avons montré que les populations de limicoles dénombrées en France ont tendance à augmenter, traduisant donc la bonne **qualité des sites d'accueil français** par rapport aux autres sites

d'accueil de la voie migratoire Est-Atlantique où les effectifs ont tendance à diminuer (Wetlands-International 2005), la majorité des populations de limicoles côtiers déclinent partout dans le monde (International Wader Study Group 2003). Or la plupart des espèces de limicoles côtiers hivernent sur des zones humides telles que les estuaires, les marais et les vasières intertidales. La surface de ces zones a également tendance à diminuer dans le monde, face aux projets côtiers d'extension urbaine, à la réutilisation d'espaces abandonnés (comme les marais salés, selon Goss-Custard & Yates 1992) et à l'élévation du niveau de la mer liée au réchauffement climatique (Crooks 2004). Il est donc essentiel de **comprendre quels sont les facteurs qui minimisent l'accès aux zones de nourrissage et aux zones de repos** pour les limicoles, et de limiter ceux liés à l'activité humaine (Dias *et al.* 2006). En effet, la réduction des habitats des limicoles affecte la capacité d'accueil des sites d'hivernage, que ce soit la réutilisation de marais salants (Goss-Custard & Yates 1992) ou la perte de reposoirs (Tubbs *et al.* 1992, Burton *et al.* 1995, Dias *et al.* 2006). Dias *et al.* (2006) ont modélisé l'effet de la création de nouveaux sites de repos pour les limicoles du Tage et recommandé leur création pour augmenter le potentiel d'accès aux vasières adjacentes et par conséquent la capacité d'accueil du site.

La réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon étant un **site d'importance internationale** pour l'accueil des limicoles, il paraît essentiel de comprendre quels sont les facteurs influant sur sa capacité d'accueil et par conséquent sur les fluctuations des effectifs de limicoles hivernants. Cependant, l'évaluation de la capacité d'accueil d'un site dépend fortement de la gestion du site et de l'état de conservation de la population totale. Elle n'est intéressante que si elle répond à des **questions de gestion** (Goss-Custard *et al.* 2002). Ainsi, nous pouvons nous demander **quel serait l'impact de :**

- 1- la réduction de la surface des espaces protégés de la Réserve Naturelle
- 2- la création ou la suppression d'autres Réserves Naturelles à l'échelle régionale
- 3- la fermeture de l'anse en cas de progression des pointes sableuses et de comblement complet
- 4- l'augmentation des surfaces immergées en cas de réchauffement climatique
- 5- la réduction des surfaces de vasières nues en cas de prolifération de *Spartina anglica*
- 6- l'éloignement des reposoirs en cas de sédimentation de la baie à long terme
- 7- la modification du cortège faunistique en cas de réchauffement climatique ou d'invasion biologique
- 8- l'infestation par des parasites du cycle mollusques-limicoles
- 9- l'exploitation humaine des ressources benthiques
- 10- la pollution diffuse ou catastrophique
- 11- la gestion des marais alentours (démoustication, fauche et pâturage)
- 12- l'activité cynégétique aux abords de la Réserve Naturelle
- 13- ou du dérangement lié aux activités mytilicoles et à la pêche des civelles

sur la capacité d'accueil du site pour les limicoles hivernants ?

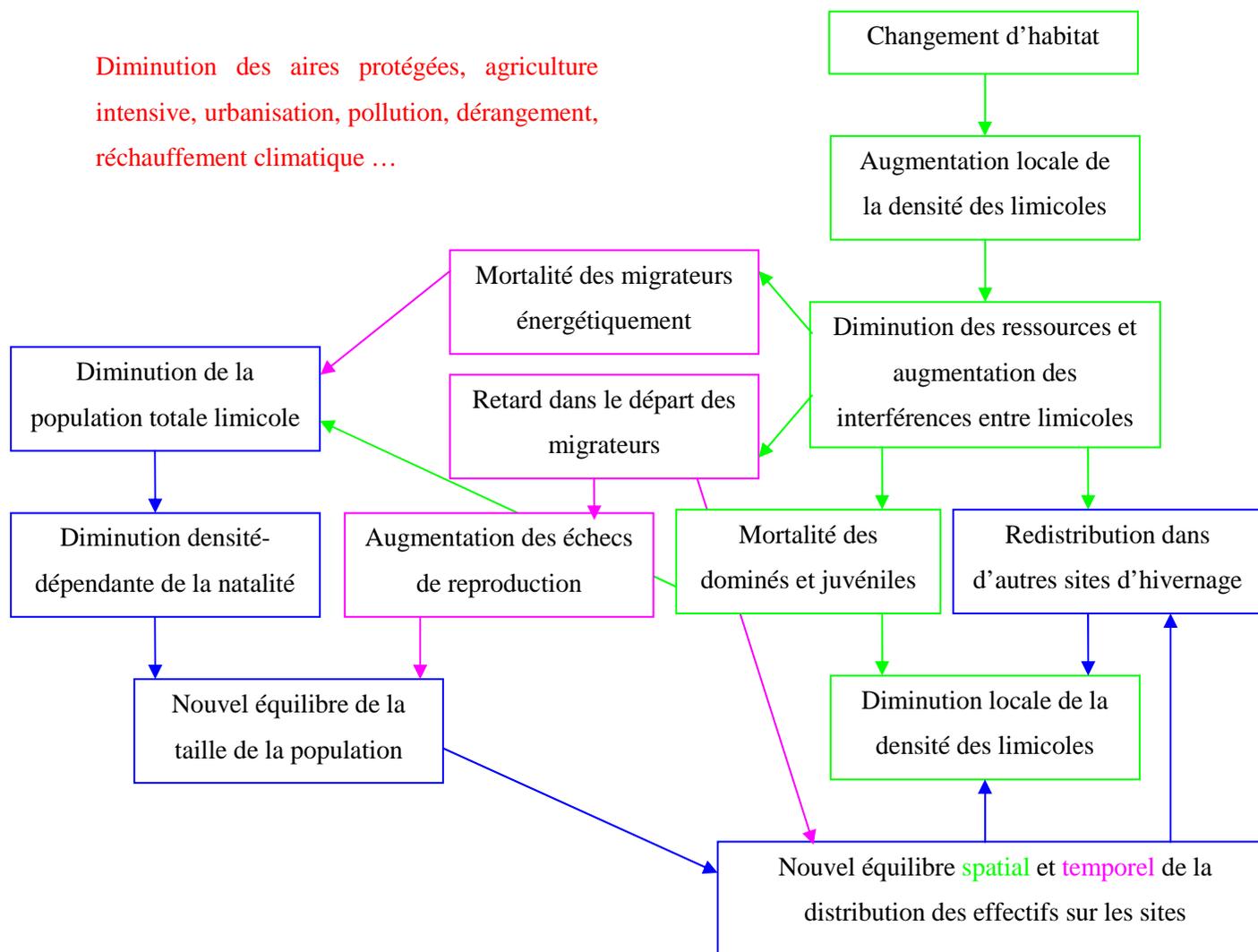


Figure 0-1 Impact de différentes perturbations (éclair rouge) sur l'habitat et ses conséquences sur les limicoles (remaniements d'effectifs, modification des traits de vie)

-4. Perspectives de recherche

-4.1. La signature isotopique d'espèces bio-indicatrices

Notre étude a montré que la position des limicoles, au sommet du réseau trophique, leur confère un rôle potentiel d'intégrateurs des processus sous-jacents, à l'échelle écosystémique. Il est donc possible d'utiliser **la composition en isotopes stables des limicoles et de la macrofaune benthique comme indicateur relatif du fonctionnement trophique** des vasières intertidales. En effet, la composition en isotopes stables de ces oiseaux dépend de l'ensemble des voies de transferts de la matière aux niveaux inférieurs du réseau trophique. Ainsi, si une même espèce utilise différentes voies de transferts selon la saison, l'âge, le site (aire d'hivernage ou de nidification) ou si des perturbations environnementales modifient ces voies de transferts ou les signatures de ces ressources trophiques (pollution), alors sa composition isotopique est susceptible d'intégrer une variabilité temporelle ou spatiale élevée. Nous avons montré par exemple que la macrofaune benthique intégrait les changements environnementaux, marqués d'abord dans les producteurs primaires puis les consommateurs primaires et enfin les consommateurs secondaires. L'utilisation de l'analyse isotopique à des niveaux trophiques plus élevés (macrofaune-oiseaux) permettrait donc d'obtenir une **image globale et intégrée dans le temps et l'espace des transferts de matière au sein du réseau trophique**, en masquant toutefois une partie de la variabilité saisonnière et/ou spatiale intra-écosystème. Des comparaisons des compositions isotopiques entre plusieurs sites ou à plusieurs périodes de l'évolution d'un système permettraient de mettre en évidence des modifications de transferts de matière suite à une perturbation (pollution, espèce invasive ou changement climatique par exemple). En effet, un impact à la base du réseau trophique (modification qualitative ou quantitative des ressources primaires) peut avoir des conséquences sur les niveaux supérieurs (contrôle « bottom-up »), tandis qu'une modification au niveau des échelons supérieurs (diminution ou augmentation de la prédation) aura des conséquences sur les niveaux inférieurs (contrôle « top-down »).

En outre, la facilité de conservation et la faible variabilité de la signature isotopique des plumes (Thomson *et al.* 1995) et des tissus formolés (Sarakinis *et al.* 2002), permettrait **l'utilisation de collections d'échantillons à grande échelle spatiale et temporelle pour répondre aux problématiques scientifiques actuelles relatives à l'impact de la restauration des milieux ou du changement climatique global.**

-4.2. Amélioration du modèle de réseau trophique par analyse inverse

Notre approche saisonnière des flux de carbone dans le réseau trophique pourrait aujourd'hui être complétée par une approche **spatialisée** en fonction des différentes zones définies par les peuplements macrobenthiques, les productivités primaires et les temps de nourrissage des limicoles. De plus, les analyses de sensibilité ont mis en évidence la nécessité d'évaluer plus précisément les biomasses microphytobenthiques remises en suspension, la consommation par les poissons plats et les mulets et la place des foraminifères et des nématodes dans le réseau trophique.

Notre **approche comparative** par les indices d'analyse de réseau devrait être renouvelée pour comparer le fonctionnement de différents systèmes dominés par les bivalves (Dame 1996), afin de proposer un classement de la qualité, de la stabilité ou de la maturité de ce type d'écosystèmes.

En outre, des **améliorations mathématiques** de la méthode de l'analyse inverse devraient être apportées par les modélisateurs afin d'obtenir non plus une solution unique mais une solution moyenne avec un intervalle de confiance sur l'estimation des flux.

Enfin, l'une des perspectives de notre travail serait de réaliser un **modèle de réseau trophique basé sur les $\delta^{13}\text{C}$** , afin d'évaluer les flux de carbone assimilés entre chaque compartiment trophique, comme cela a récemment été fait par Eldridge *et al.* (2005) ou Van Oevelen (2006) au moyen de l'analyse inverse.

-5. Gestion de la réserve et propositions de suivi

-5.1. Objectifs de gestion de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon

Le but des gestionnaires des deux Réserves Naturelles de la baie de l'Aiguillon est d'évaluer la **valeur patrimoniale globale du site** et de définir des **objectifs communs de gestion** (Meunier & Joyeux 2003). Ces objectifs, définis à moyen et long terme, sont de quatre types. 1- Tout d'abord, les objectifs de **conservation** des habitats, des espèces et du patrimoine consistent à maintenir et / ou restaurer les habitats et les ressources terrestres et aquatiques essentiels aux espèces emblématiques de la réserve et entretenir les éléments paysagers du site. 2- Les objectifs de **recherche et d'amélioration des connaissances** font appel à des inventaires et des suivis écologiques à long terme, et à des programmes scientifiques d'amélioration des connaissances sur le fonctionnement du site. 3- Les objectifs de **valorisation** de la Réserve Naturelle à l'échelle locale, régionale et nationale nécessitent une exploitation durable de ses ressources, une intégration de sa gestion dans les différentes instances politiques et une sensibilisation du public à la protection de ces espaces. 4- Les objectifs de **surveillance** sont relatifs à la bonne application des décrets de création de la Réserve Naturelle et au contrôle des infractions constatées (Meunier & Joyeux 2003).

-5.2. Propositions de suivi

Nos résultats sur les paramètres des sédiments de l'anse de l'Aiguillon nous permettent de proposer un **suivi vicennal ou tricennal de la granulométrie**, mais des études complémentaires devraient être entreprises pour comprendre la **mobilité des sédiments** (apports des sables par les Pointes de l'Aiguillon et Saint-Clément et mouvement de mollusques à la surface des vasières). En outre, la mise en place de sondes mesurant **quotidiennement la salinité** permettrait d'évaluer les apports d'eau douce par la Sèvre Niortaise et les principaux chenaux jusqu'à présent méconnus, ainsi que leurs conséquences sur les assemblages d'espèces et la productivité des communautés faunistiques (endofaune et épifaune) et floristiques (phytoplancton, microphytobenthos et macrophytes) de l'anse de l'Aiguillon. Des mesures de nutriments dans le bas estuaire de la Sèvre Niortaise apporteraient également des informations intéressantes pour comprendre le fonctionnement du réseau trophique.

Du point de vue des **peuplements macrobenthiques**, il est aujourd'hui nécessaire d'intégrer les résultats sur la structure spatio-temporelle des **autres taxons** et notamment des polychètes et des crustacés. Le suivi de la dynamique des populations de proies pourrait être également élargi à ces taxons.

Toutefois, un **plan d'échantillonnage stratifié réalisé 5 fois dans l'année** serait un meilleur compromis par rapport aux cartographies saisonnières systématiques et au suivi mensuel de dynamique des populations. Ainsi, sur chacune des strates hypsométriques et de chaque côté de l'anse, un échantillonnage sur différentes classes de distances pour permettre une analyse géostatistique pourrait être mis en place en août (au passage des premiers migrateurs et en période de reproduction de la macrofaune benthique), en octobre (à l'arrivée des hivernants et en dernière période d'installation des larves de macrofaune benthique), en janvier (moment du comptage européen des effectifs maximaux de limicoles en hivernage et en première période d'installation des larves de macrofaune benthique), en mars (au départ des hivernants et en première période d'installation des larves de macrofaune benthique) et en mai (au passage des derniers migrateurs et en période de reproduction de la macrofaune benthique). En outre, il serait maintenant intéressant d'étudier **l'enfouissement** des bivalves sur les deux cycles de marée d'un cycle jour-nuit, ainsi que la capacité de dispersion des larves de bivalves notamment chez *Scrobicularia plana*. Une étude de la longueur des **siphons** pourrait également être entreprise pour tenter d'évaluer cette production secondaire somatique supplémentaire et la part de celle-ci dans le régime alimentaire des limicoles. Pour les autres espèces proies, plus mobiles tels les polychètes et les crustacés endogés, des observations des galeries par imagerie (scanner) pourraient être réalisées pour déterminer leur accessibilité par les limicoles. Des expérimentations d'exclusion des prédateurs pourraient aussi être mises en place pour évaluer la mortalité par prédation des bivalves et des autres taxons.

En outre, il semble essentiel de coupler les études de la macrofaune benthique à des études de **comportement alimentaire des limicoles** (focales et répartition spatiale), afin d'étudier leur réponse aux changements de disponibilité et d'accessibilité des proies au cours des saisons ainsi qu'à la compétition spatiale et trophique que peuvent exercer les canards de surface et les Tadornes de Belon. Pour l'étude de la répartition et de l'activité de nourrissage des limicoles pendant toute la durée d'un cycle de marée, seule l'utilisation de caméras et de l'analyse d'images permettrait de définir un temps de présence des limicoles en chaque point de l'anse de l'Aiguillon et des zones préférentielles de nourrissage, tout en tenant compte des rythmes tidaux et nycthéméraux. En outre, des mesures de taux de picorage, de taux de prise énergétique et de bol alimentaire seraient des informations intéressantes pour améliorer l'estimation de la consommation des proies par les limicoles. Enfin, la qualité des reposoirs pourrait également être évaluée ainsi que l'impact des différentes sources de dérangement pour les limicoles hivernants.

Annexes

- Annexes

-1. Les zones humides

-1.1. Définition et typologie des zones humides

Selon l'article premier de la **Convention de Ramsar** (datée de 1971, en Iran), « les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres ». Selon l'article 2 de la **Loi sur l'eau** (datée de 1992, en France), « on entend par zone humide les terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire ; la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année ». Ainsi les zones humides **continentales**, constituées de zones d'eaux dormantes (étangs, mares ...) ou courantes (fleuves, ruisseaux ...), et de zones inondables (marécages, plaines alluviales ...) ou hygromorphes (roselières, tourbières ...), peuvent être distinguées des zones humides des **domaines littoraux et océaniques**. Ces dernières comprennent les « archipels, îles et îlots ; baies, criques, golfes et lagunes ; bancs, dunes littorales et plages de sable ; bras-morts et bras de mer de faible profondeur ; deltas et estuaires ; falaises maritimes et plages de galets ; mangroves et récifs coralliens ; et marais côtiers, salants, salés ou saumâtres ».

-1.2. Diverses fonctions remarquables des zones humides

Les zones humides sont des **milieux de vie** tout d'abord remarquables pour leur biodiversité. De nombreuses espèces végétales et animales y sont inféodées. Ce sont des lieux d'**abri**, de **nourrissage** et de **reproduction** pour de nombreuses espèces. Elles constituent également des étapes **migratoires**, des lieux de reproduction ou d'hivernage pour de nombreuses espèces d'oiseaux aquatiques et de poissons. En France métropolitaine, les zones humides ne couvrent que 3 % du territoire, mais hébergent un tiers des espèces végétales remarquables ou menacées, la moitié des espèces d'oiseaux et la totalité des espèces d'amphibiens et de poissons (IFEN 2006).

Les zones humides participent également à la **régulation du débit** des cours d'eau. Elles atténuent les crues, préviennent les inondations et soutiennent l'étiage grâce à leur capacité de stockage de l'eau. Associant cette capacité à celle de restituer progressivement de grandes quantités d'eau, elles permettent l'**alimentation des nappes d'eau** souterraines et superficielles. Enfin leurs riches biocénoses sont de plus en plus utilisées pour leurs propriétés d'**épuration** de l'eau (stations de lagunage).

Des zones humides dépendent de nombreuses **activités économiques**, telles que la pisciculture la pénéculture, et la conchyliculture, la pêche et la saliculture, ou encore la production d'osier ou de tourbe. Indirectement, par leur qualité paysagère, les zones humides sont devenues le lieu de nouvelles activités **touristiques ou récréatives** (baignade, navigation, visites guidées, restauration...). Elles sont des lieux de détente, de découverte et de loisirs, et constituent un **patrimoine social et culturel** propice à la préservation des activités récréatives ancestrales, telles que la chasse ou la pêche.

-1.3. Une productivité et une biodiversité élevées

Les zones humides regroupent les **écosystèmes les plus productifs** de la planète : de 1,3 g matière sèche.m⁻².j⁻¹ dans les lacs tempérés et 1,6 g matière sèche.m⁻².j⁻¹ dans les étangs tempérés et les littoraux, à 5,5 g matière sèche.m⁻².j⁻¹ dans les marais tempérés et 16 g matière sèche.m⁻².j⁻¹ dans les estuaires, mangroves, et récifs (http://fr.wikipedia.org/Zone_humide). Elles sont également parmi les **milieux naturels les plus riches** du monde. Avec une surface mondiale réduite (0,8 %), les zones humides douces dénombrent tout de même 2,4 % des espèces connues, tandis que les zones humides marines et les mers représentent 70,8 % de la superficie mondiale pour 14,7 % des espèces connues (McAllister *et al.* 1997 in http://fr.wikipedia.org/Zone_humide). Si les espèces terrestres représentent 77,5 % des espèces connues, on estime que 10 % seulement des espèces existantes sont connues, les espèces terrestres étant mieux connues (car plus facilement observées) que les espèces aquatiques. Sous nos climats tempérés, les zones humides sont donc d'une grande biodiversité. Elles fournissent l'eau et la nourriture à **quantité d'espèces**, dont certaines, caractéristiques des zones humides, sont **remarquables** : Alose feinte, Althénie filiforme, Cistude d'Europe, Butor étoilé, Courlis cendré, Fritillaire pintade, Glaérole à collier, Grassette, Héron crabier, Linaigrette gracile et Loutre.

-1.4. Une anthropisation massive d'un patrimoine en danger

Du fait de leur **productivité considérable**, les zones humides ont été **attractives pour l'Homme**. Ainsi, la majeure partie des populations humaines vit depuis des dizaines de milliers d'années près des côtes, des estuaires ou des fleuves. Les zones côtières accueillent près de 3,4 milliards d'individus (soit 66 % de la population mondiale vivant à moins de 60 km d'une côte, les deux tiers des très grandes villes y étant situées). C'est 75 % de la population mondiale qui pourraient y vivre en 2030 (MOST 2000, Ministère de l'Environnement 2002).

L'eau est omniprésente dans les traditions culturelles et sociales, et cette **ressource** a longtemps été considérée comme intarissable. Ces milieux offrent en outre de nombreuses ressources commerciales (zones portuaires, pêcheries), industrielles (zone de nombreux rejets) et récréatives (tourisme balnéaire, nautisme, pêche) (IFEN 2006).

Depuis **l'urbanisation et l'industrialisation** massives des 200 dernières années, ces milieux ont subi de nombreuses modifications et dégradations (pollution et réduction de leur superficie). En outre, les politiques d'aménagement concernant les zones humides préconisaient historiquement leur assainissement et la **réduction de leur surface** (par différents assèchements, curages, drainages ou remblaiements), car elles étaient considérées comme improductives, malsaines, insalubres et pestilentielles (IFEN 2006). L'anthropisation massive des zones côtières est donc à l'origine de la régression de ces habitats naturels, mais aussi de leurs écosystèmes associés. Elle a des effets chroniques ou drastiques sur la structure et le fonctionnement des communautés, à différentes échelles de temps et d'espace. En outre, la réduction de ces espaces d'écoulement, de rétention et de restitution de l'eau a des conséquences directes sur la régulation de l'eau et sur les catastrophes climatiques récurrentes de ces dernières années. Ces phénomènes ne peuvent qu'inciter à préserver ou restaurer les zones humides (IFEN 2006).

Bien que reconnues comme patrimoine exceptionnel tant pour leur valeur biologique que pour leur rôle hydraulique depuis les années soixante, les zones humides françaises ont été réduites de moitié entre 1960 et 2000 (http://fr.wikipedia.org/Zone_humide). Sur les 76 zones humides étudiées entre 1960 et la fin des années 80 par l'IFEN (2005), 52 zones ont été partiellement dégradées (perte d'au moins 10 % de leur surface et/ou altération significative de leur fonctionnement) et 12 massivement dégradées (perte d'au moins 50 % de leur surface et/ou altération majeure de leur fonctionnement). L'impact négatif de l'anthropisation et la dégradation massive des habitats naturels mettent pourtant en évidence la nécessité d'une **gestion intégrée** de ces espaces.

-2. Législation sur les zones humides

-2.1. Les textes français du Droit de l'Environnement et le Plan National d'Action

Les zones humides françaises bénéficient d'une forte reconnaissance politique. Elles répondent à **différents textes du Droit de l'Environnement**.

Parmi les **textes français**, le **Code de l'Environnement** traite dans le Livre II, des *milieux physiques* (Eau et milieux aquatiques), dans le Livre III, des *espaces naturels* (Inventaire et mise en valeur du patrimoine naturel, Littoral, Parcs et réserves, Sites, Paysages, Accès à la nature), dans le Livre IV, de la *faune* et la *flore* (Protection de la faune et de la flore, Chasse, Pêche en eau douce et gestion des ressources piscicoles), et dans le Livre V, de la *prévention des pollutions, des risques et des nuisances* (Installations classées pour la protection de l'environnement, Prévention des risques naturels, Protection du cadre de vie).

La **Loi Littoral n° 86-2 du 3 janvier 1986, relative à l'aménagement, la protection et la mise en valeur du littoral**, a été codifiée en partie au code de l'environnement. Selon l'article 1^{er}, « Le littoral est une entité géographique qui appelle une politique spécifique d'aménagement, de protection

et de mise en valeur. La réalisation de cette politique d'intérêt général implique une coordination des actions de l'État et des collectivités locales, ou de leurs groupements, ayant pour objet : 1- la mise en œuvre d'un effort de recherche et d'innovation portant sur les particularités et les ressources du littoral ; 2- la protection des équilibres biologiques et écologiques, la lutte contre l'érosion, la préservation des sites et paysages et du patrimoine ; 3- la préservation et le développement des activités économiques liées à la proximité de l'eau, telles que la pêche, les cultures marines, les activités portuaires, la construction et la réparation navales et les transports maritimes ; et 4- le maintien ou le développement, dans la zone littorale, des activités agricoles ou sylvicoles, de l'industrie, de l'artisanat et du tourisme. ».

Selon **l'article 2 de la loi sur l'Eau n° 92-3 du 3 janvier 1992**, « Les dispositions de la présente loi ont pour objet une gestion équilibrée de la ressource en eau. Cette gestion équilibrée vise à assurer : la préservation des écosystèmes aquatiques, des sites et des zones humides ; [...] et la protection contre toute pollution et la restauration de la qualité des eaux superficielles et souterraines et des eaux de la mer dans la limite des eaux territoriales ».

Selon **l'article 23 de la Loi d'orientation pour l'aménagement et le développement durable du territoire n° 99-533 du 25 juin 1999**, « Le schéma de services collectifs des espaces naturels et ruraux décrit les mesures propres à assurer la qualité de l'environnement et des paysages, la préservation des ressources naturelles et de la diversité biologique, la protection des ressources non renouvelables et la prévention des changements climatiques. Il détermine les conditions de mise en œuvre des actions de prévention des risques naturels afin d'assurer leur application adaptée sur l'ensemble du territoire. ».

Différentes Lois Pêche régissent le droit de pêche dans certains étangs salés privés du littoral (**Loi n° 73-1230 du 31 décembre 1973**), l'organisation interprofessionnelle des pêches maritimes et des élevages marins (**Loi n° 91-411 du 2 mai 1991**), l'accord entre la France et la Suisse sur l'exercice de la pêche et la protection des milieux aquatiques dans la zone frontalière Doubs (**Loi n° 93-805 du 21 avril 1993**) ou la pêche maritime et les cultures marines (**Loi n° 97-1051 du 18 novembre 1997**).

Selon **l'article 1^{er} de la loi d'orientation agricole n° 99-574 du 9 juillet 1999**, « La politique agricole prend en compte les situations spécifiques à chaque région, notamment aux zones de montagne, aux zones humides précisément délimitées dont les particularités nécessitent la mise en place d'une politique agricole spécifique, aux zones défavorisées et aux départements d'outre-mer, pour déterminer l'importance des moyens à mettre en œuvre pour parvenir à ces objectifs. »

Le **Plan National d'Action pour les Zones Humides PNAZH**, adopté par le Gouvernement français le **22 mars 1995**, marque la volonté d'agir pour arrêter la dégradation des zones humides, garantir par une bonne gestion leur préservation durable, favoriser la restauration des zones humides importantes et reconquérir les sites d'intérêt national. Il a conduit à la création d'un *observatoire national des zones humides* (ONZH), au lancement d'un *programme national de recherche sur les*

zones humides (PNRZH) et à des actions de sensibilisation auprès de l'administration, des élus et des gestionnaires. Le plan s'appuie sur des outils de planification (SDAGE ou schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux) ; des instruments de protection (réserves naturelles, zones de protections spéciales, réserves biologiques domaniales, réserves de chasse et de pêche) ; la maîtrise foncière (Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres, conservatoires régionaux d'espaces naturels, Fondation nationale pour la protection des habitats français de la faune sauvage) ; des labels internationaux (sites Ramsar, sites Natura 2000) ; et des incitations financières (fonds européens, programme LIFE, Contrats d'Agriculture Durable (CAD), fonds de gestion des milieux naturels, aides des agences de l'eau, fonds national de solidarité sur l'eau, taxe départementale sur les espaces naturels sensibles).

-2.2. *Les textes du Conseil des Communautés Européennes*

Parmi les **textes du Conseil des Communautés Européennes**, les **directives « Oiseaux »** et **« Habitats »** représentent la contribution communautaire au maintien de la biodiversité telle que stipulée par la convention de Rio.

La **directive 79/409/CEE du 2 avril 1979**, sur *la conservation des oiseaux sauvages*, déclare « [...] que la conservation a pour objet la protection à long terme et la gestion des ressources naturelles en tant que partie intégrante du patrimoine des peuples européens ; [...] que la préservation, le maintien ou le rétablissement d'une diversité et d'une superficie suffisantes d'habitats sont indispensables à la conservation de toutes les espèces d'oiseaux ; que certaines espèces d'oiseaux [...] doivent faire l'objet de mesures de conservation spéciale concernant leur habitat afin d'assurer leur survie et leur reproduction dans leur aire de distribution ». L'Article 3 précise que « [...] la préservation, le maintien et le rétablissement des biotopes et des habitats comportent en premier lieu les mesures suivantes : a) création de zones de protection ; b) entretien et aménagement conformes aux impératifs écologiques des habitats se trouvant à l'intérieur et à l'extérieur des zones de protection ; c) rétablissement des biotopes détruits ; d) création de biotopes ».

La **directive 92/43/CEE du 21 mai 1992**, sur *la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages* prévoit des zones spéciales de conservation baptisé **Réseau Natura 2000** et définit un cadre commun pour la conservation des plantes et des animaux autres que les oiseaux (173 espèces de plantes, 71 d'invertébrés et plus de 160 de vertébrés bénéficient d'une protection stricte), et des habitats en tant que milieux naturels (200 types d'habitats naturels sont répertoriés) : « [...]la préservation, la protection et l'amélioration de la qualité de l'environnement, y compris la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages, constituent un objectif essentiel, d'intérêt général poursuivi par la Communauté [...] sur le territoire européen des États membres, les habitats naturels ne cessent de se dégrader et qu'un nombre croissant d'espèces sauvages sont gravement menacées [...] ». L'Article premier de la directive « habitats » définit les sites d'importance communautaire : « [...] dans la ou les régions biogéographiques auxquelles il appartient,

un site d'importance communautaire contribue de manière significative à maintenir ou à rétablir un type d'habitat naturel de l'annexe I ou une espèce de l'annexe II dans un état de conservation favorable et peut aussi contribuer de manière significative à la cohérence de « Natura 2000 » visé à l'article 3, et/ou contribue de manière significative au maintien de la diversité biologique dans la ou les régions biogéographiques concernées. [...] ». L'Article 3 prévoit un réseau écologique européen cohérent de zones spéciales de conservation, dénommé « Natura 2000 », formé par des sites abritant des types d'habitats naturels figurant à l'annexe I et des habitats des espèces figurant à l'annexe II, doit assurer le maintien ou, le cas échéant, le rétablissement, dans un état de conservation favorable, des types d'habitats naturels et des habitats d'espèces concernés dans leur aire de répartition naturelle. Le réseau Natura 2000 comprend également les zones de protection spéciale classées par les États membres en vertu des dispositions de la directive 79/409/CEE. [...] ». **La Directive 97/62/CE du 27 octobre 1997** modifie les annexes de la Directive « habitats » : Annexe 1 : Types d'habitats naturels d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation (dont les eaux marines et milieux à marées, et les marais et prés-salés atlantiques) ; Annexe 2 : Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation ; Annexe 3 : Critères de sélection des sites susceptibles d'être identifiés comme sites d'importance communautaire et désignés comme zones spéciales de conservation.

La Directive « Eau » 2000/60/CE du 23 octobre 2000, sur le domaine de l'eau et les zones humides de l'environnement, précise : « [...] Le 29 mai 1995, la Commission a adopté une communication au Parlement européen et au Conseil concernant l'utilisation rationnelle et la conservation des zones humides, qui reconnaît les fonctions importantes que ces zones exercent pour la protection des ressources en eau. [...] Une politique de l'eau efficace et cohérente doit tenir compte de la vulnérabilité des écosystèmes aquatiques situés à proximité de la côte et des estuaires ou dans les golfes ou les mers relativement fermées, étant donné que leur équilibre est fortement influencé par la qualité des eaux intérieures qui s'y jettent. La protection de l'état de l'eau à l'intérieur des bassins hydrographiques apportera des bénéfices économiques en contribuant à la protection des populations piscicoles, y compris les ressources halieutiques côtières. [...] La présente directive vise au maintien et à l'amélioration de l'environnement aquatique de la Communauté. [...] L'état quantitatif d'une masse d'eau souterraine peut avoir une incidence sur la qualité écologique des eaux de surface et des écosystèmes terrestres associés à cette masse d'eau souterraine. [...] » L'Article 1^{er} établit un cadre pour « la protection des eaux intérieures de surface, des eaux de transition, des eaux côtières et des eaux souterraines, qui : a) prévienne toute dégradation supplémentaire, présente et améliore l'état des écosystèmes aquatiques ainsi que, en ce qui concerne leurs besoins en eau, des écosystèmes terrestres et des zones humides qui en dépendent directement ; [...] e) contribue à atténuer les effets des inondations et des sécheresses [...] »

-2.3. *Les conventions internationales*

Trois **conventions internationales** se sont également intéressées à la conservation des zones humides (**Convention de Ramsar**), de la vie sauvage et du milieu naturel (**Convention de Berne**) et de la biodiversité (**Convention de Rio**).

La **Convention relative aux zones humides d'importance internationale, signée à Ramsar (Iran) en 1971**, vise à assurer l'utilisation rationnelle et durable des ressources en zones humides et à garantir leur conservation. La France y a adhéré en 1986. Ce texte fondamental déclare que « Les Parties contractantes, Reconnaissant l'interdépendance de l'Homme et de son environnement ; Considérant les fonctions écologiques fondamentales des zones humides en tant que régulateurs du régime des eaux et en tant qu'habitats d'une flore et d'une faune caractéristiques et, particulièrement, des oiseaux d'eau ; Convaincues que les zones humides constituent une ressource de grande valeur économique, culturelle, scientifique et récréative, dont la disparition serait irréparable ; Désireuses d'enrayer, à présent et dans l'avenir, les empiétements progressifs sur ces zones humides et la disparition de ces zones ; Reconnaissant que les oiseaux d'eau, dans leurs migrations saisonnières, peuvent traverser les frontières et doivent, par conséquent, être considérés comme une ressource internationale ; Persuadées que la conservation des zones humides, de leur flore et de leur faune peut être assurée en conjuguant des politiques nationales à long terme à une action internationale coordonnée ; Sont convenues de ce qui suit : [...] Article 2 : [...] 2. Le choix des zones humides à inscrire sur la Liste devrait être fondé sur leur importance internationale au point de vue écologique, botanique, zoologique, limnologique ou hydrologique. Devraient être inscrites, en premier lieu, les zones humides ayant une importance internationale pour les oiseaux d'eau en toutes saisons. Article 3 : 1. Les Parties contractantes élaborent et appliquent leurs plans d'aménagement de façon à favoriser la conservation des zones humides inscrites sur la Liste et, autant que possible, l'utilisation rationnelle des zones humides de leur territoire. [...] Article 4 : 1. Chaque Partie contractante favorise la conservation des zones humides et des oiseaux d'eau en créant des réserves naturelles dans les zones humides, que celles-ci soient ou non inscrites sur la Liste, et pourvoit de façon adéquate à leur surveillance. [...] ».

Le préambule de la **Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (Berne, 19 novembre 1979)** donne le ton : « [...] Reconnaissant que la flore et la faune sauvages constituent un patrimoine naturel d'une valeur esthétique, scientifique, culturelle, récréative, économique et intrinsèque, qu'il importe de préserver et de transmettre aux générations futures ; Reconnaissant le rôle essentiel de la flore et de la faune sauvages dans le maintien des équilibres biologiques ; Constatant la raréfaction de nombreuses espèces de la flore et de la faune sauvages et la menace d'extinction qui pèse sur certaines d'entre elles ; Conscients de ce que la conservation des habitats naturels est l'un des éléments essentiels de la protection et de la préservation de la flore et de la faune sauvages ; [...] Article 1 : 1. La présente Convention a pour objet d'assurer la

conservation de la flore et de la faune sauvages et de leurs habitats naturels, notamment des espèces et des habitats dont la conservation nécessite la coopération de plusieurs États, et de promouvoir une telle coopération. 2. Une attention particulière est accordée aux espèces, y compris les espèces migratrices, menacées d'extinction et vulnérables. Article 2 : Les Parties contractantes prennent les mesures nécessaires pour maintenir ou adapter la population de la flore et de la faune sauvages à un niveau qui correspond notamment aux exigences écologiques, scientifiques et culturelles, tout en tenant compte des exigences économiques et récréationnelles et des besoins des sous-espèces, variétés ou formes menacées sur le plan local. Article 3 : 1. Chaque Partie contractante prend les mesures nécessaires pour que soient mises en œuvre des politiques nationales de conservation de la flore et de la faune sauvages et des habitats naturels, en accordant une attention particulière aux espèces menacées d'extinction et vulnérables, surtout aux espèces endémiques, et aux habitats menacés, conformément aux dispositions de la présente Convention. 2. Chaque Partie contractante s'engage, dans sa politique d'aménagement et de développement et dans ses mesures de lutte contre la pollution, à prendre en considération la conservation de la flore et de la faune sauvages. 3. Chaque Partie contractante encourage l'éducation et la diffusion d'informations générales concernant la nécessité de conserver des espèces de la flore et de la faune sauvages ainsi que leurs habitats. [...] ».

Le préambule de la **Convention sur la diversité biologique signée à Rio le 5 juin 1992**, note « [...] que la conservation de la diversité biologique exige essentiellement la conservation *in situ* des écosystèmes et des habitats naturels ainsi que le maintien et la reconstitution de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel [...] Article 8 : [...]d) Chaque Partie contractante favorise la protection des écosystèmes et des habitats naturels, ainsi que le maintien de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel ; [...] f) Remet en état et restaure les écosystèmes dégradés [...] »

Le **Sommet du Développement Durable** qui s'est tenu du 26 août au 4 septembre **2002 à Johannesburg**, 10 ans après la Conférence des Nations Unies pour le Développement et l'Environnement de Rio, a été l'occasion pour les États des Nations Unies de faire le point sur la mise en œuvre de l'Agenda 21 de Rio et des Conventions Internationales qui furent adoptées pour permettre à l'humanité de progresser dans le sens du **développement durable**. Dans l'Agenda 21 de Rio, le chapitre 17 place le devenir des océans, des mers et leurs littoraux, et de leurs ressources comme enjeu de développement durable, et souligne l'importance de les considérer et gérer comme un tout : « le milieu marin, y compris les océans et toutes les mers, et les zones côtières adjacentes ...(constituent) un capital qui offre des possibilités de développement durable ».

-3. *Liste des espèces de macrofaune rencontrées (hors mollusques)***PHYLUM CNIDARIA**
(Hatschek, 1888)

CLASSE ANTHOZOA (Ehrenberg, 1834)

Sous-Classe **Hexacorallia**Ordre **Actiniaria**Sous-Ordre **Nyantheae** (Carlgren, 1899)Infra-Ordre **Thenaria** (Carlgren, 1899)Famille *Actiniidae* (Rafinesque, 1815)Genre *Anemonia* (Risso, 1826)**Anemonia viridis* (Forskål, 1775)Famille *Sagartiidae* (Gosse, 1858)Genre *Cereus* (Oken, 1815)**Cereus pedunculatus* (Pennant, 1777)Genre *Sagartia* (Gosse, 1855)**Sagartia troglodytes* (Price in Johnston, 1847)Genre *Sagartiogeton* (Carlgren, 1924)**Sagartiogeton undatus* (Müller, 1778)**PHYLUM PLATYHELMINTHES**

CLASSE TURBELLARIA

Sous-Classe **Archoophora*** *Sp ?*Ordre **Polycladida**Famille *Leptoplanidae*Genre *Leptoplana***Leptoplana tremellaris* (O. F. Mueller, 1774)**PHYLUM NEMERTEA**

CLASSE ANOPLA

Ordre **Heteronemertea**Famille *Lineidae*Genre *Lineus** *Sp ?*Ordre **Paleonemertea**Famille *Tubulanidae*Genre *Tubulanus***Tubulanus polymorphus* (Renier, 1804)**PHYLUM ANNELIDA**

CLASSE POLYCHAETA

Sous-Classe **Palpata**Ordre **Canalipalpata**Sous-Ordre **Terebellida**Famille *Ampharetidae* (Malmgren, 1866)Genre *Ampharete* (Malmgren, 1866)**Ampharete acutifrons* (Grube, 1860)Genre *Melinna* (Malmgren, 1866)**Melinna palmata* (Grube, 1870)Famille *Cirratulidae* (Ryckholdt, 1851)Genre *Aphelochaeta* (Blake, 1991)**Aphelochaeta marioni* (Saint-Joseph, 1894)Famille *Pectinariidae* (Quatrefages, 1866)Genre *Pectinaria* (Savigny in Lamarck, 1818)**Pectinaria koreni* (Malmgren, 1866)Famille *Flabelligeridae* (Saint-Joseph, 1894)Genre *Pherusa* (Oken, 1807)**Pherusa plumosa* (O.F. Müller, 1776)Famille *Sternaspidae* (Carus, 1863)Genre *Sternaspis* (Otto, 1821)**Sternaspis scutata* (Renier, 1807)Sous-Ordre **Sabellida**Famille *Oweniidae* (Rioja, 1917)Genre *Owenia* (delle Chiaje, 1841)**Owenia fusiformis* (delle Chiaje, 1841)Famille *Serpulidae* (Johnston, 1865)Genre *Pomatoceros* (Philippi, 1844)**Pomatoceros lamarcki* (Quatrefages, 1866)Famille *Sabellariidae* (Johnston, 1865)Genre *Sabellaria* (Savigny, 1818)**Sabellaria spinulosa* (Leuckhart, 1849)

PHYLUM
ANNELIDA (suite)

CLASSE POLYCHAETA (suite)

Sous-Classe **Palpata**

Ordre **Aciculata**

Sous-Ordre **Phyllodocida**

Famille *Phyllodocidae* (Oersted, 1843)

Genre *Phyllodoce* (Savigny, 1818)

**Phyllodoce lineata* (Claparède, 1870)

Genre *Eteone* (Savigny, 1818)

**Eteone picta* (Quatrefages, 1865)

Famille *Sigalionidae* (Malmgren, 1867)

Genre *Sthenelais* (Kinberg, 1855)

**Sthenelais boa* (Johnston, 1833)

SubFamille *Eteoninae* (Bergstroem, 1914)

Genre *Eumida* (Malmgren, 1865)

**Eumida sanguinea* (Oersted, 1843)

Famille *Pholoidae* (Kinberg, 1858)

Genre *Pholoe* (Johnston, 1839)

**Pholoe baltica* Örsted, 1843)

Famille *Sigalionidae* (Malmgren, 1867)

Genre *Sthenolepis* (Willey, 1905)

**Sthenolepis yhleni* (= *Labioleanira yhleni*)
(Malmgren, 1867)

Famille *Polynoidae* (Malmgren, 1867)

Genre *Lepidonotus* (Leach, 1816)

**Lepidonotus squamatus* (Linnaeus, 1767)

* *Sp* ?

Famille *Hesionidae* (Grube, 1850)

Genre *Syllidia* (Quatrefages, 1866)

**Syllidia armata* (Quatrefages, 1865)

Famille *Nereididae* (Johnston, 1865)

Genre *Hediste* (Malmgren, 1867)

**Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776)

Genre *Neanthes* (Kinberg, 1866)

**Neanthes succinea* (Frey & Leuckart, 1847)

Famille *Nephtyidae* (Grube, 1850)

Genre *Nephtys* (Cuvier, 1817)

**Nephtys hombergii* (Savigny, 1818)

**Nephtys hystricis* (McIntosh, 1900)

Famille *Cirratulidae* (Ryckholdt, 1851)

Genre *Tharyx* (Webster & Benedict, 1887)

**Tharyx multifilis* (= *Tharyx multibranchis*)
(Grube, 1863)

Famille *Polynoidae* (Malmgren, 1867)

Genre *Gattyana* (McIntosh, 1900)

**Gattyana cirrosa* (Malmgren, 1865)

Famille *Syllidae* (Grube, 1850)

Genre *Autolytus* (Grube, 1850)

Famille *Glyceridae* (Grube, 1850)

Genre *Glycera* (Savigny, 1818)

**Glycera capitata* (Oersted)

**Glycera unicornis* (Savigny, 1818)

Sous-Ordre **Eunicida**

Famille *Onuphidae* (Kinberg, 1865)

Genre *Diopatra* (Audouin & Milne-Edwards, 1833)

**Diopatra neapolitana* (Delle Chiaje, 1841)

Genre *Onuphis* Audouin & Milne-Edwards, 1833

**Onuphis eremita* Audouin & Milne-Edwards, 1883

Sous-Ordre **Spionida**

Famille *Spionidae* (Grube, 1850)

Genre *Polydora* (Bosc, 1802)

**Polydora caeca* (= *Dipolydora caeca*)
(Oersted, 1843)

**Polydora ciliata* (Johnston, 1838)

**Polydora cornuta* (Bosc, 1802) (= *P. ligni*)
(Webster, 1879)

**Polydora sp*

Genre *Streblospio* (Webster, 1879)

**Streblospio shrubsolii* (Buchanan, 1890)

Genre *Pseudopolydora* (Czerniavsky, 1881)

**Pseudopolydora antennata* (Claparede, 1870)

Genre *Pygospio* (Claparede, 1863)

**Pygospio elegans* (Claparède, 1863)

Genre *Spio* (Fabricius, 1785)

**Spio decorata* (Bobretzky, 1870)

Genre *Microspio* (Mesnil, 1896)

**Microspio mecznikowianus* (Claparede, 1870)

Famille *Magelonidae* (Cunningham & Ramage, 1888)

Genre *Magelona* (Mueller, 1858)

**Magelona alleni* (Wilson, 1958)

**PHYLUM
ANNELIDA (suite)**

CLASSE POLYCHAETA

Sous-Classe **Scolecida**

Famille *Capitellidae* (Grube, 1862)
 Genre *Heteromastus* (Eisig, 1887)
 **Heteromastus filiformis* (Claparede)
 Genre *Notomastus* (Sars, 1850)
 **Notomastus latericeus* (Sars, 1850)
 Genre *Mediomastus* (Hartman, 1944)
 **Mediomastus fragilis* (Rasmussen, 1973)

Famille *Cossuridae* (Day, 1963)
 Genre *Cossura* (Webster & Benedict, 1887)
 **Cossura pygodactylata* (Jones, 1956)

Famille *Maldanidae* (Malmgren, 1867)
 Genre *Euclymene* (Verrill, 1900)
 **Euclymene oerstedii* (Claparede, 1863)

CLASSE CLITELLATA

Sous-Classe **Oligochaeta**

Ordre **Haplotaxida**
 Sous-Ordre **Tubificina**
 Famille *Tubificidae*
 Genre *Pelosclex* (Leidy, 1851)
 **Pelosclex benedeni* (= *Tubificoides benedeni*)
 (Udekem)
 **Sp ?*

**PHYLUM
ECHINODERMATA
(Klein, 1734)**

SOUS-PHYLUM ELEUTHEROZOA
(Bather, 1900)

SUPER-CLASSE CRYPTOSYRINGIDA
(Smith, 1984)

CLASSE OPHIUROIDEA (Gray, 1840)

Ordre **Ophiurida** (Müller & Troschel, 1840)

Sous-Ordre **Gnathophiurina** (Matsumoto, 1915)

Famille *Amphiuridae* (Ljungman, 1867)
 Genre *Amphipholis* (Ljungman, 1966)
 **Amphipholis squamata* (Delle Chiaje, 1828)

Sous-Ordre **Chilophiurina** Matsumoto, 1915

Famille *Ophiuridae* (Lyman, 1865)
 Genre *Ophiura* (Lamarck, 1801)
 **Ophiura ophiura* (Linnaeus, 1758)

Famille *Ophiocomidae* (Ljungman, 1867)
 Genre *Ophiocomina*
 **Ophiocomina nigra* (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789)

CLASSE HOLOTHUROIDEA (de Blainville, 1834)

SOUS-CLASSE DENDROCHIROTACEA
(Grube, 1840)
 Ordre **Dendrochirotida** (Grube, 1840)

Famille *Cucumariidae* (Ludwig, 1894)
 Genre *Cucumaria* (Blainville, 1830)
 **Cucumaria elongata* (= *Trachythyone elongata*) (Düben & Koren, 1846)

PHYLUM ARTHROPODA**SUBPHYLUM HEXAPODA****CLASSE INSECTA**

Sous-Classe **Pterygota**
 InfraCLASSE **Neoptera**

Ordre **Coleoptera** (Linnaeus, 1758)

Sous-Ordre **Polyphaga** (Emery, 1886)
 Infra-Ordre **Staphyliniformia** (Lameere, 1900)

Super-Famille *Hydrophiloidea* (Latreille, 1802)

Famille *Hydrophilidae* (Latreille, 1802)

Genre *Helophorus* (Fabricius)

* *Sp ?*

Ordre Diptera

Sous-Ordre **Brachycera**
 Infra-Ordre **Muscomorpha**
 Famille *Dolichopodidae*

SUBPHYLUM CRUSTACEA
(Brünnich, 1772)**CLASSE MAXILLOPODA** (Dahl, 1956)

Sous-Classe **Thecostraca** (Gruvel, 1905)
 InfraCLASSE **Cirripedia** (Burmeister, 1834)

Super-Ordre **Thoracica** (Darwin, 1854)
 Ordre **Sessilia** (Lamarck, 1818)
 Sous-Ordre **Balanomorpha** (Pilsbry, 1916)

Super-Famille *Balanoidea* (Leach, 1817)
 Famille *Balanidae* (Leach, 1817)

Genre *Balanus* (Da Costa, 1778)
 **Balanus improvisus* (Darwin, 1854)
 Genre *Elminius* (Leach, 1825)
 **Elminius modestus* (Darwin, 1854)

Super-Ordre **Rhizocephala** (Müller, 1862)
 Ordre **Kentrogonida** (Delage, 1884)

Famille *Sacculinidae* (Lilljeborg, 1860)
 Genre *Sacculina* (Thompson, 1836)
 **Sacculina carcini* (Thompson, 1836)

CLASSE MALACOSTRACA
(Latreille, 1802)

Sous-Classe **Eumalacostraca** (Grobben, 1892)

Super-Ordre **Peracarida** (Calman, 1904)

Ordre Mysida (Haworth, 1825)

Famille *Mysidae* (Haworth, 1825)

Genre *Neomysis* Czerniavsky, 1882
 **Neomysis integer* (Leach, 1815)
 Genre *Schistomysis* (Norman, 1892)
 **Schistomysis spiritus* (Norman, 1860)
 Genre *Mesopodopsis* (Czerniavsky, 1882)
 **Mesopodopsis slabberi* (Van Beneden, 1861)

Ordre Amphipoda (Latreille, 1816)

Sous-Ordre **Gammaridea** (Latreille, 1802)

Famille *Gammaridae* (Latreille, 1802)
 Genre *Allomelita* (Stock, 1984)
 **Allomelita pellucida* (G. O. Sars, 1882)
 Genre *Gammarus* (J. C. Fabricius, 1775)
 **Gammarus salinus* (Spooner, 1942)
 **Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931)

Famille *Talitridae* (Rafinesque, 1815)
 Genre *Orchestia* (Leach, 1814)
 * *Orchestia sp ?*

Famille *Isaeidae* (Dana, 1853)
 Genre *Photis* (Krøyer, 1842)
 **Photis longicaudata* (Bate & Westwood, 1862)

Famille *Melitidae* (Bousfield, 1973)
 Genre *Melita* (Leach, 1814)
 **Melita palmata* (Montagn, 1804)

Famille *Corophiidae* (Leach, 1814)
 Genre *Corophium* (Latreille, 1806)
 **Corophium volutator* (Pallas, 1766)

Famille *Ampeliscidae* (Costa, 1857)
 Genre *Ampelisca* (Krøyer, 1842)
 **Ampelisca brevicornis* (Costa, 1853)
 **Ampelisca spinimana* (Chevreux, 1900)

Ordre Cumacea (Krøyer, 1846)Famille *Diastylidae* (Bate, 1856)Genre *Diastylis* (Say, 1818)**Sp ?***Ordre Isopoda** (Latreille, 1817)Sous-Ordre **Anthuridea** (Monod, 1922)Famille *Anthuridae* (Leach, 1814)Genre *Cyathura* (Norman & Stebbing, 1886)**Cyathura carinata* (Kroyer, 1847)Sous-Ordre **Valvifera** (Sars, 1882)Famille *Idoteidae* (Samouelle, 1819)Genre *Idotea* (Fabricius, 1798)**Idotea chelipes* (Pallas, 1766)**Idotea emarginata* (Fabricius, 1793)Sous-Ordre **Flabellifera** (Sars, 1882)Famille *Sphaeromatidae* (Latreille, 1825)Genre *Lekanesphaera* (Verhoeff, 1943)**Lekanesphaera levii* (Argano & Ponticelli, 1981) (= *Sphaeroma monodi*) (Bocquet, Hoestlandt & Levi, 1954)Sous-Ordre **Oniscidea** (Latreille, 1802)Infra-Ordre **Ligiamorpha** (Vandel, 1943)Super-Famille **Armadilloidea** (Brandt, 1831)Famille *Porcellionidae* (Brandt, 1831)Genre *Porcellionides* Miers, 1877**Porcellionides pruinosis* (Brandt, 1833)Suborder **Epicaridea** (Latreille, 1831)Super-Famille **Cryptoniscoidea** (Kossmann, 1880)* Larve *cryptoniscus ?***Super-Ordre Eucarida** (Calman, 1904)Ordre **Decapoda** (Latreille, 1802)Sous-Ordre **Pleocyemata** (Burkenroad, 1963)**Infra-Ordre Anomura** (MacLeay, 1838)Super-Famille *Galatheaidea* (Samouelle, 1819)Famille *Porcellanidae* (Haworth, 1825)Genre *Porcellana* (Lamarck, 1801)**Porcellana longicornis* (= *Pisidia longicornis*) (Linné, 1767)**Infra-Ordre Caridea** (Dana, 1852)Super-Famille **Alpheoidea** (Rafinesque, 1815)Famille *Alpheidae* (Rafinesque, 1815)Genre *Athanas***Athanas nitescens* (Leach, 1814)Super-Famille **Crangonoidea** (Haworth, 1825)Famille *Crangonidae* (Haworth, 1825)Genre *Crangon* (Fabricius, 1798)**Crangon crangon* (Linnaeus, 1758)Super-Famille **Palaemonoidea** (Rafinesque, 1815)Famille *Palaemonidae* (Rafinesque, 1815)SubFamille *Palaemoninae* (Rafinesque, 1815)Genre *Palaemon* (Weber, 1795)**Palaemon serratus* (Pennant, 1777)**Infra-Ordre Brachyura** (Latreille, 1802)Super-Famille **Portunoidea** (Rafinesque, 1815)Famille *Portunidae* (Rafinesque, 1815)Genre *Carcinus* (Leach, 1814)**Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758)Genre *Liocarcinus* (Stimpson, 1871)**Liocarcinus arcuatus* (Leach, 1814)Super-Famille **Majoidea** (Samouelle, 1819)Famille *Majidae* (Samouelle, 1819)Genre *Macropodia***Macropodia rostrata* (Linnaeus, 1761)Super-Famille **Pinnotheroidea** (De Haan, 1833)Famille *Pinnotheridae* (De Haan, 1833)Genre *Pinnotheres* (Latreille, 1802)**Pinnotheres pisum* (Linné, 1767)Super-Famille **Grapsoidea** (MacLeay, 1838)Famille *Varunidae* (Milne Edwards, 1853)Genre *Hemigrapsus* (Dana, 1851)**Hemigrapsus penicillatus* (De Haan, 1835)

-4. Tests statistiques sur les données de populations des bivalves

Annexe 4-1 Tests d'homogénéité des variances (Bartlett) sur les données d'abondance (N), de richesse spécifique (S), de diversité (H, I, 1-D) et de régularité (R et E) du peuplement de mollusques (Chapitre 4)

	MARS		OCTOBRE		OCTOBRE sans le schorre	
	Bartlett	p	Bartlett	p	Bartlett	p
N	59,7	<0,001	53,8	<0,001	45,776	<0,001
S	7,2	0,125	15,8	<0,001	10,087	0,018
H	6,4	0,174	17,6	<0,001	12,892	0,005
I	12,4	0,014	44,1	<0,001	36,973	<0,001
1-D	3,6	0,463	8,3	0,082		
E	11,3	0,023	9,6	0,048		
R	11,1	0,026	8,2	0,083		

Dans le Chapitre 5, nous avons dans un premier temps testé l'homogénéité des variances des logarithmes de l'abondance $\ln(A+1)$ des 11 espèces de bivalves entre les stations (Annexe 4-2).

Annexe 4-2 Tests d'homogénéité des variances (Bartlett) sur les abondances par espèce de bivalves entre les stations

	Bartlett	p	Conclusion
<i>Scrobicularia plana</i>	77,73	<0,001	sE > sL > sA
<i>Macoma balthica</i>	36,69	<0,001	sE > sA > sL
<i>Abra tenuis</i>	22,48	<0,001	sA > sL > sE
<i>Cerastoderma edule</i>	45,23	<0,001	sA > sE > sL
<i>Mysella bidentata</i>	38,83	<0,001	sA > sE > sL
<i>Abra nitida</i>	35,47	<0,001	sA > sE
<i>Mytilus edulis</i>	-60,77	1,00	sA \approx sE
<i>Nucula nitidosa</i>	-77,89	1,00	sA \approx sE
Total	39,99	<0,001	sE > sL > sA

Puis nous avons réalisé soit une ANOVA (lorsque l'homoscédasticité est vérifiée), soit un test de Kruskal-Wallis, pour répondre à l'hypothèse nulle de l'égalité des effectifs de bivalves entre les stations (Annexe 4-3).

Annexe 4-3 Comparaison des moyennes (Kruskal-Wallis et ANOVA) d'abondances par espèce de bivalves entre les stations (E = Esnandes, L = Luçon et A = Aiguillon)

	Kruskal-Wallis		ANOVA		Conclusion
	H	p	F	p	
<i>Scrobicularia plana</i>	62,12	< 0,001			$\mu E > \mu L > \mu A$
<i>Macoma balthica</i>	51,69	< 0,001			$\mu E > \mu L > \mu A$
<i>Abra tenuis</i>	43,83	< 0,001			$\mu L > \mu A > \mu E$
<i>Cerastoderma edule</i>	24,11	< 0,001			$\mu A > \mu E > \mu L$
<i>Mysella bidentata</i>	7,29	0,027			$\mu A > \mu E > \mu L$
<i>Abra nitida</i>	32,48	< 0,001			$\mu A > \mu E$
<i>Mytilus edulis</i>			0,98	0,38	$\mu A \approx \mu E$
<i>Nucula nitidosa</i>			0,54	0,58	$\mu A \approx \mu E$
Total	41,60	< 0,001			$\mu E > \mu L > \mu A$

Seules les abondances de *Mytilus edulis* et *Nucula nitidosa* ont des variances homogènes entre les stations d'Esnandes et de l'Aiguillon (Annexe 4-2). Ainsi, nous avons pu vérifier par ANOVA que les logarithmes des abondances de *M. edulis* et *N. nitidosa* ne sont pas significativement différents entre les stations d'Esnandes et de l'Aiguillon. Les populations de ***Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* ont des logarithmes d'abondance plus élevés et plus variables à Esnandes** qu'à Luçon ou l'Aiguillon. En revanche, c'est **à l'Aiguillon que les logarithmes d'abondance de *Cerastoderma edule* et *Mysella bidentata* sont les plus élevés et les plus variables. *Abra tenuis* est en moyenne plus abondante à Luçon, mais sa densité est plus variable à l'Aiguillon** (Annexe 4-2 et 4-3). Pour ces 5 espèces de bivalves, chaque test de Kruskal-Wallis réalisé par espèce, pour toutes les stations, montre que les logarithmes des abondances sont significativement différents entre les trois stations d'échantillonnage. Ainsi, les analyses statistiques suivantes doivent-elles considérer chaque station séparément.

Dans un troisième temps, nous avons vérifié l'homoscédasticité des données par espèce et par station, pour les 13 mois de suivi, afin de tester, par une analyse de variance du logarithme de l'abondance $\ln(A+1)$ des 6 espèces de bivalves fréquemment observées sur chacune des 3 stations d'échantillonnage, à **l'hypothèse nulle d'une stabilité mensuelle des effectifs spécifiques**. Le test de Bartlett n'est possible que pour les espèces de bivalves observées régulièrement (Annexe 4-4).

Annexe 4-4 Tests d'homogénéité des variances (Bartlett) sur les logarithmes de l'abondance $\ln(A+1)$ entre les mois d'échantillonnage par espèce et par station

	Homogénéité des variances entre les mois					
	Luçon		Esnandes		Aiguillon	
	Bartlett	p	Bartlett	p	Bartlett	p
<i>Scrobicularia plana</i>	6,08	0,91	63,92	0,00	18,78	0,00
<i>Macoma balthica</i>	29,64	0,00	4,83	0,94	10,67	0,38
<i>Abra tenuis</i>	21,92	0,04	16,67	0,02	18,30	0,03
<i>Cerastoderma edule</i>	-19,78	1,00	5,39	0,37	16,77	0,02
<i>Mysella bidentata</i>	impossible		3,59	0,61	6,44	0,27
<i>Abra nitida</i>	absente		-19,78	1,00	6,49	0,26

Ainsi, les variances sont homogènes selon la date de prélèvement ($p > 0,05$) pour *Scrobicularia plana*, *Abra tenuis* et *Cerastoderma edule* à Luçon, et pour les 6 espèces de bivalves fréquemment observées sauf *S. plana* à Esnandes et l'Aiguillon. Ainsi, nous avons pu réaliser des ANOVA à un facteur « date » pour *S. plana*, *A. tenuis* et *C. edule* à Luçon, et pour *Macoma balthica*, *A. tenuis*, *C. edule*, *Mysella bidentata* et *Abra nitida* à Esnandes et l'Aiguillon. En revanche, des tests de Kruskal-Wallis ont été effectués pour *M. balthica* à Luçon et pour *S. plana* à Esnandes et l'Aiguillon.

À **Luçon**, les résultats des analyses de variances montrent que seul le logarithme de l'abondance de ***Scrobicularia plana* varie significativement selon le mois** (Annexe 4-5). À **Esnandes**, seuls les logarithmes des **abondances de *Macoma balthica* et *Abra tenuis* varient significativement selon le mois** ; tandis qu'à **l'Aiguillon** ce sont les logarithmes des **abondances de**

Cerastoderma edule, *Abra nitida* et *A. tenuis* qui varient significativement selon la date de prélèvement.

Annexe 4-5 Résultats des analyses de variances à un facteur « mois » pour chaque espèce de bivalve et sur chaque station (0,00 signifie que p est inférieur à 0,01)

	ANOVA à un facteur "mois"					
	Luçon		Esnandes		Aiguillon	
	F	p	F	p	F	p
<i>Scrobicularia plana</i>	9,24	<0,001				
<i>Macoma balthica</i>			4,48	0,001	0,99	0,483
<i>Abra tenuis</i>	1,88	0,087	3,23	0,006	5,34	<0,001
<i>Cerastoderma edule</i>	0,92	0,545	1,42	0,221	4,35	0,002
<i>Mysella bidentata</i>	1,00	0,476	0,98	0,493	1,15	0,372
<i>Abra nitida</i>			0,92	0,545	4,62	0,001

Les tests de Kruskal-Wallis effectués sur les logarithmes des abondances montrent des variations temporelles significatives à Luçon pour *M. balthica* (H = 23,49 ; ddl = 12 et p = 0,025) et à Esnandes pour *S. plana* (H = 30,72 ; ddl = 12 et p = 0,002), alors que le logarithme des abondances de *S. plana* à l'Aiguillon est indépendant du temps (H = 18,47 ; ddl = 11 et p = 0,073). En outre, une analyse de variance multivariée montre que ces logarithmes des abondances sont significativement différents les uns des autres (p ≤ 0,01), pour *S. plana*, *A. tenuis*, *C. edule* et *M. bidentata* à Luçon, comme pour *M. balthica*, *A. tenuis*, *A. nitida*, *C. edule* et *M. bidentata* à Esnandes et à l'Aiguillon (Annexe 4-6).

Annexe 4-6 Analyses de variances multivariées des logarithmes des abondances en bivalves sur chaque station

Tests de MANOVA	Luçon				Esnandes				Aiguillon			
	Valeur	F	ddl	p	Valeur	F	ddl	p	Valeur	F	ddl	p
Wilk's	0,05	2,28	(48;90)	<0,001	0,04	1,82	(60;106)	0,004	0,01	2,45	(55;86)	<0,001
Lawley-Hotelling	6,39	2,86	(48;86)	<0,001	5,31	1,81	(60;102)	0,004	9,41	2,80	(55;82)	<0,001
Pillai's	1,83	1,82	(48;104)	0,006	2,24	1,77	(60;130)	0,004	2,55	2,08	(55;110)	0,001
Roy's	4,51				2,14				5,34			

Afin de classer les logarithmes des abondances mensuelles significativement différents les uns des autres, nous avons réalisé des tests de Tukey.

Ainsi, à l'Aiguillon les abondances en bivalves varient selon la saison (Annexe 4-7) :

- Pour *Abra tenuis* et pour *Cerastoderma edule* les maxima d'abondances sont observés en février-mars 2002 et les minima respectivement en juillet-août et juin-juillet 2002.
- Pour *A. nitida* les maxima sont observés en mai-juin 2002 et l'abondance est minimale en automne-hiver.

À Esnandes et Luçon, les abondances en bivalves varient soit selon la saison, soit d'un mois sur l'autre (Annexe 4-8).

- *A. tenuis* subit les mêmes variations saisonnières d'abondance à Esnandes qu'à l'Aiguillon, avec un maximum hivernal (en janvier 2002) et un minimum estival (de juin à août 2002).
- En revanche, les **variations significatives d'abondance de *Macoma balthica* à Esnandes sont plus mensuelles que saisonnières** avec un maximum en octobre 2002 et un minimum en décembre 2002.
- **Pour *Scrobicularia plana* à Luçon la diminution des effectifs est significative au cours du suivi**, avec un maximum en janvier 2002, suivi d'abondances élevées de février à avril, et plus faibles de mai 2002 à janvier 2003 avec un minimum en août 2002.

Annexe 4-7 Classement a posteriori des logarithmes des abondances mensuelles en *Abra tenuis*, *Abra nitida* et *Cerastoderma edule* à l'Aiguillon (A) par le test de Tukey

AIGUILLON (A)	(A)	Logarithmes Abondances			(A)	Logarithmes Abondances			(A)	Logarithmes Abondances		
		Moyenne	Ecart-type	Groupe		Moyenne	Ecart-type	Groupe		Moyenne	Ecart-type	Groupe
février	<i>Abra tenuis</i>	6,90	0,58	A	<i>Abra nitida</i>	1,35	2,34	AB	<i>Cerastoderma edule</i>	6,34	0,31	A
mars		5,88	0,41	A		3,46	3,03	AB		6,71	0,48	A
avril		2,93	2,56	AB		3,53	3,29	AB		4,69	4,06	AB
mai		4,28	0,40	AB		5,80	0,93	A		5,71	1,01	AB
juin		2,70	2,34	AB		5,24	1,24	A		0,00	0,00	B
juillet		0,00	0,00	B		4,05	0,00	AB		0,00	0,00	B
août		0,00	0,00	B		1,35	2,34	AB		1,35	2,34	AB
septembre		2,93	2,56	AB		0,00	0,00	B		1,71	2,97	AB
octobre		5,10	0,35	AB		0,00	0,00	B		3,52	3,05	AB
novembre		2,03	2,87	AB		0,00	0,00	B		0,00	0,00	AB
décembre		2,03	2,87	AB		0,00	0,00	B		0,00	0,00	AB
janvier		4,28	0,40	AB		0,00	0,00	B		2,93	2,56	AB

Annexe 4-8 Classement a posteriori des logarithmes des abondances mensuelles en *Abra tenuis*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* à Esnandes (E) ou Luçon (L) par le test de Tukey

ESNANDES (E) OU LUCON (L)	(E)	Logarithmes Abondances			(E)	Logarithmes Abondances			(L)	Logarithmes Abondances		
		Moyenne	Ecart-type	Groupe		Moyenne	Ecart-type	Groupe		Moyenne	Ecart-type	Groupe
janvier	<i>Abra tenuis</i>	5,64	0,20	A	<i>Macoma balthica</i>	5,88	0,40	ABC	<i>Scrobicularia plana</i>	7,86	0,28	A
février		3,35	3,05	AB		6,28	0,26	AB		7,29	0,31	ABC
mars		3,43	3,16	AB		5,81	0,27	ABC		7,71	0,47	AB
avril		0,00	0,00	B		5,41	0,59	ABC		7,08	0,31	BCD
mai		1,35	2,34	AB		6,25	0,54	AB		6,74	0,13	CD
juin		0,00	0,00	B		6,25	0,27	AB		6,86	0,21	CD
juillet		0,00	0,00	B		5,50	0,70	ABC		6,60	0,14	CD
août		0,00	0,00	B		5,64	0,49	ABC		6,42	0,18	D
septembre		1,35	2,34	AB		6,16	0,89	AB		6,85	0,24	CD
octobre		3,29	2,86	AB		6,89	0,09	A		6,68	0,22	CD
novembre		0,00	0,00	B		5,65	0,00	ABC		6,94	0,17	CD
décembre		1,58	2,74	AB		4,51	0,79	C		6,59	0,16	CD
janvier	4,51	0,40	AB	4,74	0,69	BC	6,69	0,17	CD			

Annexe 4-9 Tests d'homogénéité des variances (Bartlett) sur les fréquences, en terme d'abondance puis de biomasse, des trois principales espèces de bivalves par station

Homogénéité des variances des Fréquences entre les stations		Bartlett	p
Abondance	<i>Scrobicularia plana</i>	35,14	0,000
	<i>Macoma balthica</i>	1,73	0,421
	<i>Abra tenuis</i>	26,82	0,000
Biomasse	<i>Scrobicularia plana</i>	77,38	0,000
	<i>Macoma balthica</i>	0,70	0,704
	<i>Abra tenuis</i>	29,85	0,000

Annexe 4-10 Tests d'homogénéité des variances (Bartlett) sur les fréquences, en terme d'abondance puis de biomasse, des trois principales espèces, par mois à Luçon

Homogénéité des variances des Fréquences entre les mois à Luçon		Bartlett	p
Abondance	<i>Scrobicularia plana</i>	22,10	0,036
	<i>Macoma balthica</i>	19,34	0,081
	<i>Abra tenuis</i>	4,75	0,966
Biomasse	<i>Scrobicularia plana</i>	29,35	0,003
	<i>Macoma balthica</i>	17,12	0,145
	<i>Abra tenuis</i>	4,64	0,969

-5. Estimation du niveau trophique à partir des rapports isotopiques de l'azote

Après avoir estimé l'enrichissement moyen des tissus du prédateur par rapport à sa proie et la signature isotopique de la base trophique (par exemple, le phytoplancton, estimé par Hobson & Welch (1992) à 5,4 ‰), Hobson (1993) a développé un premier **modèle d'estimation du niveau trophique** : $TL = 1 + (\delta^{15}N_c - 5,4) / 3,8$, puis un second modèle prenant en compte le **facteur de discrimination** entre les signatures du consommateur et de sa proie ΔN et le passage de l'échelon trophique de la proie (TL_p) à celui du consommateur (TL_c) :

$$TL_c = TL_p + 1 : TL_c = 2 + (\delta^{15}N_c - \Delta N - 5,4) / 3,8$$

Les facteurs de discrimination entre le rapport isotopique moyen du consommateur et celui de ses proies connues dans la littérature ont été calculés pour chaque compartiment. Ils atteignent 0,35 ‰ chez *Cerastoderma edule*, 2,34 ‰ chez *Hydrobia ulvae*, 3,08 et 3,55 ‰ respectivement chez *Macoma*

balthica et *Scrobicularia plana*, 4,19 et 4,24 ‰ respectivement chez *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii* et enfin 3,33 et 6,24 ‰ respectivement dans le sang et les plumes des limicoles. Le seston a un $\delta^{15}\text{N}$ de 6,4 ‰ sur l'anse de l'Aiguillon. Il est constitué en majorité de phytoplancton, mais aussi d'une part non négligeable de microphytobenthos remis en suspension, de détritus, de bactéries ou de protozoaires. Ce mélange peut faire varier la signature du seston de telle façon qu'il mésestime la signature isotopique du phytoplancton. Nous avons donc utilisé la valeur de la signature phytoplanctonique estimée par Hobson et Welch (1992) à 5,4 ‰ et peu éloignée de la signature phytoplanctonique estimée par Richard (comm. pers.) entre 5 et 6 ‰ dans le pertuis Breton.

$$\text{TLc} = 2 + (\delta^{15}\text{N}_e - \Delta\text{N} - 5,4) / 3,8$$

Les niveaux trophiques obtenus sont cohérents : 2,03 à 2,28 pour les mollusques, des brouteurs (dépositivores) aux filtreurs (suspensivores) avec une valeur moyenne de 2,15 pour les mixtes (dépositivores- suspensivores), 2,63 pour les polychètes prédateurs et 3,11 pour les limicoles. Les valeurs estimées par l'équation d'Hobson (1993) sont également en cohérence avec celles estimées par l'équation d'Ulanovicz (1986) lors de la modélisation du réseau trophique par analyse inverse (voir chapitre 8). Les relations linéaires obtenues entre les niveaux trophiques calculés par ces deux méthodes et la signature du $\delta^{15}\text{N}$ sont significatives (Figure 10-16).

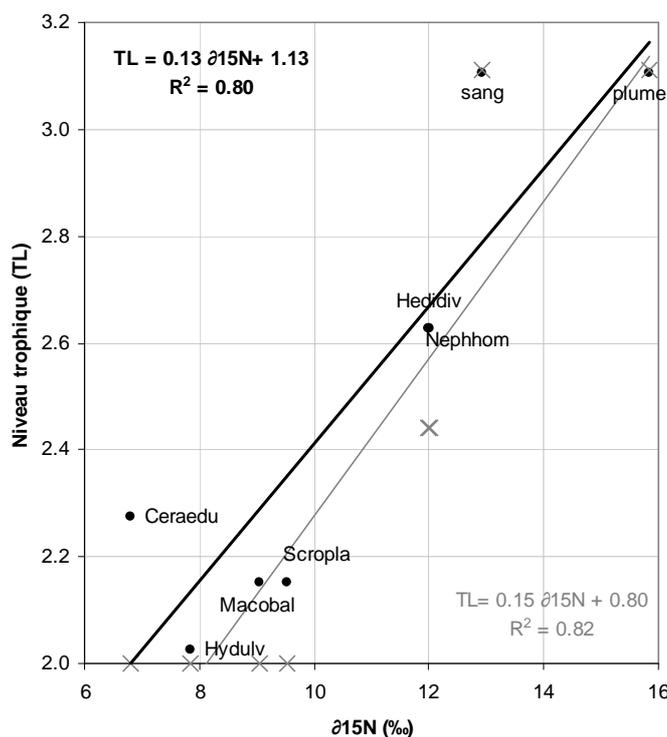


Figure 10-16 Relation entre le niveau trophique et le $\delta^{15}\text{N}$ des différents compartiments ou tissus analysés, selon les modèles de Hobson (1993) comparé au niveau trophique calculé par l'équation de Ulanovicz (1986)

Bibliographie

-. Bibliographie

A

- Aarnio K & Mattila J (2000) Predation by juvenile *Platichthys flesus* (L.) on shelled prey species in a bare sand and a algae habitat. *Hydrobiologia* 440: 347-355
- Abarca-Arenas LG & Ulanowicz RE (2002) The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological Modelling* 149: 285-296
- Adams TS & Sterner RW (2000) The effect of dietary nitrogen content on trophic levels ¹⁵N enrichment. *Limnology and Oceanography* 45: 601-607
- Admiraal W (1984) The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. In: Round FE (ed) Progress in phycological research. Biopress Ltd, Bristol, pp 269-322
- Admiraal W, Peletier H & Zomer H (1982) Observations and experiments on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 14: 471-487
- Afli A & Chenier F (2002) Etat de santé de la macrofaune benthique et rôle des espèces invasives dans le golfe du Morbihan (Bretagne, France). *Vie et Milieu* 52: 43-57
- Albertini-Berhaut J (1973) Biologie des stades juvéniles de téléostéens mugilidae *Mugil auratus* Risso, 1810, *Mugil capito* Cuvier, 1829, et *Mugil saliens* Risso, 1810. I - Régime alimentaire. *Aquaculture* 2: 251-266
- Allesina S & Ulanowicz RE (2004) Cycling in ecological networks: Finn's index revisited. *Ecological Modelling* 28: 227-233
- Almeida PR, Moreira F, Costa JL, Assis CA & Costa MJ (1993) The feeding strategies of *Liza ramada* (Risso, 1826) in fresh and brackish water in the River Tagus, Portugal. *Journal of Fish Biology* 42: 95-107
- Amara R & Bodin P (1995) L'environnement trophique méio-benthique en dehors des nourriceries côtières est-il favorable à l'installation de jeunes soles ? *Oceanologica Acta* 18: 583-590
- Ankar S (1980) Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern Baltic soft bottom. *Ophelia* 1: 31-48
- Annezo JP & Hamon D (1989) Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale en baie de Saint-Brieuc. *IFREMER*, Brest, pp 94 p
- Anonymes (2000) Qualité des eaux littorales des pertuis charentais. Bilan et diagnostic. *DDASS, DDE/CQEL, IFREMER, LBEM*, La Rochelle, pp 130
- Archaux F (2003) Avifaune et changement climatique. *Bird and climate change. Vie et Milieu* 53: 33-41
- Armonies W (1992) Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Marine Ecology-Progress Series* 83: 197-206
- Armonies W (1994) Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48: 291-297
- Armonies W (2000) On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. *Journal of Sea Research* 43: 121-133
- Armonies W & Hellwig-Armonies M (1992) Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 371-378
- Armynot du Châtelet E (2003) Evaluation des possibilités d'utilisation des foraminifères comme bio-indicateurs de pollution dans les environnements paraliques. *Thèse de Doctorat*, Université d'Angers, pp 342
- Armynot du Châtelet E, Debenay JP, Degré D & Sauriau P-G (2004) Utilisation des foraminifères benthiques comme indicateurs de paléo-niveaux marins ? Etude du cas de l'anse de l'Aiguillon. *Comptes Rendus Palevol* 4: 209-223
- Arnoux S, Bhaud M, Cazaux C, Cha JH, Duchene JC, Fraunie P, Marciano G, Martin D, Nattero MJ, Nozais C, Pinedo S, Rey C & Sarda R (1995) Recruitment in the light of biological-physical

- interactions in coastal waters: results of PNDR action at the Arago laboratory in 1994-1995. *Vie et Milieu* 45: 85-105
- Arntz WB (1976) Results and problems of an "unsuccessful" benthos cage predation experiment (Western Baltic). In: Keegan BF, Ceidigh PO & Boaden PJS (eds) 11th European Symposium on Marine Biology: Biology of benthic organisms. Pergamon Press, Galway, pp 31-44
- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Marine Ecology-Progress Series* 39: 251-266
- Atkinson PW, Clark NA, Bell MC, Dare PJ, Clark JA & Ireland PL (2003) Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biological Conservation* 114: 127-141
- Austen MC & Widdicombe S (2006) Comparison of response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 96-104
- Azouzi L, Bourget E & Borcard D (2002) Spatial variation in the intertidal bivalve *Macoma balthica*: biotic variables in relation to density and abiotic factors. *Marine Ecology-Progress Series* 234: 159-170

B

- Bachelet G (1979) Les peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Gironde : évolution annuelle des paramètres démographiques. *Journal de Recherche Océanographique* 4: 1-13
- Bachelet G (1980) Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde Estuary (SW France). *Marine Biology* 59: 105-117
- Bachelet G (1981) Application de l'équation de von Bertalanffy à la croissance du bivalve *Scrobicularia plana*. *Cahiers de Biologie Marine* 22: 291-311
- 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 d'Etat*, Bordeaux 1, pp 478
- Bachelet G (1989) Recruitment in *Abra tenuis* (Montagu) (Bivalvia, Semelidae), a species with direct development and a protracted meiobenthic phase. In: Ryland J.S. & Tyler P.A. (eds) *Reproduction, genetics and distribution of marine organisms (23rd European Marine Biology Symposium, Swansea, Sept 1988)*, Olsen & Olsen, Fredenborg, p23-30
- Bachelet G, Bouchet J-M & Lissalde J-P (1981) Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : Biomasse, productivité et évolution structurale. *Oceanis* 6: 593-620
- Bacher C, Bioteau H & Chapelle A (1995) Modelling the impact of a cultivated oyster population on the nitrogen dynamics: the Thau lagoon case (France). *Ophelia* 42: 29-54
- Bacher C & Sauriau P-G (1990) Structure spatiale et cartographie des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron: première approche par la méthode du krigeage Shellfish Life Histories and Shellfishery Models, ICES Marine Science Symposia, Moncton New Brunswick, pp 231-246
- Backwell PRY, O'Hara PD & Christy JH (1998) Prey availability and selective foraging in shorebirds. *Animal Behaviour* 55: 1659-1667
- Baillie PW & Welsh BL (1980) The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 10: 165-180
- Baird D & Heymans JJ (1996) Assessment of ecosystem changes in response to freshwater inflow of the Kromme River Estuary, St. Francis Bay, South Africa: a network analysis approach. *Water SA* 22: 307-318
- Baird D, McGlade JM & Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biologic* 333: 15-29
- Baird D & Milne H (1981) Energy flow in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13: 455-472
- Baird D & Ulanowicz RE (1989) The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecological Monographs* 59: 329-364

- Baird D & Ulanowicz RE (1993) Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Marine Ecology-Progress Series* 99: 221-237
- Baker MC & Baker AEM (1973) Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecological Monographs* 43: 193-212
- Balsam WL, Deaton BC & Damuth JE (1998) The effects of water content on diffuse reflectance spectrophotometry studies of deep-sea sediment cores. *Marine Geology* 149: 177-189
- Banse K & Mosher S (1980) Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs* 50: 355-379
- Barbosa A & Moreno E (1999) Evolution of foraging strategies in shorebirds: an ecomorphological approach. *The Auk* 116: 712-725
- Barillé A-L (1996) Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton. *Thèse de doctorat*, Université d'Aix-Marseille II, pp 286
- Barreau G (2000) Apport de l'altimétrie par laser aéroporté à la cartographie des estrans. *Ifremer, DESS applications des technologies spatiales de l'ULP Strasbourg*, pp 67
- Beadman HA, Kaiser MJ, Galanidi M, Shucksmith R & Willows RI (2004) Changes in species richness with stocking density of marine bivalves. *Journal of Applied Ecology* 41: 464-475
- Bearhop S, Thompson DR, Waldron S, Russell IC, Alexander G & Furness RW (1999) Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology* 36: 75-84
- Bearhop S, Votier SC, Ross BP, Furness RW, Hamer KC, Gray CM, Thompson DR, Phillips RA & Waldron S (2001) Annual variation in Great Skua diets: The importance of commercial fisheries and predation on seabirds revealed by combining dietary analyses. *Condor* 103: 802-809
- Bearhop S, Waldron S, Thompson D & Furness R (2000) Bioamplification of mercury in Great Skua *Catharacta skua* chicks: the influence of trophic status as determined by stable isotope signatures of blood and feathers. *Marine Pollution Bulletin* 40: 181-185
- Bearhop S, Waldron S, Votier SC & Furness RW (2002) Factors that influence assimilation rates and fractionation of Nitrogen and Carbon isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 451-458
- Beaudoin CP, Tonn WM, Prepas EE & Wassenaar LI (1999) Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia* 120: 386-396
- Bendoricchio G & Jorgensen SE (1997) Exergy as goal function of ecosystems dynamic. *Ecological Modelling* 102: 5-15
- Bengtson SA & Svensson B (1968) Feeding habitat of *Calidris alpina* L. and *C. minuta* L. (Aves) in relation to the distribution of marine shore invertebrates. *Oikos* 19: 152-157
- Beukema JJ (1979) Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 37-45
- Beukema JJ (1980) Calcimass and carbonate production by Molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: I. The tellinid bivalve *Macoma balthica*. *Netherlands Journal of Sea Research* 14: 323-338
- Beukema JJ (2002) Expected changes in the benthic fauna of Wadden Sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence. *Journal of Sea Research* 47: 25-39
- Beukema JJ, Cadee GC & Jansen JJM (1977) Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food. In: Keegan BF, Ceidigh PO & Boaden PJS (eds) *Biology of benthic organisms (11th European Symposium on Marine Biology, 1976)*. Pergamon press, Oxford, Galway, pp 69-77
- Beukema JJ & De Bruin W (1979) Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 11: 42-55
- Beukema JJ & De Vlas M (1989) Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Marine Ecology-Progress Series* 52: 193-200
- Beukema JJ & Dekker R (2003) Redistribution of spat-sized *Macoma balthica* in the Wadden Sea in

- cold and mild winters. *Marine Ecology Progress Series* 265: 117-122
- Beukema JJ, Essink K & Dekker R (2000) Long-term observations on the dynamics of three species of polychaetes living on tidal flats on the Wadden Sea: the role of the weather and predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology* 69: 31-44
- Beukema JJ, Essink K, Michaelis H & Zwarts L (1993) Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: How predictable is this food source for birds? Shorebirds and the Availability of Their Benthic Prey, Texel (Netherlands), pp 319-330
- Beukema JJ, Flach EC, Dekker R & Starink M (1999) A long-term study of the recovery of the macrozoobenthos on large defaunated plots on a tidal flat in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 42: 235-254
- Beukema JJ & Meehan BW (1985) Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica*. *Marine Biology* 90: 27-33
- Bibby CJ, Burgess ND & Hill DA (2001) Birds census techniques. Academic Press, pp 250
- BirdLifeInternational (2004) Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. BirdLife Conservation Series No. 12, Cambridge, UK, <http://birdsineurope.birdlife.org>, pp 374
- Blanchard F, LeLoc'h F, Hily C & Boucher J (2004) Fishing effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna on the Bay of Biscay coast of France. *Marine Ecology-Progress Series* 280: 249-260
- Blanchard GF & 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
- Blanchard GF, Guarini J-M, Bacher C & Huet V (1998) Contrôle de la dynamique à court terme du microphytobenthos intertidal par le cycle exondation-submersion. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris* 321: 501-508
- Blanchard GF, Guarini J-M, Gros P & Richard P (1997) Seasonal effect of the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *Journal of Phycology* 33: 723-728
- Blanchard GF, Guarini J-M, Orvain F & Sauriau P-G (2001) Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 264: 85-100
- Blanchard GF, Guarini J-M, Provot L, Richard P & Sauriau P-G (2000) Measurement of ingestion rate of *Hydrobia ulvae* (Pennant) on intertidal epipellic microalgae: the effect of mud snail density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255: 247-260
- Blanchard GF, Paterson DM, Stal LJ, Richard P, Galois R, Huet V, Kelly J, Honeywill C, De Brouwer JFC, Dyer K, Christie M & Seguignes M (1999) The effect of geomorphological structures on potential biostabilisation by microphytobenthos on intertidal mudflats. *Continental Shelf Research*: 1243-1256
- Blanchard GF, Simon-Bouhet B & Guarini J-M (2002) Properties of the dynamics of intertidal microphytobenthic biomass. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 82: 1-2
- Bloom SA (1980) An intertidal soft-sediment avian enclosure which minimizes sediment alterations. *Marine Ecology-Progress Series* 3: 79-81
- Boates JS & Smith PC (1989) Crawling behaviour of the amphipod *Corophium volutator* and foraging by semipalmated sandpipers, *Calidris pusilla*. *Canadian Journal of Zoology* 67: 457-462
- Boileau N, Corre F, Delaporte P & Saillard G (2002) Feeding ecology of the curlew *Numenius arquata* in winter in the bay of Marennes-Oléron (Western France) Annual conference of the wader study group, Jurator, Poland, pp 17
- Boschker HTS, De Brouwer JFC & Cappenberg TE (1999) The contribution of macrophyte-derived organic matter to microbial biomass in salt-marshes sediments: Stable carbon isotope analysis of microbial biomarkers. *Limnology and Oceanography* 44: 309-319
- Boschker HTS, Wielemaker A, Schaub BEM & Holmer M (2000) Limited coupling of macrophyte production and bacterial carbon cycling in the sediments of *Zostera* spp. meadows. *Marine Ecology Progress Series* 203: 181-189

- Bouchet V, Debenay J-P, Sauriau P-G, Radford-Knoery J & Soletchnik P (soumis) Behavior of benthic foraminifera during a temperature-induced dystrophic crisis affecting Pacific oysters in Marennes-Oléron Bay (French Atlantic Coast): implications for their use as proxies in oyster farming areas. *Marine Micropaleontology*
- Bouillon S, Koedam N, Baeyens W, Satyanarayana B & Dehairs F (2002a) Selectivity of subtidal benthic invertebrate communities for local microalgal production in an estuarine mangrove ecosystem during the post-monsoon period. *Journal of Sea Research* 351: 133-144
- Bouillon S, Raman AV, Dauby P & Dehairs F (2002b) Carbon and nitrogen stable isotope ratios of subtidal benthic invertebrates in an estuarine mangrove ecosystem (Andhra Pradesh, India). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54: 901-913
- Bouma H, Duiker JM, De Vries PP, Herman PMJ & Wolff WJ (2001) Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *Journal of Sea Research* 45: 79-93
- Boysen-Jensen P (1919) Valuation of the Limfjord, 1. Studies on the fish-food in the Limfjord 1907-1917, its quantity, variation and annual production. *Report of the Danish Biological Station* 26: 3-44
- Brando VE, Ceccarelli R, Libralato S & Ravagnan G (2004) Assessment of environmental management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecological Modelling* 172: 213-232
- Brey T, Rumohr H & Ankar S (1988) Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 117: 271-278
- Bruinzeel LW, Piersma T & Kersten M (1999) Low costs of terrestrial locomotion in waders. *Ardea* 87: 199-205
- Bruslé J (1981) Food and feeding in grey mullets. In: Oren OH (ed) Aquaculture of grey mullets. Cambridge University Press, Cambridge, pp 185-217
- Bryant DM (1979) Effects of prey density and site character on estuary usage by overwintering waders (*Charadrii*). *Estuarine, Coastal and Marine Science* 9: 369-384
- Burger J, Hahn DC & Chase J (1979) Aggressive interactions in mixed-species flocks of migrating shorebirds. *Animal Behaviour* 27: 459-469
- Burger J, Niles L & Clark KE (1996) Importance of beach, mudflat and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biological Conservation* 79: 283-292
- Burkill PH (1982) Ciliates and other microplankton components of a nearshore food-web: standing stocks and production processes. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris* 58: 335-350
- Burton NHK, Evans PR & Robinson A (1995) Effects on shorebird numbers of disturbance, the loss of a roost site and its replacement by an artificial island at Hartlepool, Cleveland. *Biological Conservation* 77: 193-201

C

- Cabana G & Rasmussen JB (1994) Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372: 255-257
- Cabral H & Murta AG (2004) Effects of sampling design on abundance estimates of benthic invertebrates in environmental monitoring studies. *Marine Ecology Progress Series* 276: 19-24
- Cabral JA, Pardal MA, Lopes RJ, Murias T & Marques JC (1999) The impact of macroalgal blooms on the use of the intertidal area and feeding behaviour of waders (*Charadrii*) in the Montego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica* 20: 417-427
- Caccamise DF, Reed LM, Castelli PM, Wainright S & Nichols TC (2000) Distinguishing migratory and resident Canada geese using stable isotope analysis. *Journal of Wildlife Management* 64: 1084-1091
- Caddy JF (1967) Maturation of gametes and spawning in *Macoma balthica* (L.). *Canadian Journal of Zoology* 45: 955-965
- Caldow RWG, Beadman HA, McGrorty S, Kaiser MJ, Goss-Custard JD, Mould K & Wilson A (2003) Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Marine Ecology-Progress Series* 259: 173-183

- Callame B (1961) Contribution à l'étude du milieu meuble intercotidal (Côtes Charentaises). *Travaux du Centre de Recherches et d'Etudes Océanographiques* 6: 1-118
- Cambrony M (1983) Recrutement et biologie des stades juvéniles de Mugilidae (Poissons, Téléostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Salses-Leucate, Lapalme, Bourgidou). *Thèse de Doctorat*, Université de Perpignan, pp 285
- CANOCO Version 4.5 A (2003) Biometris - quantitative methods in the life and earth sciences. Ter Braak, C.J.F., Plant Research International, Wageningen University and Research Centre, the Netherlands
- Caradec S, Grossi V, Hulth S, Stora G & Gilbert F (2004) Macrofaunal reworking activities and hydrocarbon redistribution in an experimental sediment system. *Journal of Sea Research* 52: 199-210
- Cariou-Le Gall V & Blanchard GF (1995) Monthly HPLC measurements of pigment concentration from an intertidal muddy sediment of Marennes-Oléron Bay, France. *Marine Ecology-Progress Series* 121: 171-179
- Cassifour P (1975) Contribution à l'étude de la biologie des Mugilidés des réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. *Thèse de Doctorat*, Université de Bordeaux 1
- Castel J & Lasserre P (1982) Régulation biologique du méiobenthos d'un écosystème lagunaire par un élevage expérimental en soles (*Solea vulgaris*). In: SCOR/IABO/UNESCO (ed) Symposium international sur les lagunes côtières. *Oceanol. Acta*, Bordeaux, pp 243-251
- Chamberlain CP, Bensch S, Feng X, Akesson S & Andersson T (2000) Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters. *Proceedings of The Royal Society of London - Series B Biological Sciences* 267: 43-48
- Chardy P & Dauvin J-C (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation ANALYSIS. *Marine Ecology-Progress Series* 81: 147-161
- Chardy P, Gros P, Mercier H & Monbet Y (1993) Benthic carbon budget for the Bay of Saint Briec (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanologica Acta* 16: 687-694
- Cherel Y, Hobson KA & Hassani S (2005) Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 106-115
- Cherel Y, Hobson KA & Weimerskirch H (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122
- Chessel D, Lebreton JD & Yoccoz N (1987) Propriétés de l'Analyse Canonique des Correspondances ; une illustration en hydrobiologie. *Revue de Statistique Appliquée* 35: 55-72
- Chisholm BS, Nelson DE & Schwarcz HP (1982) Stable-carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science* 216
- Christensen PB (1994) Energy-based Ascendancy. *Ecological Modelling* 72: 129-144
- Christensen V (1995) Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling* 77: 3-32
- Colijn F & De Jonge VN (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine Ecology-Progress Series* 14: 185-196
- Collins MR (1981) The feeding periodicity of striped mullet, *Mugil cephalus* L., in two Florida habitats. *Journal of Fish Biology* 19: 307-315
- Colwell MA & Landrum SL (1993) Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *The Condor* 95: 94-103
- Connolly RM, Guest MA, Melville AJ & Oakes JM (2004) Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis. *Oecologia* 138: 161-167
- Costa MH, Catarino F & Bettencourt A (2001) The role of salt marshes in the estuary (Portugal). In: netherlands Kappit (ed) Wetlands ecology and management, pp 121-134
- Costanzo SD, O'Donohue MJ & Dennison WC (2004) Assessing the influence and distribution of shrimp pond effluent in a tidal mangrove creek in North-east Australia. *Marine Pollution Bulletin* 48: 514-525
- Coull BC (1990) Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Transactions of the American Microscopical Society* 109: 233-246
- Craig H (1953) The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 3: 53-92

- Cramp S, Simmons K, Brooks DJ, Collar N, Dunn E, Gillmor R, Hollom P, Hudson R, Nicholson E, Ogilvie M, Olney P, Roselaar C, Voous D, Wallace J & Wilson M (1983) Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic. Oxford university press, pp 949
- Cresswell W (1994) Age-dependent choice of redshank (*Tringa totanus*) feeding location: profitability or risk ? *Journal of Animal Ecology* 63: 589-600
- Crooks S (2004) The effect of sea-level rise on coastal geomorphology. *Ibis* 146: 18-20
- Cuker BE (1983) Grazing and nutrient interactions in controlling activity and composition of the epilithic algal community of an arctic lake. *Limnology and Oceanography* 28: 133-141

D

- Daborn GR, Amos CR, Brylinski M, Christian H, Drapeau G, Faas RW, Grant J, Long B, Paterson DM, Perillo GME & Piccolo MC (1993) An ecological cascade effect: migratory birds affect stability of intertidal sediments. *Limnology and Oceanography* 38: 225-231
- Dame RF (1996) Ecology of marine bivalves. An ecosystem approach. Dame, R. F., CRC Press, pp 254
- Dame RF & Prins TC (1998) Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquatic Ecology* 31: 409-421
- Dankers N & Beukema JJ (1981) Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. *In: Dankers N, Kühn H & Wolff WJ (eds) Invertebrates of the Wadden Sea, Balkema, Rotterdam, pp 69-103*
- Dardignac-Corbeil MJ (1996) La mytiliculture dans le pertuis Breton, Synthèse des travaux réalisés de 1980 à 1992. *Rapport IFREMER DRV/RA 96-10*, pp 96
- Dauvin JC & Joncourt M (1989) Energy values of marine benthic invertebrates from the Western English Channel. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 69: 589-595
- Davey JT (1993) Macrofaunal community bioturbation along an estuarine gradient. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27: 147-153
- Day JJW, Hall CAS, Kemp MW & Yanez-Arancibia A (1989) Estuarine ecology. Wiley, J. Sons, New-York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, pp 558
- De Deckere EMGT, Tholhurst TJ & De Brouwer JFC (2001) Destabilization of cohesive intertidal sediments by infauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53: 665-669
- De Jonge VN (1999) Importance of temporal and spatial scales in applying biological and physical process knowledge in coastal management, an example for the Ems estuary. *Continental Shelf Research* 20: 1655-1686
- De Jonge VN & Colijn F (1994) Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems Estuary. *Marine Ecology-Progress Series* 4: 9-21
- de Montaudouin X & Sauriau P-G (2000) Contribution to a synopsis of marine species richness in the pertuis charentais sea with new insights in soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oleron bay. *Cahiers de Biologie Marine* 41: 181-222
- De Mora S, Fowler SW, Wyse E & Azemard S (2004) Distribution of heavy metals in marine bivalves, fish and coastal sediments in the Gulf of Oman. *Marine Pollution Bulletin* xxx: xxx-xxx
- De Wilde PAWJ (1975) Influence of temperature on behaviour, energy metabolism, and growth of *Macoma balthica* (L.). *In: Barnes H (ed) Proc. 9th European marine biology Symposium. Aberdeen University Press, pp 239-356*
- De Wilde PAWJ & Berghuis EM (1978) Laboratory experiments on the spawning of *Macoma balthica*; its implication for production research. *In: Mc Lusky DSL & Berry AJ (eds) Physiology and Behaviour of Marine Organisms. Pergamon press, Oxford, pp 375-384*
- Deceuninck B & Mahéo R (2000) Synthèse des dénombrements et analyse des tendances des limicoles hivernant en France 1978-1999. *LPO/Wetlands International - WI/LPO/DNP*, pp 83
- Degré D (2001) Dynamique de population de *Scrobicularia plana* (da Costa, 1778) sur la vasière de Montportail-Brouage (Marennes-Oléron, France). *Mémoire de DEA Exploitation Durable des Ecosystèmes Littoraux, Université de la Rochelle, CREMA l'Houmeau*, pp 41
- Degré D, Leguerrier D, Arminot du Châtelet E, Rzeznik J, Auguet J-C, Dupuy C, Marquis E, Fichet

- D, Struski C, Joyeux E, Sauriau P-G & Niquil N (2006) Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69: 107-124
- Degré D, Sauriau P-G & Haubois A-G (2003) Variabilité temporelle des peuplements de bivalves et de la structure de population de *Scrobicularia plana* sur la vasière de Montportail-Brouage (S-O, France). *Journal de Recherche Océanographique* 1-2: 28-33
- Dekinga A & Piersma T (1993) Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird Study* 40: 144-156
- Dekker R & Beukema JJ (1993) Dynamics and growth of a bivalve, *Abra tenuis*, at the northern edge of its distribution. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 73: 497-511
- Dekker R & Beukema JJ (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
- Del Giorgio PA & France RL (1996) Ecosystem-specific patterns in the relationship between zooplankton and POM or microplankton $\delta^{13}\text{C}$. *Limnology and Oceanography* 41: 359-365
- del Monte-Luna P, Brook BW, Zetina-Rejon MJ & Cruz-Escalona VH (2004) The carrying capacity of ecosystems. *Global Ecology & Biogeography* 13: 485-498
- DeNiro MJ & Epstein S (1977) Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197: 261-263
- DeNiro MJ & Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta* 42: 495-506
- DeNiro MJ & Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta* 45: 341-351
- Desprez M, Ducrotoy J-P & Sylvand B (1986) Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia* 142: 249-270
- Desroy N & Retière C (2002) The influence of structure and dynamics of infaunal predator populations on predatory activity : the example of *Nephtys hombergii*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 445-453
- Dhondt AA (1988) Carrying capacity: a confusing concept. *Acta Oecologica* 9: 337-346
- Dias MP, Granadeiro JP, Lecoq M, Santos CD & Palmeirim JM (2006) Distance to high-tide roosts constrains the use of foraging areas by dunlins: Implications for the management of estuarine wetlands. *Biological Conservation in press*
- Dierschke V, Kube J, Probst S & Brenning U (1999a) Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic Sea, 1. Habitat use and food selection. *Journal of Sea Research* 42: 49-64
- Dierschke V, Kube J & Rippe H (1999b) Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic sea, 2. Spatial and temporal variations in the harvestable fraction of their favourite prey *Hediste diversicolor*. *Journal of Sea Research* 42: 65-82
- Dietz MW, Dekinga A, Piersma T & Verhulst S (1999) Estimating organ size in small migrating shorebirds with ultrasonography: an intercalibration exercise. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 28-37
- Dittmann S (2002) Stuck in the mud. *Invited essay. Revista de Biologia Tropical* 50: 865-868
- Donali E, Olli K, Heiskanen A-S & Andersen T (1999) Carbon flow patterns in the planktonic food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: a reconstruction by the inverse method. *Journal of Marine Systems* 23: 251-268
- Dorel D & Désaunay Y (1991) Comparison of three *Solea solea* (L.) nursery grounds of the Bay of Biscay: distribution, density and abundance of -group and I-group. *CIEM CM 1991/G 75*
- Dörjes J, Michaelis H & Rhode B (1986) Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142: 217-232
- Dowd M (2005) A bio-physical coastal ecosystem model for assessing environmental effects of marine bivalve aquaculture. *Ecological Modelling* 183: 323-346
- Drake P & Arias AM (1996) The effect of epibenthic predators and macroalgal cover on the benthic

macroinvertebrate community of a shallow lagoon in the bay of Cadiz (SW Spain). *Hydrobiologia* 333: 165-180

Dyer KR (1973) Estuaries: A physical introduction. Willey, J. & Sons, Chichester, pp 140

E

Eisma D & Ridderinkhof H (1998) Sediment transport in intertidal areas. *In*: Eisma D (ed) Intertidal deposits: river mouths, tidal flats, and coastal lagoons. The Netherlands: Utrecht University, pp 345-360

Eldridge PM, Cifuentes LA & Kaldy JE (2005) Development of a stable-isotope constraint system for estuarine food-web models. *Marine Ecology-Progress Series* 303: 73-90

Elkaïm B (1976) Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg 1. unités indicatrices infralittorales. *Vie et Milieu* 26: 107-169

Ellingsen KE (2002) Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology-Progress Series* 232: 15-27

Enjalbert H (1960) Les pays aquitains, 1ère partie : le modèle et les sols. Biere, Bordeaux

Ens BJ & Goss-Custard JD (1984) Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *Journal of Animal Ecology* 53: 217-231

Ens BJ, Kersten M, Brenninkmeijer A & Hulscher JB (1992) Territory quality, parental effort, and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 61: 703-715

Ens BJ, Piersma T & Drent RH (1994) The dependence of waders and waterfowl migrating along the East Atlantic Flyway on their coastal food supplies: what is the most profitable research programme? *Ophelia Suppl.* 6: 127-151

Ens BJ, Piersma T, Wolff WJ & Zwarts L (1990) Homeward bound: problems waders face when migrating from the banc d'Arguin, Mauritania, to their northern breeding grounds in spring. *Ardea* 78: 1-16

Escaravage V, Garcia ME & Castel J (1989) The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). *In*: *Topics in marine biology. Ros J.D. (ed) Scient. Mar.* 53: 551-559

Escofier B & Pagès J (1990) Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. Bordas, Paris, pp 267

Essink K, Beukema JJ, Coosen J, Craeymeersch JA, Ducrotoy J-P, Michaelis H & Robineau B (1991) Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana* da Costa: comparisons in time and space. *In*: Elliott M & Ducrotoy J-P (eds) Estuaries and Coasts: spatial and temporal intercomparisons. ECSA 19 Symposium. Olsen & Olsen, pp 167-172

Evans Ogden LJ, Hobson KA & Lank DB (2004) Blood isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) turnover and diet-tissue fractionation factors in captive Dunlin (*Calidris alpina pacifica*). *The Auk* 121: 170-177

Evans PR (1976) Energy balance and optimal foraging strategies: some implications for their distributions and movements in non-breeding season. *Ardea* 64: 117-139

Evans PR, Herdson DM, Knights PJ & Pienkowski MW (1979) Short-term effects of reclamation of part of Seal Sands Teesmouth, on wintering waders and shelduck. I. Shorebird diets, invertebrate densities and the impact of predation on the invertebrates. *Oecologia* 41: 183-206

F

Fairbridge RW (1980) The estuary: its definition and geodynamic cycle. *In*: Olausson E & Cato I (eds) Chemistry and biogeochemistry of estuaries. Willey, J. & Sons, Chichester, pp 1-35

Fantle MS, Dittel AI, Schwalm SM, Epifanio CE & Fogel ML (1999) A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120: 416-426

Farmer A, Abril M, Fernandez M, Torres J, Kester C & Bern C (2004) Using stable isotopes to associate migratory shorebirds with their wintering locations in Argentina. *Ornitologia Neotropical* 15: 1-8

Farmer A, Rye R, Landis G, Bern C, Kester C & Ridley I (2003) Tracing the pathways of neotropical

- migratory shorebirds using stable isotopes: a pilot study. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39: 169-177
- Fath BD (2004) Distributed control in ecological networks. *Ecological Modelling* 179: 235-245
- Fath BD & Patten BC (1998) Network synergism: Emergence of positive relations in ecological systems. *Ecological Modelling* 107: 127-143
- Fath BD & Patten BC (1999) Quantifying resource homogenization using network flow analysis. *Ecological Modelling* 123: 193-205
- Faure G (1969) Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte charentaise. In: 7e M (ed) Station marine d'Endoume, Marseille, pp 751-778
- Faury N, Razet D, Soletchnik P, Goulletquer P, J. R & J.. G (1999) Hydrologie du bassin de Marennes-Oléron. Analyse de la banque de données "RAZLEC" 1977-1995. *IFREMER/DRV/RA/LCPC/RST/99-12*, pp 53
- Fenchel T & Kofoed JH (1976) Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (*Hydrobiidae*). *Oikos* 27: 367-376
- Ferns PN, Rostron DM & Siman HY (2000) Effects of mechanical cockle harvesting on intertidal communities. *Journal of Applied Ecology* 37: 464-474
- Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology* 56: 363-380
- Fitzpatrick S & Bouchez B (1998) Effects of recreational disturbance on the foraging behaviour of waders on a rocky beach. *Bird Study* 45: 157-171
- Fizzala X (2001) Quantification *in situ* de l'impact du broutage des mulets sur la biomasse microphytobenthique de la vasière intertidale de Brouage et estimation de leurs ressources trophiques par analyse des rapports isotopiques (C,N). *Mémoire de DEA Exploitation Durable des Ecosystèmes Littoraux, Université de la Rochelle, CREMA l'Houmeau*, pp 37
- Flemming BW (2000) A revised textural classification of gravel-free muddy sediments on the basis of ternary diagrams. *Continental Shelf Research* 20: 1125-1137
- Focken U & Becker K (1998) Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food web using $\delta^{13}\text{C}$ data. *Oecologia* 115: 337-343
- France RL (1994) Nitrogen isotopic composition of marine and freshwater invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 115: 205-207
- France RL (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* 124: 307-312
- France RL & Schlaepfer MA (2000) ^{13}C and ^{15}N depletion in components of a foodweb from an ephemeral boreal wetland compared to boreal lakes: putative evidence for microbial processes. *Hydrobiologia* 439: 1-6
- Fretwell SC (1987) Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50: 291-301
- Fretwell SD & Lucas HL (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36
- Frontier S & Pichod-Viale D (1991) Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris, pp 392
- Fry B (1999) Using stable isotopes to monitor watershed influences on aquatic trophodynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 2167-2171
- Fry B & Allen YC (2003) Stable isotopes in zebra mussels as bioindicators of river-watershed linkages. *River Research and Applications* 19: 683-696
- Fuller BT, Fuller JL, Sage NE, Harris DA, O'Connell TC & Hedges REM (2004) Nitrogen balance and $\delta^{15}\text{N}$: why you're not what you eat during pregnancy. *Rapid communications in mass spectrometry* 18: 2889-2896

G

- Galois R, Blanchard G, Seguignes M, Huet V & Joassard L (2000) Spatial distribution of sediment particulate organic matter on two estuarine intertidal mudflats: a comparison between Marennes-Oléron Bay (France) and the Humber Estuary (UK). *Continental Shelf Research* 20: 1199-1217
- Galois R, Richard P & Fricourt B (1996) Seasonal variations in suspended particulate matter in the

- Marennes-Oléron Bay, France, using lipids as biomarkers. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 43: 335-357
- Gannes LZ, O'Brien DM & Martínez del Rio C (1997) Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78: 1271-1276
- Gaye-Siessegger J, Focken U, Muetzel S, Abel H-J & Becker K (2004) Feeding level and individual metabolic rate affect $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ value in carp: implications for food web studies. *Oecologia* 138: 175-183
- Géhu JM & Géhu-Franck J (1982) Etude phytosociologique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés salés et saumâtres de la façade atlantique française. *Bulletin d'Ecologie* 13: 357-386
- Gerdol V & Hughes RG (1993a) The effect of *Corophium volutator* on the abundance of benthic diatoms, bacteria and sediment stability in two estuaries of south eastern England. *Marine Ecology-Progress Series* 114: 109-115
- Gerdol V & Hughes RG (1993b) The effect of the amphipod *Corophium volutator* on the colonisation of mud by the halophyte *Salicornia europaea*. *Marine Ecology-Progress Series* 97: 61-69
- Gerdol V & Hughes RG (1993c) Feeding behaviour and diet of *Corophium volutator* in an estuary in southeastern England. *Marine Ecology-Progress Series* 114: 103-108
- Gerlach SA (1971) On the importance of meiofauna for benthos communities. *Oecologia* 6: 176-190
- Ghashghaie J, Tcherkez G, Cornic G & Deleens E (2001) Utilisation de la spectrométrie de masse isotopique en physiologie végétale. www.isv.cnrs-gif.fr/ebv/ghashghaie.pdf
- Gibbs PE (1984) The Population Cycle of the bivalve *Abra tenuis* and its mode of reproduction. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 64: 791-800
- Giere O (1993) Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin, pp 328
- Gleason DF & Wellington GM (1988) Food resources of postlarval brown shrimp (*Penaeus aztecus*) in a Texas salt marsh. *Marine Biology* 97: 329-337
- Glémarec M (1969) Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse de Doctorat d'Etat, Sciences Naturelles*, Université de Paris, pp 167
- Glémarec M (1988) Les facteurs déterminant la distribution des bivalves actuels sur les plateformes Nord-Est atlantiques. *Géologie Méditerranéenne* 142: 159-170
- Glémarec M (1993) Variabilité temporelle des systèmes littoraux. *Journal de Recherche Océanographique* 18: 19-23
- Goericke R, Montoya JP & Fry B (1994) Physiology of isotopic fractionation in algae and cyanobacteria. In: Lajtha K & Michener RH (eds) Stable isotopes in ecology and environmental sciences. Blackwell Scientific publications, Oxford, pp 187-220
- Gonzalez-Oreja JA & Saiz-Salinas JI (1999) Loss of heterotrophic biomass structure in an extreme estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48: 391-399
- Goss-Custard JD (1969) The winter feeding ecology of the Redshank *Tringa totanus*. *Ibis* 111: 338-355
- Goss-Custard JD (1976) Variation in the dispersion of redshank *Tringa totanus* on their winter feeding grounds. *Ibis* 118: 257-263
- Goss-Custard JD (1977a) The ecology of the Wash III. Density-related behaviour and the possible effects of a loss of feeding grounds on wading birds (*Charadrii*). *Journal of Applied Ecology* 14: 721-739
- Goss-Custard JD (1977b) The energetics of prey selection by redshank *Tringa totanus* (L.), in relation to prey density. *Journal of Animal Ecology* 46: 1-19
- Goss-Custard JD (1977c) Optimal foraging and the size selection of worms by redshank (*Tringa totanus* L.) in the field. *Animal Behaviour* 25: 10-29
- Goss-Custard JD (1978) Role of winter food supplies in the population ecology of common British wading birds. *Verh. Orn. Ges. Bayern* 23: 125-146
- Goss-Custard JD (1985) Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In: Sibly RS & Smith RH (eds) Behavioural Ecology: Ecological consequences of animal behaviour. Blackwell Scientific, Oxford, pp 169-188
- Goss-Custard JD, Caldow RWG, Clarke RT, Le V. Dit Durell SEA, Urfi J & West AD (1994) Consequences of habitat loss and change to populations of wintering migratory birds:

- predicting the local and global effects from studies of individuals. *Ibis* 137: S56-S66
- Goss-Custard JD, Jenyon RA, Jones RE, Newberry PE & Williams RIB (1977a) 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 JD, Kay DG & Blindell RM (1977b) The density of migratory and overwintering Redshank *Tringa totanus* and Curlew *Numenius arquata* in relation to the density of their prey in south-east England. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 5: 497-510
- Goss-Custard JD, Le V. D, Durell SEA & Ens BJ (1982) Individual differences in aggressiveness and food stealing among wintering oystercatchers *Haematopus ostralegus* L. *Animal Behaviour* 30: 917-928
- Goss-Custard JD, Stillman RA, West AD, Caldow RWG & McGrorty S (2002) Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation* 105: 27-41
- Goss-Custard JD & Yates MG (1992) Towards predicting the effect of salt-marsh reclamation of feeding birds of the Wash. *Journal of Applied Ecology* 29: 330-340
- Gouleau D (1975) Les premiers stades de la sédimentation sur les vasières littorales atlantiques. *Thèse de Sciences Naturelles*, Université de Nantes, pp 2 vol., 241 p., 123 p.
- Gouletquer P & Héral M (1997) Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. In: MacKensie CL, Bunell VG & Rosenfield A (eds) The history, present condition, and future of the Molluscan fisheries of North America and Europe. NOAA Technical Report NMFS 129, Department of Commerce, Seattle, Washington, pp 137-164
- Gouletquer P & Le Moine O (2002) Shellfish farming and Coastal Zone Management (CZM) development in Marennes-Oléron Bay and Charentais Sounds (Charente-Maritime, France): A review of recent developments. *Aquaculture International* 10: 507-525
- Grant J (1984) Sediment microtopography and shorebird foraging. *Marine Ecology-Progress Series* 19: 293-296
- Gray JS (1997) Marine biodiversity : patterns, threats and conservation needs. *Biological Conservation* 6: 153-175
- Green J (1957) The growth of *Scrobicularia plana* (da costa) in the Gwendraeth estuary. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 36: 41-47
- Grey J, Jones RI & Sleep D (2000) Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia* 123: 232-240
- Grey J, Jones RI & Sleep D (2001) Seasonal changes in the importance of the source of organic matter to the diet of zooplankton in Loch Ness, as indicated by stable isotope analysis. *Limnology and Oceanography* 46: 505-513
- Grimm NB (1995) Why link species and ecosystems ? A perspective from ecosystem ecology. In: Jones CG & Lawton JH (eds) Linking species and ecosystems. Chapman & Hall, New-York, pp 5-15
- Gruet Y & Sauriau P-G (1994) Paléoenvironnements holocènes du marais poitevin (littoral atlantique, France): reconstitution d'après les peuplements malacologiques. *Quaternaire* 5: 85-94
- Guarini JM, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Richard P, Gouleau D, Galois R, Prou J & Sauriau P-G (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology-Progress Series* 166: 131-141
- Guarini JM, Blanchard GF & Gros P (2000a) Quantification of the microphytobenthic primary production in European intertidal mudflats - a modelling approach. *Continental Shelf Research* 20: 1771-1788
- Guarini J-M, Blanchard GF, Gros P, Gouleau D & Bacher C (2000b) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine Ecology-Progress Series* 195: 291-303
- Guarini JM, Blanchard GF, Gros P & Harrison SJ (1997) Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. *Marine Ecology-Progress Series* 153: 25-36
- Guarini JM, Gros P, Blanchard GF, Richard P & Fillon A (2004) Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *Journal of Sea Research* 52: 241-258

- Guelorget O & Mazoyer-Mayère C (1983) Croissance, biomasse et production de *Scrobicularia plana* dans une lagune méditerranéenne : l'étang du Prévost à Palavas (Hérault, France). *Vie Marine* 5: 13-22
- Guérault D, Dorel D & Désaunay Y (1996) Cartographie des nourriceries littorales de poissons du Golfe de Gascogne. *IFREMER/MAPA/DPMCM*, rapport de l'étude 95-II-01-02, MAPA, Nantes, pp non paginé
- Guerra-Garcia JM & Garcia-Gomez JC (2004) Soft bottom mollusc assemblages and pollution in a harbour with two opposing entrances. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
- Guerreiro J (1998) Growth and production of the bivalve *Scrobicularia plana* in two southern european estuaries. *Vie et Milieu* 48
- Guillou J-J & Debenay J-P (1988) Les Tannes, marais ouverts de la côte Sénégalaise. Présentation du milieu et de l'avifaune. Régime alimentaire des limicoles nicheurs et paléarctiques. *ALAUDA*. vol. 56: pp. 92-112

H

- Hall SJ (1994) Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 32: 179-239
- Hamilton DJ, Ankney CD & Bailey RC (1994) Predation of zebra mussels by diving ducks: An enclosure study. *Ecology* 75: 521-531
- Hamilton WJ (1959) Aggressive behavior in migrant Pectoral Sandpipers. *Condor* 61: 161-179
- Harrington BA & Groves S (1977) Aggression in foraging migrant Semipalmated Sandpipers. *Wilson Bulletin* 89: 336-338
- Harrington RR, Kennedy BP, Chamberlain CP, Blum JD & Folt CL (1998) N-15 enrichment in agricultural catchments: field patterns and applications to tracking Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Chemical Geology* 147: 281-294
- Hartstein ND & Rowden AA (2004) Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. *Marine Environmental Research* 57: 339-357
- Haubois A-G (2003) Dynamique des transferts trophiques entre le microphytobenthos et le gastéropode *Hydrobia ulvae* (Pennant) sur une vasière intertidale de la Baie de Marennes-Oléron. *Thèse de doctorat*. Océanographie biologique et environnement marin, Université de La Rochelle, pp 183
- Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Blanchard GF & Sauriau P-G (2002) Spatio-temporal differentiation in the population structure of *Hydrobia ulvae* on an intertidal mudflat. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 82: 605-614
- Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Hemon A, Arotcharen E & Blanchard GF (2004) Differences in spatial structures between juveniles and adults of the gastropod *Hydrobia ulvae* on an intertidal mudflat (Marennes-Oléron Bay, France) potentially affect estimates of local demographic processes. *Journal of Sea Research* 51: 63-68
- Heaton THE (1986) Isotopic studies of nitrogen pollution in the hydrosphere and atmosphere: A review. *Isotopic geoscience* 5: 87-102
- Herman PMJ, Middelburg JJ, Van de Koppel J & Heip CHR (1999) Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in Ecological Research, ESTUARIES* 29: 195-240
- Hesslein RH, Hallard KA & Ramlal P (1993) Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 50: 2071-2076
- Heymans JJ, Shannon LJ & Jarre A (2004) Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. *Ecological Modelling* 172: 175-195
- Heymans JJ, Ulanowicz RE & Bondavalli C (2002) Network analysis of the South Florida Everglades graminoid marshes and comparison with nearby cypress ecosystems. *Ecological Modelling* 149: 5-23
- Hickling CF (1970) A contribution to a natural history of the English grey mullets (Pisces, Mugilidae). *Journal of Marine Biological Association U.K.* 50: 609-633
- Hiddink JG (2003) Modelling the adaptative value of intertidal migration and nursery use in the bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology-Progress Series* 252: 173-185

- Hiddink JG, Hofstede R, ter & Wolff WJ (2002a) Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalves *Macoma balthica*. *Journal of Sea Research* 47: 141-159
- Hiddink JG, Kock RP & Wolff WJ (2002b) Active pelagic migrations of the bivalve *Macoma balthica* are dangerous. *Marine Biology* 140: 1149-1156
- Hiddink JG & Wolff WJ (2002) Changes in distribution and decrease in numbers during migration of the bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology-Progress Series* 233: 117-130
- Higashi M, Patten BC & Burns TP (1993) Network trophic dynamics: the modes of energy utilization in ecosystems. *Ecological Modelling* 66: 1-42
- Hildebrand GV, Farley SD, Robbins CT, Hanley TA, Titus K & Servheen C (1996) Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Canadian Journal of Zoology* 74
- Hilton C, Walde SJ & Leoard ML (2002) Intense episodic predation by shorebirds may influence life history strategy of an intertidal amphipod. *Oikos* 99: 368-376
- Hily C (1976) Ecologie benthique des pertuis charentais. *Thèse de doctorat*. Océanographie biologique, Université de Bretagne Occidentale, pp 236
- Hobson AH (1993) Trophic relationships among high arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope. *Marine Ecology-Progress Series* 95: 7-18
- Hobson AH & Clark RG (1992a) Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *The Condor* 94: 181-188
- Hobson AH & Clark RG (1992b) Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *The Condor* 94: 189-197
- Hobson KA (1986) Use of stable-carbon isotope analysis to estimate marine and terrestrial protein content in gull diets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 65: 1210-1213
- Hobson KA (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120: 314-326
- Hobson KA & Clark RG (1993) Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *The Auk* 110: 638-641
- Hobson KA & Montevecchi WA (1991) Stable isotopic determinations of trophic relationships of great auks. *Oecologia* 87: 528-531
- Hobson KA, Piatt JF & Pitocchelli J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology* 63: 786-798
- Hobson KA & Sealy SG (1991) Marine protein contributions to the diet of Northern Saw-whet Owls on the Queen Charlotte Islands: A stable-isotope approach. *The Auk* 108: 437-440
- Hobson KA & Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 84: 9-18
- Hockey PAR, Navarro RA, Kalejta B & Velasquez CR (1992) The riddle of the sands: why are shorebird densities so high in southern estuaries? *American Naturalist* 140: 961-979
- Hodum PJ & Hobson AH (2000) Trophic relationships among antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable-isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses. *Marine Ecology-Progress Series* 198: 273-281
- Holland AF, Staughnessy AT & Hiegel MH (1987) Long-term variation in mesohaline Chesapeake Bay macrobenthos: spatial and temporal patterns. *Estuaries* 10: 227-245
- Holling CS (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398
- Holmes RT & Recher HF (1986) Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *The Condor* 88: 427-439
- Holmes S, Dekker R & Williams ID (2004) Population dynamics and genetic differentiation in the bivalve mollusc *Abra tenuis*: aplanic dispersal. *Marine Ecology-Progress Series* 268: 131-140
- Holmgren N, Ellegren H & Pettersson J (1993) Stopover length, body mass and fuel deposition rate in autumn migrating adult Dunlins *Calidris alpina*: Evaluating the effects of moulting status and age. *Ardea* 81: 9-20
- Hughes JE, Deegan LA, Peterson BJ, Holmes RM & Fry B (2000) Nitrogen flow through the food web in the oligohaline zone of a New England estuary. *Ecology* 81: 433-452
- Hughes RG & Gerdol V (1997) Factors affecting the distribution of the amphipod *Corophium volutator* in two estuaries in South-east England. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 621-627

- Hughes RN (1969) A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 49: 805-823
- Hughes RN (1970a) An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa). *Journal of Animal Ecology*: 357-381
- Hughes RN (1970b) Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mud-flat in North Wales. *Journal of Animal Ecology* 39, 2
- Hulberg LW & Oliver JS (1980) Caging manipulations in marine soft-bottom communities: importance of animal interactions or sedimentary habitat modifications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37: 1130-1139
- Hulscher JB (1976) Localization of cockles *Cardium edule* by the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in darkness and daylight. *Ardea* 64: 292-311
- Hulscher JB (1982) The oystercatcher as a predator of the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Ardea* 70: 89-152
- Hunter MD & Price PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732
- 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
- Hyland J, Balthis L, Karakassis I, Magni P, Petrov A, Shine J, Vestergaard O & Warwick R (2005) Organic Carbon content of sediments as an indicator of stress in the marine benthos. *Marine Ecology-Progress Series* 295: 91-103

I

- IFEN (2005) Territoire : Les zones humides. *Institut Français de l'ENvironnement* : <http://www.ifen.fr/dee2003/zoneshumides/zoneshumides0.htm>, pp 4
- IFEN (2006) Présentation générale des zones humides. *Institut Français de l'ENvironnement* : <http://www.ifen.fr/zoneshumides/pages/presentation.htm>, pp 6
- International Wader Study Group IWSG (2003) Conclusions from the 2003 International Wader Study Group Conference. http://web.uct.ac.za/depts/stats/adu/wsg/pdf/the_cadiz_conclusions.pdf, Cadiz, pp 8

J

- Jackson GA & Eldridge PM (1992) Food web analysis of a planktonic system off southern California. *Progress in Oceanography* 30: 223-251
- Jacob U, Mintenbeck K, Brey T, Knust R & Beyer K (2005) Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series* 287: 251-253
- Jensen KT & André C (1993) Field and laboratory experiments on interactions among an infaunal polychaete, *Nereis diversicolor*, and two amphipods, *Corophium volutator* & *C. arenarium*: effects on survival, recruitment and migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 168: 259-278
- Johnston AM, Raven JA, Beardall J & Leegood RC (2001) Carbon fixation - Photosynthesis in a marine diatom. *Nature* 412: 40-41
- Jones AB, O'Donohue MJ, Udy J & Dennison WC (2001) Assessing Ecological Impacts of Shrimp and Sewage Effluent: Biological Indicators with Standard Water Quality Analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52: 91-109
- Jones CG, Lawton JH & Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386
- Jørgensen SE, Ladegaard N, Debeljak M & Marques JC (2005) Calculations of exergy for organisms. *Ecological Modelling* 185: 165-175
- Jørgensen SE & Müller F (2000a) Ecosystems as complex systems. *In: Jørgensen SE & Müller F (eds) Handbook of ecosystem theories and management*. CRC Press LLC, pp 5-20
- Jørgensen SE & Müller F (2000b) Towards a unifying theory. *In: Jørgensen SE & Müller F (eds) Handbook of ecosystem theories and management*. Lewis Publisher, CRC Press LLC, pp 465-471
- Jørgensen SE, Nielsen SN & Mejer H (1995) Emergy, environ, exergy and ecological modelling. *Ecological Modelling* 77: 99-109

- Joussaume R (1998) Les premiers paysans du Golfe - Le Néolithique dans le Marais Poitevin - Charente-Maritime -Deux Sèvres - Vendée, Chauray (79)
- Joyeux E (2001) Les prés salés de la baie de l'Aiguillon. Intérêt et enjeux. *In: Drévès L & Chaussepied M (eds) Restauration des écosystèmes côtiers*. Ifremer, Brest, pp 143-152
- Joyeux E & Meunier F (2002) Rapport d'activités de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon. *Ministère de l'Ecologie et du Développement durable, Direction de la Nature et du Paysage*, pp 89

K

- Kamermans P (1994) Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series 104*: 63-75
- Kang C-K (1999) Structure trophique et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron: utilisation du traçage isotopique naturel. *Thèse de doctorat*, Université de Nantes, Faculté des sciences et des techniques, pp 272
- Kang C-K, Kim JB, Lee KS, Kim JB, Lee P-Y & Hong J-S (2003) Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and N isotope analyses. *Marine Ecology-Progress Series 259*: 79-92
- Kay J, Graham LA & Ulanowicz RE (1989) A detailed guide for network analysis. *In: Wulff F, Field JG & Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology. Methods and applications*. Springer-Verlag, Berlin, pp 15-61
- Kelsey MG & Hassall M (1989) Patch selection by Dunlin on a heterogenous mudflat. *Ornis Scandinavia 20*: 250-254
- Kendall C (1998) Tracing nitrogen sources and cycling in catchments. *In: Kendall C & McDonnell JJ (eds) Isotope tracers in catchment hydrology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, pp 839. <http://wwwrcamnl.wr.usgs.gov/isoig/isopubs/itinfo.html>
- Kendall MA, Davey JT & 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 adaptation to an energetically expensive way of life. *Ardea 75*: 175-187
- Klaassen M, Lindström A, Meltofte H & Piersma T (2001) Arctic waders are not capital breeders. *Nature 413*: 794-794
- Kreitler CW & Jones DC (1975) Natural soil nitrate: the cause of the nitrate contamination of groundwater in Runnels Country, Texas. *Groundwater 13*: 53-61

L

- Labourg PJ (1976) Les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (Muges, Anguilles, Bar, Daurade). *Pisciculture française 45*: 35-42
- Laffaille P (2000) Relation entre le peuplement piscicole et les marais salés macrotidaux. Le cas de la baie du Mont Saint-Michel. *Thèse de Doctorat*, Université de Rennes 1
- Laffaille P, Feunteun E, Lefebvre C, Radureau A, Sagan G & Lefevre J-C (2002) Can thin-lipped mullet directly exploit the primary and detritic production of European macrotidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science 54*: 729-736
- Laffargue P, Lagardère F, Amara R & Arnaud C (2003) Environmental factors of growth variations of 0-group sole (*Solea solea*) in the Pertuis Breton nursery (Bay of Biscay, France). Fifth International Symposium on Flatfish Ecology, Port-Erin, I. of Man, U.K.
- Lagadic L, Caquet T, Fourcy D & Heydorff M (2002) Evaluation à long terme des effets de la démoustication dans le Morbihan - Suivi de l'impact écotoxicologique des traitements sur les vertébrés aquatiques entre 1998 et 2001. *Rapport scientifique de fin de programme INRA - Conseil Général du Morbihan*, pp 215
- Lagardère JP (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris*, Quensel, juveniles on the French Atlantic Coast. *Journal of Fish Biology 30*: 91-104
- Laine AO (2003) Distribution of soft-bottom macrofauna in the deep open Baltic Sea in relation to environmental variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science 57*: 87-97
- Lajtha K & Marshall JD (1994) Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. *In: Lajtha K & Michener RH (eds) Stable isotopes in ecology and environmental science*.

- Blackwell Scientific, London, pp 1-21
- Lajtha K & Michener RH (1994) Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell Scientific, London, pp 299
- Lam C, Harder T & Qian P-Y (2003) Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by surface-associated settlement cues of marine benthic diatoms. *Marine Ecology-Progress Series* 263: 83-92
- Lam Hoai T (1969) Contribution à l'étude de la biologie des Mugildés (Poissons Téléostéens) des côtes du Massif Armoricain. *Travaux de la Faculté des Sciences de Rennes, série Océanographie biologique* 2: 55-182
- Lambeck RHD, Sandee AJJ & Wolf Ld (1989) Long-term patterns in the wader usage of an intertidal flat in the Oosterschelde (SW Netherlands) and the impact of the closure of an adjacent estuary. *Journal of Applied Ecology* 26: 419-431
- Lamotte M (1973) Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. *Extrait des Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 103: 21-36
- Le Dréan-Quénech'du S, Boret P & Mahéo R (1994) Importance et utilisation de l'espace en Baie du Mont Saint-Michel - étude de trois espèces de limicoles : Les Barges à queue noire *Limosa limosa* et rousse *Limosa lapponica* et le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*. *Alauda* 62: 257-268
- Le Dréan-Quénech'du S, Chépeau Y & Mahéo R (1999) Choix des sites d'alimentation nocturne par l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* dans la presqu'île Guérandaise. *Alauda* 1: 3311
- Le Dréan-Quénech'du S & Mahéo R (1997) Les limicoles séjournant dans les traicts du Croisic (Presqu'île Guérandaise, Loire-Atlantique) : Régime alimentaire et impact sur les populations de mollusques bivalves. *Alauda* 65: 131-149
- Le Hir P, Roberts W, Cazaillet O, Christie M, Bassoulet P & Bacher C (2000) Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 20: 1433-1459
- Le Pape O, Chauvet F, Mahévas S, Lazure P, Guérault D & Désaunay Y (2003a) Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research* 50: 139-149
- Le Pape O, Holley J, Guérault D & Desaunay Y (2003b) Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 793-803
- Le V. Dit Durell SEA & Kelly CP (1990) Diets of Dunlin *Calidris alpina* and Grey plover *Pluvialis squatarola* on the Wash as determined by dropping analysis. *Bird Study* 37: 44-47
- Lebart L, Morineau A & Fénelon J-P (1979) Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes. Bordas, Paris, pp 510
- Lefeuvre J-C, Laffaille P & Feunteun E (1999) Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters ? *Aquatic Ecology* 33: 293-299
- 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 de doctorat*. Océanologie biologique et environnement, Université de La Rochelle, pp 259
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O & Bacher C (2003a) Food web numerical analysis of an intertidal mudflat ecosystem: Brouage, Marennes-Oléron Bay, France. *Marine Ecology-Progress Series* 246: 17-37
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O & Bacher C (2003b) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology-Progress Series* 246: 17-37
- Leguerrier D, Niquil N, Petiau A & Bodoy A (2004) Modelling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology-Progress Series* 273: 147-162
- Leontief WW (1951) The structure of American economy, 1919-1939. International Arts and Sciences Press, New York
- Letaconnoux R (1952) Observations hydrologiques périodiques dans le pertuis Breton. *Annales de*

Biologie 8

- Levé F (2002) Inventaire floristique et cartographie de la végétation de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (Charente-Maritime) en vue de la gestion et de la protection de sa faune et de sa flore. *Rapport de DESS, Université de Brest, RN Baie de l'Aiguillon*, pp 106
- Lifjeld JT (1984) Prey selection in relation to body size and bill length of five species of waders feeding in the same habitat. *Ornis Scandinavia 15*: 217-226
- Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology 23*: 399-418
- Lohrer AM, Trush SF, Hewitt JE, Berkenbusch K, Ahrens M & Cummings VJ (2004) Terrestrially derived sediment : response of marine macrobenthic communities to thin terrigenous deposits. *Marine Ecology-Progress Series 273*: 121-138
- Lopez GR & Kofoed LH (1980) Epipsammic browsing and deposit feeding in mud snails (*Hydrobiidae*). *Journal of Marine Research 38*: 584-599
- Lopez-Figueroa F & Niell FX (1987) Feeding behaviour of *Hydrobia ulvae* (Pennant) in microcosms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 114*: 153-167
- Loreau M (2005) Déclaration de Paris sur la biodiversité. Conférence internationale Biodiversité : science et gouvernance. <http://www.recherche.gouv.fr/biodiv2005paris/Paris%20declaration.pdf>, UNESCO, pp 3
- Lorenzen CJ (1966) A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll *a*, *b*, *c*₁ et *c*₂ in algae, phytoplankton and higher plants. *Biochem Physiol Pflanz 167*: 191-194
- Lorin J (1970) Etude sédimentologique de la partie orientale du pertuis breton et de la baie de l'Aiguillon : intérêt des Minéraux Lourds. *Thèse de Doctorat*. Géologie approfondie, option sédimentologie, Faculté des Sciences de Bordeaux, pp 177
- Lorrain A, Paulet Y-M, Chauvaud L, Savoye N, Donval A & Saout C (2002) Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of experimental marine biology and ecology 275*: 47-61
- Lott CA, Meehan TD & Heath JA (2003) Estimating the latitudinal origins of migratory birds using hydrogen and sulfur stable isotopes in feathers: influence of marine reynolds base. *Oecologia 134*: 505-510
- Luís A, Goss-Custard JD & Moreira MH (2001) A method for assessing the quality of roosts used by waders during high tide. *Wader Study Group Bulletin 96*: 71-73

M

- Mabee TJ & Estelle VB (2000) Assessing the effectiveness of predator exclosures for Plovers. *Wilson Bulletin 112*: 14-20
- Madsen PB & Jensen K (1987) Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea in an organically enriched area. *Ophelia 27*: 197-208
- Mahé J-L (1994) Moules et mytiliculture en baie de l'Aiguillon. Rumeur des Ages, La Rochelle, France, pp 134
- Malet N, Sauriau P-G, Faury N, Soletnick P & Guillou G ((accepted)) Effect of gametogenic cycle on seasonal variations in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) tissues: comparison of diploid versus triploid oysters. *Marine Ecology Progress Series*
- Malvern (1996) Manuel de mise en route. *Malvern Instruments S.A., Orsay*, pp Pagination variée
- Marinelli RL & Coull BC (1987) Structural complexity and juvenile fish predation on meiobenthos: an experimental approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 108*: 67-81
- Mariotti A (1995) Les isotopes stables du carbone, traceurs de l'évolution des écosystèmes continentaux et de dynamique des matières organiques des sols. *In*: Legay JM & Barbault R (eds) La révolution technologique en écologie. Collection d'écologie, Masson, Paris, pp 37-61
- Marschall EA, Chesson PL & Stein RA (1989) Foraging in a patchy environment: prey-encounter rate and residence time distributions. *Animal Behaviour 37*: 444-454
- Martinez ND (1993) Effects of resolution on food web structure. *Oikos 66*: 403-412
- Mascaro M & Seed R (2001) Choice of prey size and species in *Carcinus* (L.) feeding on four bivalves of contrasting shell morphology. *Hydrobiologia 449*: 159-170
- Masero JA, Pérez-Gonzalez M, Basadre M & Otero-Saavedra M (1999) Food supply for waders (Aves: *Charadrii*) in an estuarine area in the Bay of Cadiz (SW Iberian Peninsula). *Acta Oecologica 20*: 429-434

- Masero JA, Perez-Hutardo A, Castro M & Arroyo GM (2000) Complementary use of intertidal mudflats and adjacent salinas by foraging waders. *Ardea* 88: 177-191
- Matthews B & Mazumder A (2003) Compositional and interlake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures. *Limnology and Oceanography* 48: 1977-1987
- Matthews SL, Boates JS & Walde SJ (1992) Shorebird predation may cause discrete generations in an amphipod prey. *Ecography* 15: 393-400
- Mc Lusky DS (1989) The estuarine ecosystem. Blackie and Son Ltd, Glasgow, pp 215
- McCall PL (1978) Spatial-temporal distributions of Long Island sound infauna: the role of bottom disturbance in a nearshore marine habitat. In: Wiley ML (ed) *Estuarine Interactions*. Academic Press, New York, pp 191-219
- McClelland JW & Montoya JP (2002) Trophic relationships and the nitrogen isotopic composition of amino acids in plankton. *Ecology* 83: 2173-2180
- McCutchan JHJ, Lewis WM, Kendall C & McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378-390
- McLusky DS, Hull SC & Elliott M (1993) Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper Forth Estuary. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27: 101-109
- Meehan BW (1985) Genetic comparison of *Macoma balthica* (bivalvia, tellinidae) from the eastern and western North Atlantic ocean. *Marine Ecology-Progress Series* 22: 69-76
- Meire PM (1993) The impact of bird predation on marine and estuarine bivalve populations: a selective review of patterns and underlying causes. In: Dame RF (ed) *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes*. Springer-Verlag, Berlin
- Meire PM, Schekkerman H & Meininger PL (1994a) Consumption of benthic invertebrates by waterbirds in the Oosterschelde estuary, SW Netherlands. *Hydrobiologia* 282/283: 525-546
- Meire PM, Seys J, Buijs J & Coosen J (1994b) Spatial and temporal patterns of intertidal macrobenthic populations in the Oosterschelde: are they influenced by the construction of the storm-surge barrier ? *Hydrobiologia* 282/283: 157-182
- Meunier F & Joyeux E (2003) Réserves Naturelles de la Baie de l'Aiguillon - Plan de Gestion 2004-2008. *Ministère de l'Ecologie et du Développement durable, Direction de la Nature et du Paysage*, pp 164
- Michener RH & Schell DM (1994) Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha K & Michener RH (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific, London, pp 138-157
- Middelburg JJ, Barranguet C, Boschker HTS, Herman PMJ, Moens T & Heip CHR (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ¹³C-labeling study. *Limnology and Oceanography* 45: 1224-1234
- Minagawa M & Wada E (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et cosmochimica acta* 48: 1135-1140
- Ministère de l'Environnement (2002) Dossier documentaire : Sommet mondial sur le développement durable (Johannesburg 2002). <http://www2.environnement.gouv.fr/international/johannesburg2002/fich17.htm> Fiche n°17 : *Mers et Océans*: 1-6
- Mizutani H, Fukuda M & Kabaya Y (1992) ¹³C and ¹⁵N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology* 73: 1391-1395
- Mizutani H, Fukuda M, Kabaya Y & Wada E (1990) Carbon isotop ratio of feathers reveals feeding behavior of Cormorants. *The Auk* 107: 400-437
- Monaco ME & Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three US mid-Atlantic estuaries. *Marine Ecology-Progress Series* 161: 239-254
- 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 (1995) The winter feeding ecology of Avocets *Recurvirostra avosetta* on intertidal areas. II. Diet and feeding mechanisms. *Ibis* 137: 99-108
- 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
- Moreira MH, Queiroga H, Machado MM & Cunha MR (1993) Environmental gradients in a southern

- europe estuarine system: Ria de Aveiro, Portugal. Implications for soft bottom macrofauna colonization. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27: 465-482
- Morrisey DJ (1988a) Differences in effects of grazing by deposit-feeders *Hydrobia ulvae* (Pennant)(Gastropoda: Prosobranchia) and *Corophium arenarium* Crawford (Amphipoda) on sediment microalgal populations. 2. Quantitative effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 118: 43-53
- Morrisey DJ (1988b) Differences in effects of grazing by deposit-feeders *Hydrobia ulvae* (Pennant)(Gastropoda: Prosobranchia) and *Corophium arenarium* Crawford (Amphipoda) on sediment microalgal populations. 1. Qualitative differences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 118: 33-42
- Morrison RIG, Davidson NC & Piersma T (1997) Daily energy expenditure and water turnover of shorebirds at Alert, Ellesmere Island, N.W.T. *Progress Notes Canadian Wildlife Service* 211: 1-8
- MOST (2000) Développement urbain durable en zone côtière. Actes du Séminaire international de l'UNESCO, Mahdia, Tunisie, Juin 1999. Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture, pp 38, <http://www.unesco.org/most/dpmahdia31.pdf>
- Mouritsen KN (1994) Day and night feeding in Dunlins *Calidris alpina*: choice of habitat, foraging technique and prey. *Journal of Avian Biology* 25: 55-62
- Mouritsen KN & Jensen KT (1992) Choice of microhabitat in tactile foraging dunlins *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability. *Marine Ecology Progress Series* 85: 1-8
- Mouritsen KN, Mouritsen LT & Jensen KT (1998) Change of topography and sediment characteristics on an intertidal mudflat following mass-mortality of the amphipod *Corophium volutator*. *Journal of Marine Biological Association U.K.* 78: 1167-1180
- Mucha AP & Costa MH (1999) Macrozoobenthic community structure in two portuguese estuaries: Relationship with organic enrichment and nutrient gradients. *Acta Oecologica* 20: 363-376
- Myers JP, Williams SL & Pitelka A (1980) An experimental analysis of prey availability for Sanderlings (*Aves: Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1564-1574

N

- Natura2000 (2006) Sites Natura 2000 en Poitou-Charentes. <http://natura2000.environnement.gouv.fr/regions/departements/DEPFR532.html>: 2
- Nehls G & Tiedemann R (1993) What determines the densities of feeding birds on tidal flats ? A case study on dunlin, *Calidris alpina*, in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 375-384
- Nelson WG & Bonsdorff E (1990) Fish predation and habitat complexity: are complexity thresholds real ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 141: 183-194
- Netwrk 4.2 b (2002) A package of computer algorithms to analyse ecological flow networks <http://www.cbl.umces.edu/~ulan/ntwk/network.html>. Ulanowicz, R. E.
- Newell R (1965) The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 144: 25-45
- Newell RC (1962) Behavioural aspects of the ecology of *Peringia (=Hydrobia) ulvae* (Pennant). *Proceedings of The Zoology Society of London* 138: 49-75
- Newell RC (1979) Biology of intertidal animals. Marine Ecological Surveys LTD, Faversham, Kent, pp 781
- Newell RC & Linley EAS (1984) The significance of micro-heterotrophs in the decomposition of phytoplankton: some estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. *Marine Ecology-Progress Series* 16: 105-119
- Nielsen MV & Kofoed LH (1982) Selective feeding and epipsammic browsing by the deposit-feeding amphipod *Corophium volutator*. *Marine Ecology-Progress Series* 10: 81-88
- Nikitik CCS & Robinson AW (2003) Patterns in benthic populations in the Milford Haven Waterway following the "Sea Empress" oil spill with special reference to amphipods. *Marine Pollution Bulletin* 46: 1125-1141
- Niquil N, Jackson GA, Legendre L & Delesalle B (1998) Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Marine Ecology-Progress Series* 165: 17-29

- Nithart M (2000) Comparison of stable carbon and nitrogen isotope signatures of the polychaete *Nereis diversicolor* from different estuarine sites. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 763-765
- Nizzoli D, Welsh DT, Fano EA & Viaroli P (2006) Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways. *Marine Ecology-Progress Series* 315: 151-165
- Norris DR, Marra PP, Kyser TK & Ratcliffe LM (2005) Tracking habitat use of a long-distance migratory bird, the American redstart *Setophaga ruticilla*, using stable-carbon isotopes in cellular blood. *Journal of Avian Biology* 36: 164-170
- Nott PL (1980) Reproduction in *Abra alba* (Wood) and *Abra tenuis* (Montagu) (Tellinacea : Scrobiculariidae). *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 60: 465-479
- Ntiamoa-Baidu Y, Piersma T, Wiersma P, Poot M, Battley P & Gordon C (1998) Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana. *Ibis* 140: 89-103

O

- O'Connor RJ (1981) Patterns of shorebird feeding. In: Prater AJ & Poyser Calton AD (eds) Estuary birds of Britain and Ireland
- Odum EP (1953) Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia, pp 384
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 732-731
- Odum EP (1980) The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling, and detritus-based food chains. In: Kennedy VS (ed) Estuarine Perspective. New York Academic Press, pp 485-495
- Odum EP & Biever LJ (1984) Ressource quality, mutualism, and energy partitioning in food chains. *American Naturalist* 124: 424-444
- Odum WP (1970) Utilisation of the direct grazing and plant detritus food chains by the stripped mullet *Mugil cephalus*. In: Steel JH (ed) Marine Food Chain. Olivier & Boyd, Edimbourg, pp 22-240
- Ogereau G (2003) Utilisation de la vasière et activité alimentaire des principales espèces de limicoles et du Tadorne de Belon en baie de l'Aiguillon. *Mémoire de DEA Exploitation Durable des Ecosystèmes Littoraux, Université de La Rochelle, Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon*, pp 25
- Ogereau G (2004) Mise en place de données SIG pour analyser l'utilisation spatio-temporelle des principales espèces de limicoles et du Tadorne de Belon en baie de l'Aiguillon. *Rapport méthodologique - Vacation CNRS -CREMA l'Houmeau*, pp 31
- Olivier F, Vallet C, Dauvin JC & Retière C (1996) Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199: 89-109
- Olsen SM, Shaffer G & Bjerrum CJ (2005) Ocean oxygen isotope constraints on mechanisms for millennial-scale climate variability. *Paleoceanography* 20
- O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB & Allen TFH (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 253
- O'Reilly CM & Hecky RE (2002) Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography* 47: 306-309
- Ortiz M & Wolff M (2002a) Application of loop analysis to benthic systems in northern Chile for the elaboration of sustainable management strategies. *Marine Ecology-Progress Series* 242: 15-27
- Ortiz M & Wolff M (2002b) Trophic model of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268: 205-235
- Orvain F (2005) A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation: generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. *Marine Ecology-Progress Series* 286: 43-56
- Orvain F, Le Hir P & Sauriau PG (2003) A model of fluff layer resuspension and subsequent bed erosion under the influence of *Hydrobia ulvae* bioturbation activities. *Journal of Marine*

Research 61: 823-851

- Orvain F & Sauriau P-G (2002) Environmental and behavioural factors affecting activity in the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272: 191-216
- Orvain F, Sauriau P-G, Sygut A, Joassard L & Le Hir P (2004) Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediments. *Marine Ecology-Progress Series* 278: 205-223
- Overman NC & Parrish DL (2001) Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in delta ^{13}C . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 58: 1253-1260
- Owens NJP (1987) Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* 24: 389-451

P

- Paes da Franca MdL (1956) Variação sazonal das gonadas em "*Scrobicularia plana*" da Costa. *Arquivos do muscu Bocage* 27: 107-124
- Page HM & Lastra M (2003) Diet of intertidal bivalves in the Ria de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology* 143: 519-532
- Paradis L & Mirlyaz M (2003) Distribution spatiale des Limicoles et des Canards à marée basse sur les vasières de la baie de l'Aiguillon. Saisie des données observées sur le terrain, mise en forme et structuration des données d'observation sur logiciels SIG. *Rapport de projet tutoré de Licence LUPSIG*, La Rochelle, pp 39
- Parker PL (1964) The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 28
- PASSaGE (2006) Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Rosenberg M.S., <http://www.passagesoftware.net/>
- Paterson DM & Black KS (1999) Water flow, sediment dynamics and benthic biology. *Advances in Ecological Research, ESTUARIES* 29: 155-193
- Patten BC (1995) Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy, power, ascendancy, and indirect effects. *Ecological Modelling* 79: 75-84
- Pearson SF, Levey DJ, Greenberg CH & Martinez del Rio C (2003) Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia* 135: 516-523
- Pearson TH & Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Revue* 16: 229-311
- Peeters ETHM, Gylstra R & Vos JH (2004) Benthic macroinvertebrate community structure in relation to food and environmental variables. *Hydrobiologia* 519: 103-115
- Pérès J-M & Picard J (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl. Travaux de la Station Marine d'Endoume* 31: 83
- Pérez-España H & Arregùn-Sanchez F (1999) A measure of ecosystem maturity. *Ecological Modelling* 119: 79-85
- Pérez-España H & Arregùn-Sanchez F (2001) An inverse relationship between stability and maturity in model of aquatic ecosystems. *Ecological Modelling* 145: 189-196
- Perez-Hutardo A, Goss-Custard JD & Garcia F (1997) The diet of wintering waders in Cadiz bay, southwest Spain. *Bird Study* 44: 45-52
- Perga ME (2004) Origines et flux de carbone dans les réseaux trophiques lacustres : Etude par analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote du zooplancton et des poissons. *Thèse de Doctorat, biologie des populations et écosystèmes*, Université de Savoie, pp 198
- Perga ME & Gerdeaux D (2003) Using fish scales $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for retrospective ecological studies : the example of the evolution of Whitefish isotopic signature during re-oligotrophication of lake Geneva, 1980-2001. *Journal of Fish Biology* 63: 1197-1207
- Petersen CGJ (1918) A survey of the work done in connection with the valuation of Danish waters from 1883-1917. *Journal of Marine Biological Association U.K.* 20: 203-262
- Peterson BJ (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfert in benthic food

- webs: a review. *Acta Oecologica* 20: 479-487
- Peterson CH (1979) Predation, competitive exclusion, and diversity in soft sediment benthic communities of estuaries and lagoons. *In: Livingston RJ (ed) Ecological Processes in coastal and marine systems*. Plenum Press, New York, pp 233-264
- Peterson CH (1991) Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *American Naturalist* 79: 236-264
- Phillips DL (2001) Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* 127: 166-170
- Phillips DL & Gregg JW (2001) Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171-179
- Phillips DL & Koch PL (2002) Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* 130: 114-125
- Pienkowski MW (1981) How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. *In: Jones RE & Wolff WJ (eds) Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New-York, London, pp 179-192
- Pienkowski MW (1982) Diet and energy intake of Grey and Ringed Plovers *Pluvialis squatarola* and *Charadrius hiaticula*, in the non-breeding season. *Journal of Zoology* 197: 511-549
- Pienkowski MW (1983) Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Marine Ecology-Progress Series* 11: 141-150
- Pienkowski MW & Davidson NC (1997) The need for a flyway approach for migratory waterfowl conservation in the context of sustainable development. *In: van Vessem J (ed) Determining priorities for waterbirds and wetlands conservation*. Proceedings of workshop 4 of the International Conference on Wetlands and development held in Kuala Lumpur, Malaysia, 9-13 October 1995, pp 3-22
- Pienkowski MW & Dick WJA (1975) The migration and wintering of Dunlin *Calidris alpina* in north-west Africa. *Ornis Scandinavica* 6: 151-167
- Pienkowski MW, Ferns PN, Davidson NC & Worrall DH (1984) Balancing the budget: measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. *In: Evans PR, Goss-Custard JD & Hale WG (eds) Coastal waders and wildfowls in winter*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 29-56
- Piersma T (1990) Pre-migratory "fattening" usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringing & Migration* 11: 113-115
- Piersma T (1994) Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in Knots. *PhD Thesis*. Promotor prof.dr. R.H. Drent, University of Groningen
- Piersma T (1996) Energetic constraints on the non-breeding distribution of coastal shorebirds. *International Wader Studies* 8: 122-135
- Piersma T & Baker AJ (2000) Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. *In: Gosling LM & Sutherland WJ (eds) Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, pp 105-124
- Piersma T, De Goeij P & Tulp I (1993a) 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, Dekinga A, Van Gils JA, Achterkamp B & Visser GH (2003) Cost-benefit analysis of mollusc eating in a shorebird. I. Foraging and processing costs estimated by the doubly labelled water method. *Journal of Experimental Biology* 206: 3361-3368
- 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, Koolhaas A & Dekinga A (1993b) Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *The Auk* 110: 552-564
- Piersma T, Van Aelst R, Kurk K, Berkhoudt H & Maas LRM (1998) A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? *Proceedings of The Royal Society of London - Series B Biological Sciences* 265: 1377-1383
- Piersma T & van Brederode NE (1990) The estimation of fat reserves in coastal waders before their departure from northwest Africa in spring. *Ardea* 78: 221-236

- Piersma T, van Gils JA, De Goeij P & Van der Meer J (1995) Holling's functional response model as a tool to link the food-finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution. *Journal of Animal Ecology* 64: 493-504
- Plante-Cuny M-R (1984) Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin. *Oceanis* 10: 417-427
- Ponsard S & Arditi R (2000) What can stable isotopes (delta N-15 and delta C-13) tell about the food web of soil macro-invertebrates ? *Ecology* 81: 852-864
- Poppe GT & Goto Y (1993) European seashell, Hachenheim, Germany, pp 221
- Populus J, Barreau G, Fazilleau J, Kerdreux M & L'Yavanc J (2001) Assessment of the Lidar topographic technique over a coastal area. Conference proceedings of CoastGIS'01, Halifax, Canada 18-20 June 2001, pp <http://www.coastgis.org/01pdfs/populus.pdf>
- Posey MH, Alphin TD & Cahoon L (2006) Benthic community responses to nutrient enrichment and predator exclusion: influence of background nutrient concentrations and interactive effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 105-118
- Post DM (2002) Using stable isotope to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718
- Post DM, Pace ML & Hairston NG (2000) Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049
- Prater AJ (1972) The ecology of Morecambe Bay. III. The food and feeding habits of knot (*Calidris canutus* L.), in Morecambe Bay. *Journal of Applied Ecology* 9: 179-194
- Price D (1999) Carrying capacity reconsidered. *Population & Environment* 21: 5-26
- Price R & Warwick RM (1980) Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes, *Nephtys hombergi* and *Ampharete acutifrons*. In: Britain G (ed), pp 481-487
- Pritchard DW (1967) What is an estuary: physical viewpoint. In: Lauff GH (ed) Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Washington DC, pp 3-5

Q

- Quammen ML (1981) Use of exclosures in studies of predation by shorebirds on intertidal mudflats. *The Auk* 98: 812-817
- Quammen ML (1982) Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Marine Biology* 71: 339-343
- Quammen ML (1984) Predation by Shorebirds, Fishes and Crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology* 65: 529-537
- Quay PD, Emerson SR, Quay BM & Devol AH (1986) The carbon cycle for Lake Washington. A stable isotope study. *Limnology and Oceanography* 31: 596-611
- Quintino V, Elliott M & Rodrigues AM (2006) The derivation, performance and role of univariate and multivariate indicators of benthic change: Case studies at differing spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 368-382

R

- Ragnarsson SA & Raffaelli D (1999) Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 31-43
- Raillard O & Ménesguen A (1994) An ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. *Marine Ecology-Progress Series* 115: 117-130
- Ratcliffe PJ, Jones NV & Walters NJ (1981) The survival of *Macoma balthica* (L.) in mobile sediments, New-York, London
- Raven JA, Johnston AM, Newman JR & Scrimgeour CM (1994) Inorganic carbon acquisition by aquatic photolithotrophs of the Dighty Burn, Angus, U.K.: uses and limitations of natural abundance measurements of carbon isotopes. *New Phytologist* 127: 271-286
- Ravenscroft NOM & Beardall CH (2003) The importance of freshwater flows over estuarine mudflats for wintering waders and wildfowl. *Biological Conservation* 113: 89-97
- Reading CJ & McGroarty S (1978) Seasonal variations in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 6: 135-144
- Reise K (1977) Predator exclusion experiments in an intertidal mudflat. *Helgoländer Wiss.*

- Meeresunters* 30: 263-271
- Reise K (1985) Tidal flat ecology: an experimental approach to species interactions. Springer Verlag, Berlin, pp 191
- Reiss H & Kröncke I (2005) Seasonal variability of infaunal community structures in three areas of the North SEa under different environmental conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65: 253-274
- Rhoads DC (1974) Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 12: 263-300
- Rhoads DC & Young DK (1970) The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community structure. *Journal of Marine Research* 28: 150-178
- Richard P (2000) Etude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton : Mise en évidence de l'utilisation des différentes sources de matière organique par traçage isotopique naturel. *Rapport final de contrat n°98000-127 à la DDAF de Charente-Maritime, CREMA l'Houmeau, L'Houmeau*, pp 40
- Richards MG, 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
- Richardson TL, Jackson GA, Ducklow HW & Roman MR (2004) Carbon fluxes through food webs of the Eastern Equatorial Pacific: an inverse approach. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 51: 1245-1274
- Ricklefs RE & Travis J (1980) A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* 97: 321-338
- Riebesell U, Burkhardt S, Dauelsberg A & Kroon B (2000) Carbon isotope fractionation by a marine diatom: dependence on the growth-rate-limiting resource. *Marine Ecology Progress Series* 193: 295-303
- Riera P (1998) $\delta^{15}\text{N}$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oléron Bay (France): implications for the study of trophic structure. *Marine Ecology-Progress Series* 166: 143-150
- Riera P, Stal LJ & Nieuwenhuize J (2000) Heavy N in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt Estuary (the Netherlands) : Effect of river Nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 365-372
- Riera P, Stal LJ, Nieuwenhuize J, Richard P, Blanchard G & Gentil F (1999) Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology-Progress Series* 187: 301-307
- Ritter C, Montagna PA & Applebaum S (2005) Short-term succession dynamics of macrobenthos in a salinity-stressed estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 323: 57-69
- Robbins CT, Felicetti LA & Sponheimer M (2005) The effect of dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds. *Oecologia* 144: 534-540
- Robineau B (1986) Les peuplements benthiques de l'estuaire de la Loire. *Thèse de 3° cycle*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, pp 330
- Robles CD (1997) Changing recruitment in constant species assemblages: Implications for predation theory in intertidal communities. *Ecology* 78: 1400-1414
- Rodriguez-Rua A, Prado MA, Romero Z & Bruzon M (2003) The gametogenic cycle of *Scrobicularia plana* (da Costa, 1778) (Mollusc: Bivalve) in Guadalquivir estuary (Cadiz, SW Spain). *Aquaculture* 217: 157-166
- Roe EM (1997) Viewpoint: On rangeland carrying capacity. *Journal of Range Management* 50: 467-472
- Rogers KM (2003) Stable carbon and nitrogen isotope signatures indicate recovery of marine biota from sewage pollution at Moa Point, New Zealand. *Marine Pollution Bulletin* 46: 821-827
- Romana LA (1994) Les grands estuaires français. *Equinoxe, special environnement littoral* 47-48: 1-6
- Root RB (1965) The guild concept and community analysis. *Bulletin of the Ecological Society of America* 46: 177
- Rosa S, Encarnaçao AL, Granadeiro JP & Palmeirim JM (2006) High water roost selection by waders: maximizing feeding opportunities or avoiding predation? *Ibis* 148: 88-97

- Rossi F, Como S, Corti S & Lardicci C (2001) Seasonal variation of a deposit-feeder assemblage and sedimentary organic matter in a brackish basin mudflat (Western Mediterranean, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53: 181-191
- Rossi F, Herman PMJ & Middelburg JJ (2004) Interspecific and intraspecific variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in deposit- and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): Evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and oceanography* 49: 408-414
- Roussel P (2001) Un projet pour le Marais Poitevin. *Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Secrétariat d'Etat au Tourisme*, pp 56
- Rubenstein R & Hobson KA (2004) From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 256-263
- Ruiz JM, Bryan GW & Gibbs PE (1995a) Effects of tributyltin (TBT) exposure on the veliger larvae development of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 186: 53-63
- Ruiz JM, Bryan GW, Wigham GD & Gibbs PE (1995b) Effects of Tributyltin (TBT) exposure on the reproduction and embryonic development of the bivalve *Scrobicularia plana*. *Marine Environmental Research* 40: 363-379
- Rybarczyk H & Elkaïm B (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 775-791
- Ryckaert M, Thomas G & Fillon A (2000) Étude préalable à la mise en place d'outils d'aide à la gestion globale de l'eau dans le marais poitevin (volet maritime, synthèse des données existantes, propositions d'acquisition de données complémentaires). *DEL - Laboratoire côtier IFREMER La Rochelle*, pp 87
- Rzeznik-Orignac J, Fichet D & Boucher G (2003) Spatio-temporal structure of the nematode assemblages of the Brouage mudflat (Marennes-Oléron Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 77-88

S

- Salas F, Marcos C, Pérez-Ruzafa A & Marques JC (2005) Application of the exergy index as ecological indicator of organically enrichment areas in the Mar Menor lagoon (south-eastern Spain). *Energy* 30: 2505-2522
- Saltelli A, Chan K & Scott EM (2000) Sensitivity Analysis. Wiley, pp 504
- Sandberg J, Elmgren R & Wulff F (2000) Carbon flows in Baltic Sea food webs - a re-evaluation using a mass-balance approach. *Journal of Marine Systems* 25: 249-260
- Sarakinos HC, Johnson ML & Vander Zanden MJ (2002) A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Canadian Journal of Zoology* 80: 381-387
- Sauriau P-G (1987) Les mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron : Quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis* 16: 527-541
- Sauriau P-G (1990) Etude scientifique des causes et caractères de la mortalité du mullet dans l'estuaire de la Loire. Synthèse bibliographique, bilan des mortalités 1989. *Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes*, pp 153
- Sauriau P-G (1992) Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non-cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule*. *Thèse de 3^o cycle, Océanologie biologique*. Laboratoire de Biologie Marine, Université de Bretagne Occidentale, Brest, pp 309
- Sauriau P-G (1994) Bilan sur l'évolution de la qualité des eaux dans l'estuaire de la Loire (1981-1992). *Association pour la Protection de l'Environnement de l'Estuaire de la Loire (APEEL)*, pp 138
- Sauriau P-G & Kang C-K (2000) Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in the Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia* 440: 317-329
- Sauriau P-G, Mouret V & Rincé J-P (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica Acta* 12: 193-204
- Sautour B & Castel J (1993) Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay

- (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanologica Acta* 16: 279-290
- Savidge WB & Blair NE (2004) Patterns of intramolecular carbon isotopic heterogeneity within amino acids of autotrophs and heterotrophs. *Oecologia* 139: 178-189
- Scarnecchia DL (1990) Concepts of carrying capacity and substitution ratios: a systems viewpoint. *Journal of Range Management* 43: 553-555
- Schaffner FC & Swart PK (1991) Influence of diet and environmental water on the carbon and oxygen isotopic signatures of seabird eggshell carbonate. *Bulletin of Marine Science* 48: 23-38
- Scheiffarth G (2001) The diet of bar-tailed godwits *Limosa lapponica* in the Wadden sea: combining visual observations and faeces analyses. *Ardea* 89: 481-494
- Schindler DE & Scheuerell MD (2002) Habitat coupling in lake ecosystems. *OIKOS* 98: 177-189
- Schmid-Araya JM, Hildrew AG, Robertson A, Schmid PE & Winterbottom J (2002) The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology* 83: 1271-1285
- Schmidt K, McClelland JW, Mente E, Montoya JP, Alkinson A & Voss M (2004) Trophic-level interpretation based on N values: implications of tissues-specific fractionation and amino acid composition. *Marine Ecology-Progress Series* 206: 43-58
- Schricke V, Fouque C & Tesson JL (1997) Etudes préparatoires à la mise en place de l'observatoire national des zones humides. Méthodologie pour l'évaluation et le suivi des activités cynégétiques. *Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement, Office National de la Chasse*, pp 44
- Serôdio J, Da Silva JM & Catarino F (1997) Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *Journal of Phycology* 33: 542-553
- Shearer G, Kohl DH & Commoner B (1974) The precision of determinations of the natural abundance of nitrogen-15 in soils, fertilizer, and shelf chemicals. *Soil Science* 118: 308-316
- Scherrer B (1984) Biostatistiques. Gaëtan Morin Ed., pp 850
- Simard Y, Legendre P, Lavoie G & Marcotte D (1992) Mapping, estimating biomass, and optimizing sampling programs for spatially autocorrelated data: case study of the northern shrimp (*Pandalus borealis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 32-45
- Smart J & Gill JA (2003) Non-intertidal habitat use by shorebirds: a reflection of inadequate intertidal resources? *Biological Conservation* 111: 359-369
- Smith D, Hughes RG & Cox EJ (1996) Predation of epipelagic diatoms by the amphipod *Corophium volutator* and the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology-Progress Series* 145: 53-61
- Smith J & Shackley S (2006) Effects of the closure of a major sewage outfall on sublittoral, soft sediment benthic communities. *Marine Pollution Bulletin* 52: 645-658
- Smith J & Shackley SE (2004) Effects of a commercial mussel *Mytilus edulis* lay on a sublittoral, soft sediment benthic community. *Marine Ecology-Progress Series* 282: 185-191
- Smith PC (1974) Feeding behaviour of the Bar-tailed Godwit. *Ibis* 116: 414-425
- Smith PC & Evans PR (1973) Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. 1. Feeding, ecology and behaviour of the Bar-tailed Godwit. *Wildfowl* 24: 135-139
- Snelgrove PVR (1998) The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. *Biodiversity and Conservation* 7: 1123-1132
- Snelgrove PVR, Austen MC, Boucher G, Heip C, Hutchings PA, King G, Koike I, Lambshead PJD & Smith C (2000) Sediments-up and water column-down: linking biodiversity above and below the marine sediment-water interface. *Biosciences* 50: 1076-1088
- Sola CJ (1997) Reproduction, population dynamics, growth and production of *Scrobicularia plana* da Costa (Pelecypoda) in the Bidasoa estuary, Spain. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 283-286
- Solidoro C, Crise A, Crispi G & Pastres R (2003) An a priori approach to assimilation of ecological data in marine ecosystem models. *Journal of Marine Systems* 40-41: 79-97
- Sprung M (1993) Estimating macrobenthic secondary production from body weight and biomass: a field test in a non-boreal intertidal habitat. *Marine Ecology-Progress Series* 100: 103-109
- Sprung M (1994) Macrobenthic secondary production in the intertidal zone of the Ria Formosa - a lagoon in southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 38: 539-558
- Stephens DW & Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, pp 247

- Strasser M & Günther C-P (2001) Larval supply of predator and prey : temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 46: 57-67
- Sullivan MJ & Moncreiff CA (1990) Edaphic algae are an important component of salt marsh food-webs: Evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology-Progress Series* 62: 149-159
- Summers RW, Smith S, Nicoll M & Atkinson NK (1990) Tidal and sexual differences in the diet of purple sandpipers *Calidris maritima* in Scotland. *Bird Study* 37: 187-194
- Sutherland WJ & Goss-Custard JD (1991) Predicting the consequence of habitat loss on shorebird populations. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*: 2199-2207
- Swennen C, De Bruijn LLM, Duven P, Leopold MF & Marteijn ECL (1993) Differences in bill form of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*, a dynamic adaptation to specific foraging techniques. *Netherlands Journal of Sea Research* 17: 57-83
- Symonds FL, Langslow DR & Pienkowski MW (1984) Movements of wintering shorebirds within the Firth of Forth: species differences in usage of an intertidal complex. *Biological Conservation* 28: 187-215
- Szaniawska A (1984) Seasonal changes in weight and energy content in *Crangon crangon* population of Gdansk Bay. *Ophelia* 3: 247-251
- Szekely T & Bamberger Z (1992) Predation of waders (*Charadrii*) on prey populations: an enclosure experiment. *Journal of Animal Ecology* 61: 447-456
- Szyrmer J & Ulanowicz RE (1987) Total flows in ecosystems. *Ecological Modelling* 35: 123-136

T

- Tebble N (1966) British Bivalve Seashells. A Handbook for Identification. The British Museum (Natural History), London, pp 149-151
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179
- Thompson DR, Furness RW & Lewis SA (1995) Diets and long-term changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in northern fulmars *Fulmarus glacialis* from northeast atlantic colonies. *Marine Ecology-Progress Series* 125: 3-11
- Thompson JK & Nichols FH (1988) Food availability controls seasonal cycle of growth in *Macoma balthica* (L.) in San Francisco Bay, California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 116: 43-61
- Thomson DR, Furness RW & Lewis SA (1995) Diets and long-term changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in Northern Fulmars (*Fulmarus glacialis*) from two northeast Atlantic colonies. *Marine Ecology Progress Series* 125: 3-11
- Thomson JM (1954) The organs of feeding and the food of some Australian mullet. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 5: 469-485
- Thorin S, Radureau A, Feunteun E & Lefeuvre JC (2001) Preliminary results on a high east-west gradient in the macrozoobenthic community structure of the macrotidal Mont Saint-Michel bay. *Continental Shelf Research* 21: 2167-2183
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG & Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implication for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57: 32-37
- Toolan T (2001) Coulometric carbon-based respiration rates and estimates of bacterioplankton growth efficiencies in Massachusetts Bay. *Limnology and Oceanography* 46: 1298-1308
- Trevor JH (1978) The dynamics and mechanical energy expenditure of the polychaetes *Nephtys cirrosa*, *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina* during burrowing. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 6: 605-619
- Triplet P, Basquet S, Lengignon A, Oget E & Fagot C (1999) Effets de dérangements sur l'huître-pie (*Haematopus ostralegus*) en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.* 16: 45-64
- Triplet P, Morand ME, Bacquet S, Lahilaire L & Sueur F (1998) Activités humaines et dérangements des oiseaux dans la Réserve naturelle de la Baie de Somme. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse* 235: 8-15
- Tubbs CR, Tubbs JM & Kirby JS (1992) Dunlin *Calidris alpina* in The Solent, southern England. *Biological Conservation* 60: 15-24
- Turner SJ, Thrush SF, Pridmore RD, Hewitt JE, Cummings VJ & Maskery M (1995) Are soft-

sediment communities stable ? An example from a windy harbour. *Marine Ecology-Progress Series* 120: 219-230

- Turpie JK (1995) Non-breeding territoriality: causes and consequences of seasonal and individual variation in grey plover *Pluvialis squatarola* behaviour. *Journal of Animal Ecology* 64: 429-438
- Turpie JK & Hockey PAR (1996) Foraging ecology and seasonal energy budgets of estuarine grey plovers *Pluvialis squatarola* and Whimbrels *Numenius phaeopus* at the southern tip of Africa. *Ardea* 84: 57-74

V

- Ulanowicz RE (1986) Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York, pp 203
- Ulanowicz RE (1997) Ecology, the ascendant perspective. Columbia University Press, NY, pp 201
- Ulanowicz RE & Abarca-Arenas LG (1997) An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecological Modelling* 95: 1-10
- Ulanowicz RE & Norden JS (1990) Symmetrical overheads in flow networks. *International Journal of Systems Science* 21: 429-437

V

- Vadeboncoeur Y, Jeppesen E, Vander Zanden MJ, Schierup HH, Christoffersen K & Lodge DM (2003) From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnology and Oceanography* 48: 1408-1418
- van der Have TM, Nieboer E & Boere C (1984) Age-related distribution of Dunlin, *Calidris alpina*, in the Dutch Waddenzee. In: Evans PR, Goss-Custard JD & Hale WG (eds) Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press
- Van Dover CL, Grassle JF, Fry B, Garritt RH & Starczak VR (1992) Stable isotope evidence for entry of sewage-derived organic material into a deep-sea food web. *Nature* 360: 153-156
- Van Gils JA (2004) Foraging decisions in a digestively constrained long-distance migrant, the red-knot (*Calidris canutus*). *PhD Thesis*, Groningen, Netherlands, pp 352
- Van Gils JA, Edelaar P, Escudero G & Piersma T (2004) Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology. *Oikos* 104: 197-204
- Van Gils JA, Piersma T, Dekinga A & Dietz MW (2003a) Cost-benefit analysis of mollusc eating in a shorebird. II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. *Journal of Experimental Biology* 206: 3369-3380
- Van Gils JA, Schenk IW, Bos O & Piersma T (2003b) Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. *The American Naturalist* 161: 777-793
- Van Heezik YM, Gerritsen AFC & Swennen C (1983) The influence of chemoreception on the foraging behaviour of two species of sandpiper, *Calidris alba* and *Calidris alpina*. *Netherlands Journal of Sea Research* 17: 47-56
- Van Oevelen D (2006) The structure of marine benthic food webs: Combining stable isotope techniques and inverse modeling. *PhD thesis*. Natuurwetenschappen, University of Groningen, pp 154
- Vander Zanden MJ, Cabana G & Rasmussen JB (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable isotope nitrogen ratios and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1142-1158
- Vander Zanden MJ & Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46: 2061-2066
- Vander Zanden MJ & Vadeboncoeur Y (2002) Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161
- Vanderklift MA & Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136: 169-182
- Vanney JR (1977) Géomorphologie des plates-formes continentales. Doin, pp 300
- Vasconcellos M, Mackinson S, Sloman K & Pauly D (1997) The stability of trophic mass-balance

- model of marine ecosystems: A comparative analysis. *Ecological Modelling* 100: 125-134
- Velasquez CR & Hockey PAR (1991) The importance of supratidal foraging habitats for waders at a south temperate estuary. *Ardea* 80: 243-253
- Verger F (1968a) L'Anse de l'Aiguillon. In: (eds) Bf (ed) Marais et waddens du littoral français étude de géomorphologie, bordeaux, pp 113-129
- Verger F (1968b) Marais et wadden du littoral français. Biscaye frères, Bordeaux, pp 541
- Vézina AF (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: Wulff F, Field JG & Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology. Methods and applications. Springer-Verlag, Berlin
- Vézina AF & Savenkoff C (1999) Inverse modelling of carbon and nitrogen flows in the pelagic food web of the north-east subarctic Pacific. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 46: 2909-2939
- Virnstein RW (1978) Predator caging experiments in soft sediments: caution advised. In: Wiley ML (ed) 4th Biannual International Estuarine Research Conference: Estuarine interactions. Academic Press, Mount Pocono, Pennsylvania

W

- Wainright SC, Fogarty MJ, Greenfield RC & Fry B (1993) Long-term changes in the Georges Bank food web: trends in stable isotopic compositions of fish scales. *Marine Biology* 115: 481-493
- Waldron S, Tatner P, Jack I & Arnott C (2001) The impact of sewage discharge in a marine embayment: a stable isotope reconnaissance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52: 111-115
- Wanink J & Zwarts L (1985) Does an optimally foraging oystercatcher obey the functional response ? *Oecologia* 67: 98-106
- Ward JE & Shumway SE (2004) Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300: 83-130
- Ward JN, Pond DW & Murray JW (2002) Feeding of benthic foraminifera on diatoms and sewage-derived organic matter: an experimental application of lipid biomarker techniques. *Marine Environmental Research* 56: 515-530
- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities. *Marine Biology* 92: 557-562
- Warwick RM, Dashfield SL & Somerfield PJ (2006) The integral structure of a benthic infaunal assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 12-18
- Warwick RM, Goss-Custard JD, Kirby R, George CL, Pope ND & Rowden AA (1991) Static and dynamic environmental factors determining the community structure of estuarine macrobenthos in SW Britain: Why is the Severn estuary different ? *Journal of Applied Ecology* 28: 329-345
- Warwick RM & Price R (1975) Macrofauna production in an estuarine mudflat. *Journal of Marine Biological Association U.K.* 57: 133-150
- Weber N & Garlan T (2000) L'évolution du littoral Charentais depuis 1820 : un aperçu de la dynamique sédimentaire. In: Miramand P, Guyot T & Alligner N (eds) Zones littorales et anthropisation : gestion et nuisances. Journal de Recherche Océanographique, La Rochelle, pp 206-209
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S & Holmes RT (2002) Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 76-83
- Welsch J (1919) L'argile à Scrobiculaires des marais maritimes du centre-ouest de la France. *Bulletin de la Société géologique de France* 19: 46-61
- Wetlands-International (2005) Population trend of different wader species in the Northwest Europe region estimated using TRIM. <http://www.wetlands.org/publications.aspx>: species.xls
- Whipple SJ (1999) Analysis of ecosystem structure and function: extended path and flow analysis of a steady-state oyster reef model. *Ecological Modelling* 114: 251-274
- Wiersma P & Piersma T (1994) Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *The Condor* 96: 257-279
- Wijnsma G, Wolff WJ, Meijboom A, Duiven P & De Vlas J (1999) Species richness and distribution

- of benthic tidal flat fauna of the Banc d'Arguin, Mauritania. *Oceanologica Acta* 22: 233-243
- Williams ID, Van der Meer J, Dekker R, Beukema JJ & Holmes SP (2004) Exploring interactions among intertidal macrozoobenthos of the Dutch Wadden Sea using population growth models. *Journal of Sea Research* 52: 307-319
- Wilson WH (1990) Relationship between prey abundance and foraging site selection by Semipalmated Sandpipers on a Bay of Fundy mudflat. *Journal of Field Ornithology* 61: 9-19
- Wilson WH & Parker K (1996) The life history of the amphipod, *Corophium volutator*: the effects of temperature and shorebird predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196: 239-250
- Winemiller KO & Polis GA (1996) Food webs: what do they tell us about the world ? In: Polis GA & Winemiller KO (eds) Food webs. Integration of patterns and dynamics. Chapman & Hall, pp 1-22
- Wolff WJ (1969) Distribution of non-breeding waders in an estuarine area in relation to the distribution of their food organisms. *Ardea* 57: 1-28
- Wolff WJ (1973) The estuary as a habitat. *Zoölogische Verhandelingen* 126: 242
- Wolff WJ (1983) Estuarine benthos. In: Ketchum BH (ed) Ecosystems of the world, estuaries and enclosed seas. Elsevier, Amsterdam, pp 337-374
- Wolff WJ & De Wolf LH (1977) Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 5: 1-24
- Wolff WJ, Van Haperen AMM, Sandee AJJ, Baptist HJM & Saeijs HLF (1976) The trophic role of birds in the Grevelingen estuary, The Netherlands, as compared to their role in the saline Lake Grevelingen 10th European Symposium on Marine Biology, Ostende, Belgium, 1975, pp 673-689
- Worrall DH (1984) Diet of the Dunlin *Calidris alpina* in the Serven Estuary. *Bird Study* 31: 203-212
- Wulff F & Ulanowicz RE (1989) The comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems. In: Wulff F, Field JG & Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology: methods and applications. Heidelberg: Springer-Verlag

Υ

- Yamamuro M, Kayanne H & Yamano H (2003) $\delta\text{N-15}$ of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 46: 452-458
- Yates MG, Stillman RA & Goss-Custard JD (2000) Contrasting interference functions and foraging dispersion in two species of shorebird (*Charadrii*). *Journal of Animal Ecology* 69: 314-322
- Yésou P (1992) Importance de la baie de l'Aiguillon et de la pointe d'Arçay (Vendée, France) pour les limicoles. *L'oiseau et R.F.O.* 62: 213-233
- Ysebaert T (2000) Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales. *PhD Biologie*, Universiteit Antwerpen, pp 175
- Ysebaert T, Meininger PL, Meire P, Devos K, Berrevoets CM, Strucker RCW & Kuijken E (2000) Waterbird communities along the estuarine salinity gradient of the Schelde estuary, NW-Europe. *Biodiversity and Conservation* 9: 1275-1296
- Ysebaert T & Meire P (1999) Macrobenthos of the Schelde estuary : predicting macrobenthic species responses in the estuarine environment. A statistical analysis of the Schelde estuary macrobenthos within the ECOFLAT project. *Report Institute of Nature Conservation IN 99/19*, Brussel, Belgium
- Ysebaert T, Meire P, Maes D & Buijs J (1993) The benthic macrofauna along the estuarine gradient of the Schelde estuary. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27: 327-341

Z

- Zharikov Y & Skilleter GA (2003) Depletion of benthic invertebrates by bar-tailed godwits *Limosa lapponica* in a sub-tropical estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254: 151-162
- Zohary T, Gophen M, Berman-Frank I & Stiller M (1984) Seasonality of stable carbon isotopes within the pelagic food web of Lake Kinneret. *Limnology and Oceanography* 39: 1030-1043
- Zwarts L (1986) Burying depth of the benthic bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) in relation to

- siphon-cropping. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 101: 25-39
- Zwarts L (1991) Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 28: 231-245
- Zwarts L & Blomert AM (1992) Why knots *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma Balthica* when six prey species are available ? *Marine Ecology-Progress Series* 83: 113-128
- Zwarts L, Blomert A-M & Hupkes R (1990a) Increase of feeding time in waders preparing for spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 237-364
- Zwarts L, Blomert A-M, Spaak P & De Vries B (1994) Feeding radius, burying depth and siphon size of *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 183: 193-212
- Zwarts L, Blomert AM & Wanink L (1992) Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by- knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Marine Ecology-Progress Series* 83: 129-139
- Zwarts L, Ens BJ, Kersten M & Piersma T (1990b) Moulting, mass and flight range of waders ready to take-off for long-distance migrations. *Ardea* 78: 339-362
- Zwarts L & Esselink P (1989) Versatility of male curlews (*Numenius arquata*) preying upon *Nereis diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. *Marine Ecology-Progress Series* 56: 255-269
- Zwarts L & Wanink J (1989) Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology* 100: 227-240
- Zwarts L & Wanink J (1991) The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia* 87: 581-587
- Zwarts L & Wanink J (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
- Zwarts L & Wanink L (1984) How oystercatchers and Curlews successively deplete clams Coastal waders and Wildflow in winter, pp 69-81
- Zweers GA (1991) Transformation of avian feeding mechanisms: A deductive method. *Acta Biotheoretica* 39: 15-36
- Zweers GA & Gerritsen AFC (1997) Transitions from pecking to probing mechanisms in waders. *Netherlands Journal of Zoology* 47: 161-208



Deux Avocettes élégantes sur les vasières bordant le port du Pavé (© D. Degré)