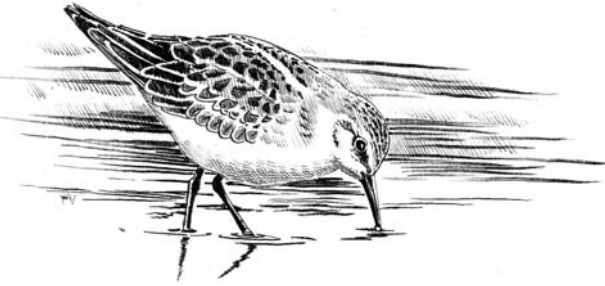


CONSOMMATION DE LA MACRO-FAUNE INVERTÉBRÉE BENTHIQUE PAR LES OISEAUX D'EAU EN BAIE DU MONT-SAINT-MICHEL

Patrick LE MAO⁽¹⁾, Pierre-Yves PASCO⁽²⁾ et Sébastien PROVOST⁽³⁾

Estimation of benthic macrofauna consumption by water birds in the Mont-Saint-Michel bay. An evaluation of the energy transfer between zoobenthos and water birds in the Mont-Saint-Michel bay was carried out from October 2003 until September 2004. Global consumption by waders is similar to that estimated on data collected 20 years ago, in spite of strong variations in seasonal occurrence and species composition of shorebirds populations in the bay. Total consumption (including gulls and predatory anseriformes) is about 2,15 g ash free dry weight/m² /year, a very low figured if compared to results from the Wadden Sea. These two results seems to confirm the initial findings from the PNEC research program in the Mont-Saint-Michel bay: the bay is an oligotrophic system (oceanic type) presenting a strong functional inertness in the mid and long term, because little subjected to the effects contributing coastal rivers. The situation is very different in many other coastal areas, especially in the



Wadden Sea which is an eutrophic system, with strong between year variations, where the , often very high primary and secondary production, are reinforced by nutrients flows induced by eutrophic freshwaters streams.

Mots clés : Macro-faune invertébrée benthique, Oiseaux d'eau, Baie du Mont-Saint-Michel.

Key words: Benthic macrofauna, Water birds, Mont-Saint-Michel Bay, France.

⁽¹⁾ IFREMER, Laboratoire Environnement et Ressources, B.P. 46, F-35402 Saint-Malo Cedex.

⁽²⁾ Bretagne Vivante/SEPNB, 48 Boulevard Magenta, F-35000 Rennes.

⁽³⁾ Groupe Ornithologique Normand, Maison de l'Oiseau Migrateur, 19 avenue Division Leclerc, F-50740 Carolles.

INTRODUCTION

Qui ne connaît le Mont-Saint-Michel, merveille architecturale, déclaré au Patrimoine mondial de l'Humanité par l'UNESCO en 1979? Sa baie est beaucoup moins universellement réputée, même si l'État français ne s'y est pas trompé en demandant à l'UNESCO de la faire figurer au même titre que le Mont sur la liste du Patrimoine mondial. Pourtant

les deux sont indissociables: que serait le Mont sans les vastes espaces d'apparence sauvage qui l'entourent? Mais cette baie, au patrimoine biologique et paysager si riche, n'est pas l'espace sauvage qui paraît au premier contact. Elle est la résultante d'actions humaines, constantes au travers des siècles, qui ont occupé les vastes estrans pour produire poissons, crustacés et coquillages, et ont modelé le rivage pour gagner des terres agricoles.

En baie du Mont-Saint-Michel, les données scientifiques sont très nombreuses mais les connaissances sur le fonctionnement général du système, l'impact des activités humaines et la perception qu'ont les populations riveraines de la baie étaient, jusqu'à très récemment, inexistantes. Par ailleurs, le fonctionnement de la baie ne peut se comprendre que si l'on travaille à une échelle d'espace s'étendant bien au-delà de la baie elle-même, tant du côté terrestre que vers le large.

C'est dans cet esprit qu'ont été mises en place, en deux temps, des recherches multidisciplinaires :

- l'approche mettant en œuvre l'étude des bassins versants et les interfaces terre-mer a été initialisée au début des années 1990. Elle a été poursuivie dans le cadre du site atelier baie du Mont-Saint-Michel du Programme Environnement Vie et Société du CNRS, piloté par Jean-Claude LEFEUVRE, dont la thématique peut se résumer comme suit : *“étudier simultanément à l'échelle globale les changements environnementaux dus à l'élévation du niveau des mers, ainsi que les conséquences écologiques, économiques et sociales, à différentes échelles, des changements d'affectation des terres ainsi que l'évolution des techniques agricoles sur le fonctionnement des bassins versants, des rivières et des systèmes marins côtiers”*.
- l'approche maritime, ouvrant la baie sur l'ensemble du golfe normano-breton, abordée au début des années 1980 dans le cadre d'une Étude Régionale Intégrée, a été reprise et développée dans le cadre de l'actuel chantier du PNEC (Programme National d'Environnement Côtier) de la baie du Mont-Saint-Michel (LE MAO & RETIÈRE, 2001).

Ce dernier programme d'études abordera entre autres la question de la capacité trophique de la baie qui sera analysée grâce à une modélisation biologique dynamique, à différentes échelles de temps et d'espace, intégrant la production primaire et les consommateurs primaires. En parallèle, une modélisation du bilan annuel de consommation et de production des principaux compartiments du réseau trophique sera menée en utilisant

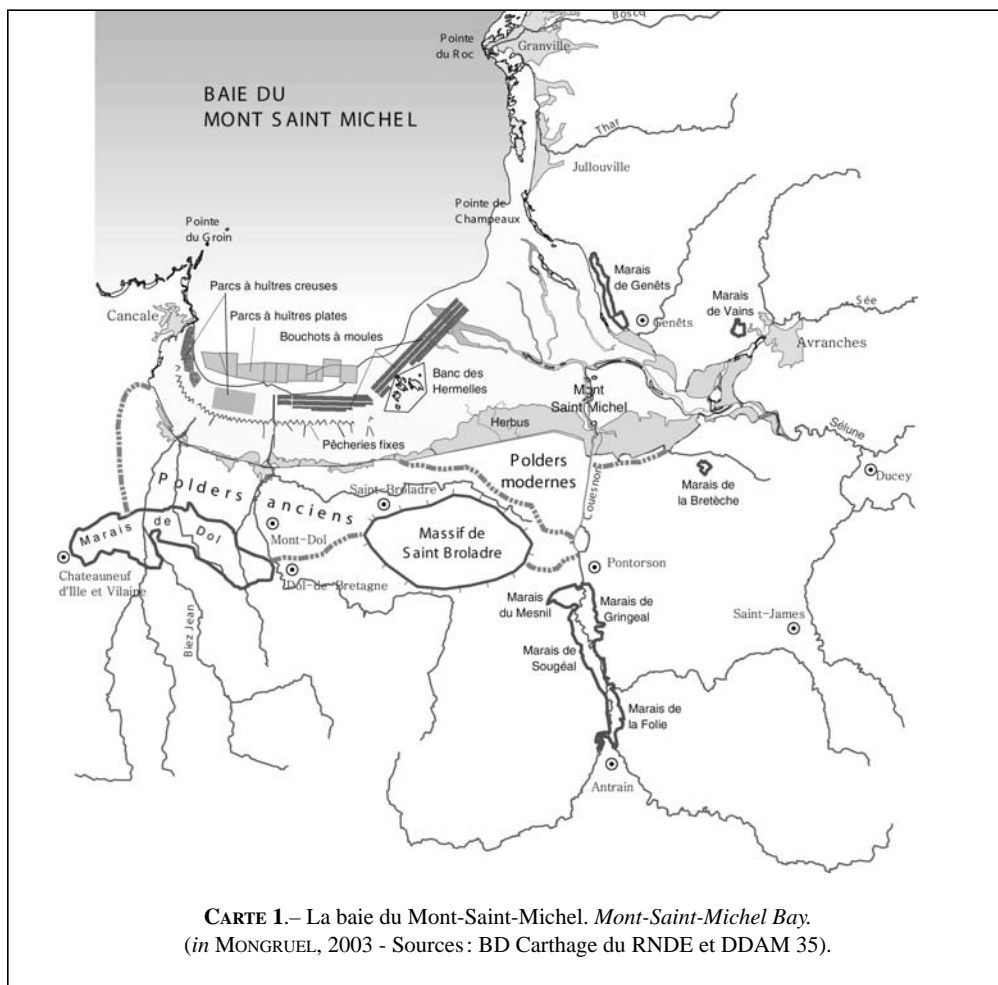
le modèle Ecopath (POLOVINA, 1984; CHRISTENSEN & PAULY, 1992) : il s'agit d'établir les termes d'un bilan de consommation et de production au sein d'un réseau trophique simplifié mais prenant en compte tous les niveaux trophiques. La méthode repose sur la constitution d'une matrice de consommation croisée (régimes alimentaires) et l'identification pour chaque compartiment d'au moins deux des trois termes suivants : biomasse, consommation et production. Le logiciel "Ecopath" utilisé pour l'étude de très nombreux écosystèmes dans le monde, contribue à la résolution des systèmes d'équations qui résultent de l'équilibrage de ce bilan. Cette approche est complémentaire de la modélisation fonctionnelle dynamique et a le mérite de prendre en compte l'ensemble des échelons trophiques, incluant les consommateurs de niveau supérieur (oiseaux, poissons, mammifères). C'est, entre autres, pour fournir à cette modélisation les données nécessaires pour y intégrer l'avifaune que la présente étude a été menée.

LA ZONE D'ÉTUDE ET SON AVIFAUNE

Géographie du site d'étude

La baie du Mont-Saint-Michel est une vaste enclave sédimentaire s'étendant au sud d'une ligne joignant la pointe du Groin de Cancale à la pointe du Roc à Granville, située à l'extrémité sud-est du golfe-normano-breton, en Manche occidentale. Le jeu des marées y découvre, lors des forts coefficients, près de 240 km² d'estran, siège d'une activité biologique intense. Depuis une dizaine de siècles, l'homme a gagné des terres agricoles sur ces immenses espaces, retirant à la mer les 11 000 hectares du marais de Dol puis, à partir de la fin du XIX^e siècle, quelque 4 000 hectares de polders. Ainsi, si les côtes orientales et occidentales sont des falaises naturelles, une digue protégeant les terres conquises sur la mer sert de ligne de rivage à tout le sud de la baie.

L'essentiel des eaux douces reçues par la baie arrive dans son extrémité sud-orientale (CARTE 1). Il s'agit principalement des apports de trois fleuves côtiers : la Sée, la Sélune et le Couesnon, qui drainent 2 600 km² de bassins versants. Dans la partie occidentale, les apports d'eau douce sont



très réduits et proviennent de petits cours d'eau auxquels se joignent les canaux de drainage du Marais de Dol. Ils débouchent, par des portes à marée, au niveau du Vivier-sur-Mer et de Saint-Benoît-des-Ondes.

Les assemblages de la macrofaune benthique de l'immense estran, très faiblement pentu, dont la texture sédimentaire est majoritairement sablo-vaseuse (LARSONNEUR, 1975), se réfèrent dans leur ensemble à la communauté oligospécifique à *Macoma balthica* connue des baies et des estuaires du nord-ouest de l'Europe (PETERSEN, 1913 et 1918; JONES, 1950). Dans la baie du Mont-Saint-Michel, elle se présente sous

des formes variées (faciès différant par leur diversité spécifique) en réponse au gradient Est-Ouest d'affinement des sédiments, à la contrainte durée d'émergence/immersion et aux remaniements des sédiments de surface sous les effets mécaniques des conditions hydrodynamiques (AUBIN, 1979; AUFFRET, 1982; HAMON, 1984; MEZIANE, 1997; RETIERE *et al.*, 2000; THORIN *et al.*, 2001). Parmi les composantes de ce peuplement, certains bivalves dont les biomasses sont particulièrement élevées (*Macoma balthica*, *Abra alba* et surtout *Cerastoderma edule*) jouent un rôle trophique important entrant dans l'alimentation de la piscifaune et de l'avifaune. La

TABLEAU I.– Caractéristiques de l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel en 2004.
Mont-Saint-Michel Bay foreshore in 2004.

	Niveau bathymétrique entre 0 et + 5 m (niveau SHOM)	Niveau bathymétrique situé au dessus de +5 m (niveau SHOM)
Estrans sablo-vaseux à <i>Macoma balthica</i> dont :	6 800 ha	12 900 ha
• Surfaces occupées par les parcs et dépôts à Huîtres	610 ha	50 ha
• Surface occupée par les bouchots à moules et les réserves à moules	1220 ha	50 ha
• Bancs d'Hermelles (<i>Sabellaria alveolata</i>)	110 ha	0
Prés salés	0	4 300 ha

baie du Mont-Saint-Michel est aussi d'un important centre de production conchylicole : moules *Mytilus edulis*, huîtres creuses *Crassostrea gigas* et huîtres plates *Ostrea edulis* (LE MAO & GERLA, 1998). Les caractéristiques de cet estran et son occupation par l'homme sont résumés dans le tableau I.

L'avifaune

L'avifaune de la baie du Mont-Saint-Michel est riche et attire de nombreux ornithologues qui y ont observé 315 espèces (BEAUFILS, 2001 ; PROVOST, 2004). Plus que cette richesse spécifique, c'est le stationnement de dizaines de milliers d'oiseaux d'eau qui confère à cette baie sa renommée ornithologique : c'est un site d'importance internationale pour l'hivernage de la Bernache cravant *Branta bernicla*, du Bécasseau variable *Calidris alpina*, du Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, du Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, de la Barge à queue noire islandaise *Limosa limosa islandica*, de l'Huître pie *Haematopus ostralegus* et de la Barge rousse *Limosa lapponica*. Par ailleurs, la Macreuse noire *Melanitta nigra*, le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*, le Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* et le Bécasseau sanderling *Calidris alba* y atteignent des niveaux d'importance internationale en période migratoire (BEAUFILS, 2001 ; LE MAO *et al.*, 2004). Les stationnements hivernaux de limicoles ont été plus particulièrement étudiés par LE DRÉAN-QUENEC'H DU (1994 et 1999). SCHRICKE (1983) a analysé l'utilisation de la baie et de ses marais périphériques par les anatidés.

Sur les 24 000 hectares d'estran, les superficies dédiées à la culture de l'huître creuse (660 ha) et les prés salés (4 300 ha) ne sont pas utilisées régulièrement par les oiseaux consommateurs de zoobenthos. De plus les travaux de LE DRÉAN-QUENEC'H DU (1994) ont montré que les limicoles ne s'alimentent régulièrement que sur environ 10 000 hectares d'estran sablo-vaseux, tous situés au-dessus du niveau bathymétrique + 5 mètres (niveau SHOM). Les macreuses sont actuellement les seuls oiseaux à s'alimenter directement sur les 1 220 hectares de bouchots à moules, mais ceux-ci participent indirectement (moules détachées et roulées sur l'estran, moules rejetées après le tri) à l'alimentation des Huîtres pies et de certains laridés. D'une manière générale, la Macreuse noire semble tirer l'essentiel de son alimentation (moules et divers bivalves sauvages) de la zone de balancement des marées (BEAUFILS, 2001 ; BELLANGER, 2002), bien qu'elle puisse aussi se nourrir occasionnellement en zone subtidale. Une étude plus fine de ce sujet reste à mener.

Mesures de protection

En reconnaissance de sa richesse biologique, la baie du Mont-Saint-Michel figure sur de nombreux inventaires (ZNIEFF de type I et II, ZICO, SIC) et bénéficie de très nombreuses mesures de protection (site inscrit et classé, patrimoine mondial de l'UNESCO, ZPS, site Ramsar, ZSC). Il existe donc dans la baie une superposition de désignations et de protections, mais le plus souvent sans cohérence dans leurs limites géographiques (LE MAO *et al.*, 2005). Cet empilement,

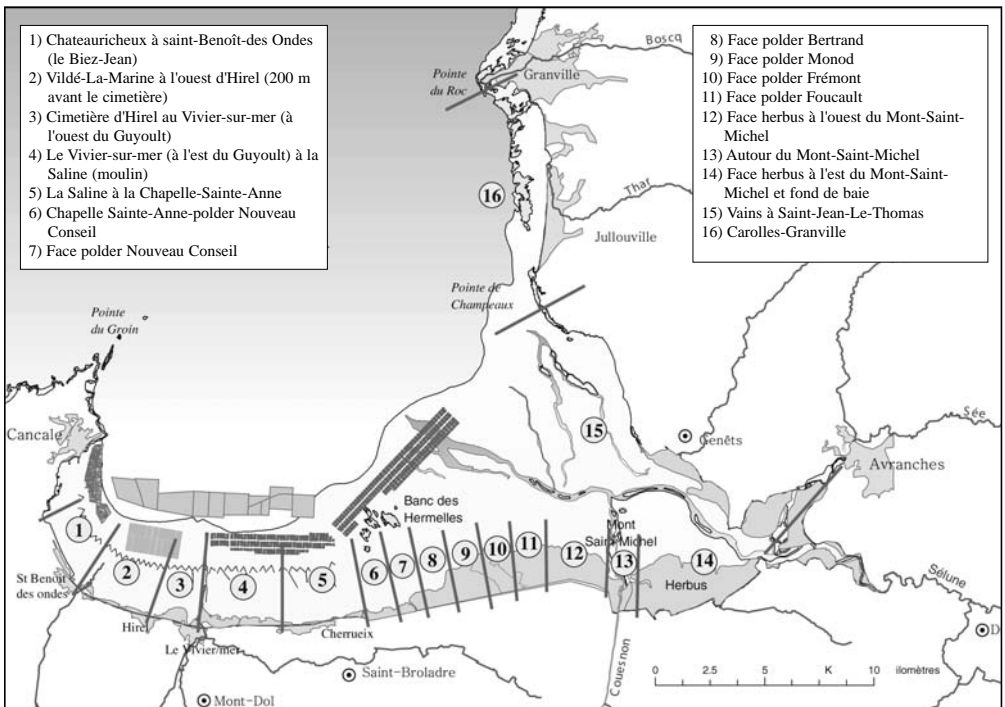
préjudiciable à une bonne transparence des enjeux et des outils de gestion, se trouve aggravé par la situation administrative de la baie qui est partagée entre deux départements et deux régions administratives. Il n'existe, jusqu'à présent, pas de gestion globale du site, en l'absence de vision politique à l'échelle de l'ensemble de la baie de la part des collectivités territoriales concernées (TARTARIN, 2003).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Dénombrement de l'avifaune

Les oiseaux d'eau de la baie du Mont-Saint-Michel font l'objet d'un décompte systématique à la mi-janvier depuis la fin des années 1970. Ces

décomptes, assurés depuis 1993 par le Groupe Ornithologique Normand (GONm) et Bretagne Vivante-SEPNB, ont abouti à un protocole standardisé seulement en 1997, avec le découpage de la baie en sous-secteurs, plus ou moins vastes selon les facilités d'accès ou de décompte (Carte 2). Ceci est indispensable car l'emplacement des reposoirs peut changer d'une année sur l'autre. Au début des années 2000, une majorité d'oiseaux fréquente des reposoirs situés en bordure des herbus de l'ouest du Mont-Saint-Michel. Ceux-ci sont particulièrement difficiles à prospecter compte tenu des distances à parcourir et du relief (canaux, bancs de sable) compliquant la détection des oiseaux au repos. Pour tous les limicoles et les tadornes, les décomptes ont lieu entre une demi-heure avant et une demi-heure après la marée



CARTE 2.– Découpage de la baie du Mont-Saint-Michel en unités de décompte (protocole GONm et Bretagne Vivante/SEPNB).

Waterbird Monitoring units for the Mont-Saint-Michel Bay

haute, de préférence par un coefficient de marée compris entre 70 et 80.

Des décomptes mensuels sur au moins un cycle annuel faisaient cependant particulièrement défaut, en particulier sur les limicoles : les seuls décomptes de ce type avaient été réalisés deux fois par mois, de juin 1980 à juillet 1982 (MAHÉO & BORET, 1982). Il convient toutefois de signaler les limites méthodologiques de ce très conséquent travail préliminaire : travaillant à deux, ces observateurs durent étaler chacun de ces dénombrements sur deux à cinq jours, et seule une bonne connaissance de la baie permettait de limiter les aléas de décomptes liés à cette technique, sans probablement les annuler totalement.

Afin d'actualiser l'information, un suivi mensuel des limicoles et des tadornes a été organisé d'octobre 2003 à septembre 2004 selon le protocole standardisé mis au point pour les décomptes de mi-janvier, sur une durée de temps brève (une demi-heure de part et d'autre de la marée haute) avec de très nombreux intervenants (jusqu'à 25 observateurs) et la prise en compte des envols et des déplacements de groupes d'oiseaux. Des décomptes bimensuels ont été réalisés en mai et juillet, mois pendant lesquels les effectifs sont les plus fluctuants en baie du fait des mouvements migratoires.

Les macreuses sont beaucoup plus difficiles à dénombrer. Les effectifs de janvier et août ont été obtenus lors de décomptes effectués à partir des falaises de Carolles lors de regroupements devant concerner la majorité des oiseaux présents en baie. Les autres décomptes proviennent d'évaluations faites lors de sorties en mer.

Chaque hiver, plusieurs dizaines de milliers de laridés ont leurs dortoirs en baie (BEAUFILS, 2002). Mais la quasi-totalité de ces oiseaux ne s'alimentent pas en baie et ils ne la rejoignent qu'à la nuit tombante. Il existe une exception de taille à ce schéma : de juillet à janvier quelques milliers d'oiseaux, principalement des Goélands argentés, se nourrissent sur les petites moules rejetées en baie par les mytiliculteurs après le tri de leur pêche. Ces rejets se font le long des chemins d'accès aux bouchots et les rassemblements de laridés ont donné lieu à un décompte mensuel sur l'ensemble de la période de fréquentation, au moment de la marée basse.

Estimation de la consommation de mollusques par les oiseaux

Une fois le nombre des oiseaux présents en baie connu, il reste à exprimer cette information en consommation.

Le calcul de la consommation est un exercice difficile dont HACQUEBART (2003) a décliné les pièges et les limites : "*malgré les apparences, il n'existe pas de consensus concernant la méthode à appliquer pour l'estimation de la dépense énergétique quotidienne (DEE) d'une population de Limicoles. Globalement les méthodes d'estimation du métabolisme de base (BMR) et de la DEE sont fiables dans le cas de l'étude d'un individu. En revanche, l'estimation de ces paramètres pour une population apparaît très variable. La faiblesse majeure de ces méthodes semble être le choix du facteur du BMR dans l'estimation de la DEE. Aucune méthode cohérente d'estimation de ce coefficient n'est disponible et les approximations réalisées par les divers auteurs pour l'estimer sont empiriques. Cette difficulté est liée au fait que la DEE des limicoles est la plus élevée parmi les différents groupes d'oiseaux (KERSTEN & PIERSMA, 1987)*".

Ainsi que SUEUR *et al.* (2003) pour une étude similaire en baie de Somme, la formule de base que nous avons utilisée pour ce calcul est la suivante (SCHEIFFART & NEHLS, 1997) :

$$C = N \cdot 3 \cdot \text{BMR} \cdot Q^{-1}$$

C = consommation annuelle en kilojoules

N = nombre d'oiseaux*jours sur un an pour une espèce donnée, calculé à partir des dénombrements mensuels

BMR = besoin métabolique de base quotidien en kilojoules

Q = efficacité d'assimilation = 0,8

Il existe plusieurs équations possibles pour calculer le BMR et comme nous venons de le voir, ce choix est l'élément le plus critique de la démarche. Dans un souci de comparaison inter-site, nous avons décidé d'utiliser celles retenues dans un travail équivalent effectué sur une partie de la mer des Wadden par SCHEIFFARTH & NEHLS (*op. cit.*) :

- pour les limicoles : $BMR \text{ (watt)} = 5,06 * P^{0,729}$ (KERSTEN & PIERSMA, 1987)
- pour les anatidés : $BMR \text{ (watt)} = 4,8 * P^{0,672}$ (BRUCKHORST & HÜPPOP *vide* SCHEIFFARTH & NEHLS, *op. cit.*)
- pour les laridés : $BMR \text{ (watt)} = 3,56 * P^{0,734}$ (ASCHOFF & POHL, 1970)

où P est le poids de l'oiseau en kilogramme

Pour obtenir la valeur en kilojoules par jour, il faut convertir le résultat obtenu :

- $BMR \text{ (KJ.jour)} = BMR \text{ (watt)} * 86400 * (1000)^{-1}$

Les résultats de ces équations sont directement liés aux hypothèses chiffrées de départ. En baie du Mont-Saint-Michel, comme sur beaucoup d'autres sites, ces hypothèses ne sont que des compromis, compte-tenu du manque chronique de données directement collectées sur le site et/ou de la qualité toute relative des données existantes. Nous justifions nos choix ainsi :

– Nombre d'oiseaux.jours : dans notre étude, le nombre d'oiseaux.jours mensuel est obtenu en multipliant le résultat des décomptes du mois par le nombre de jours de ce mois. Les variations d'effectifs étant très progressives pendant la période d'hivernage cette évaluation est proche de la réalité à cette période. Elle est plus discutable en période de migration, même si nous avons doublé la périodicité des recensements en mai et juillet. Il restera donc à affiner les données sur ces périodes en améliorant le suivi des effectifs, en évaluant les taux de renouvellement et en intégrant l'utilisation de zones d'alimentation particulières (à cette occasion les herbues pâturés peuvent être massivement fréquentés pendant quelques jours),

– Masse corporelle : en l'absence de données locales, nous avons repris les valeurs données par CRAMP & SIMMONS (1982 et 1983), en tenant compte, chaque fois que cela est précisé, des variations mensuelles. Nous avons considéré les sex-ratios équilibrées, sauf pour les Macreuses noires en juillet et août, quand l'ensemble de la population présente est constitué de mâles en mue (SCHRICKE, 1993 ; BELLANGER, 2002).

Ces choix sont compatibles avec une utilisation raisonnée et prudente des résultats attendus :

– L'estimation du flux énergétique prélevé par les oiseaux est une estimation globale sur une

année ne nécessitant pas une précision absolue,

– La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus sur d'autres sites en mer des Wadden est un des buts de cette étude et nous reprenons donc localement le protocole de SCHEIFFARTH & NEHLS (1997) appliqué dans certaines baies du German Bight, afin de pouvoir comparer nos résultats en valeur relative. De plus, il s'agit de la méthode retenue dans le premier travail français du même type en baie de Somme (SUEUR *et al.*, 2003)

– Cette première approche est la base d'une réflexion et de travaux devant amener à une plus grande précision dans les années à venir.

RÉSULTATS

La figure 1 permet d'évaluer la fréquentation annuelle de la baie par les principales espèces d'oiseaux consommatrices de macrofaune benthique.

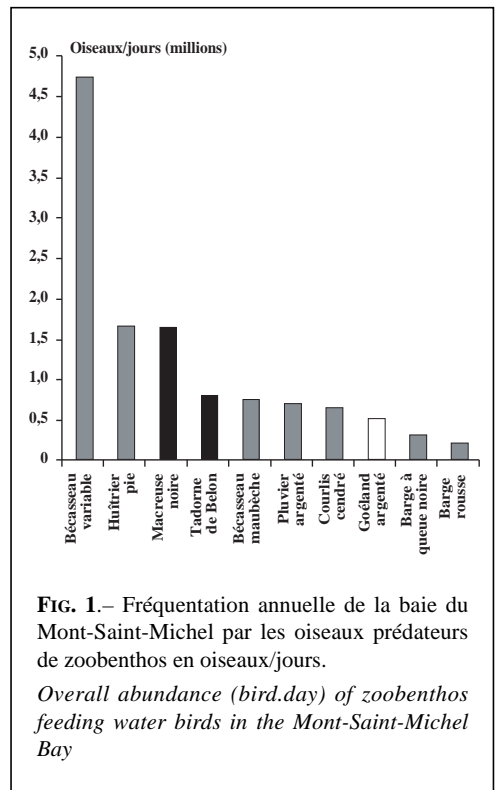


FIG. 1.– Fréquentation annuelle de la baie du Mont-Saint-Michel par les oiseaux prédateurs de zoobenthos en oiseaux/jours.

Overall abundance (bird.day) of zoobenthos feeding water birds in the Mont-Saint-Michel Bay

Le Bécasseau variable est l'espèce dont la présence en baie est la plus remarquable avec plus de 4 700 000 oiseaux.jours d'octobre 2003 à septembre 2004. De même, la baie du Mont-Saint-Michel apparaît être, en terme de fréquentation annuelle, la "baie des limicoles", ceux-ci représentant les trois quarts de l'avifaune du site en fréquentation annuelle (FIG. 2).

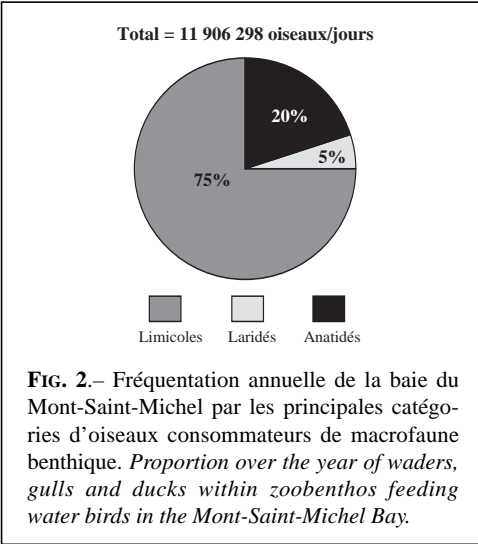


FIG. 2.– Fréquentation annuelle de la baie du Mont-Saint-Michel par les principales catégories d'oiseaux consommateurs de macrofaune benthique. *Proportion over the year of waders, gulls and ducks within zoobenthos feeding water birds in the Mont-Saint-Michel Bay.*

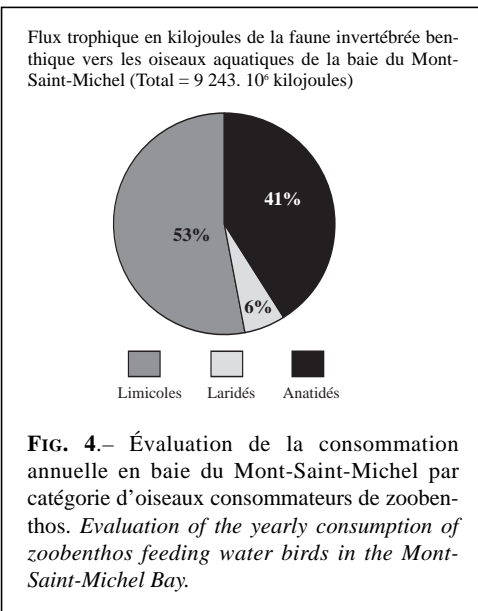


FIG. 4.– Évaluation de la consommation annuelle en baie du Mont-Saint-Michel par catégorie d'oiseaux consommateurs de zoobenthos. *Evaluation of the yearly consumption of zoobenthos feeding water birds in the Mont-Saint-Michel Bay.*

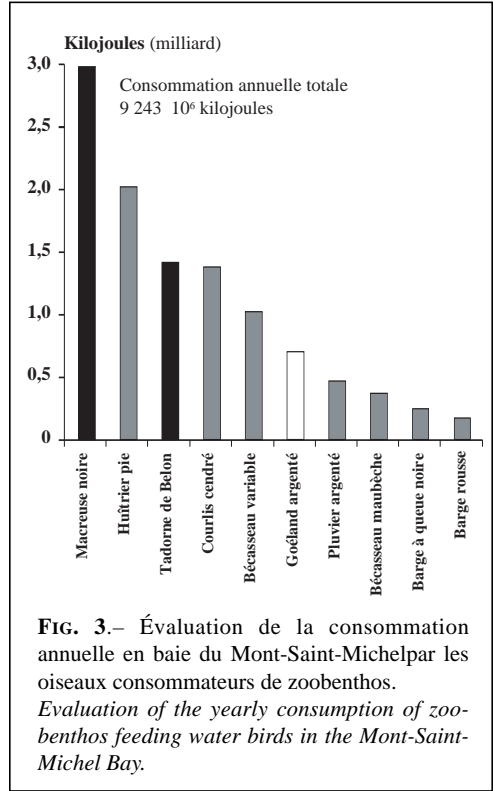


FIG. 3.– Évaluation de la consommation annuelle en baie du Mont-Saint-Michel par les oiseaux consommateurs de zoobenthos. *Evaluation of the yearly consumption of zoobenthos feeding water birds in the Mont-Saint-Michel Bay.*

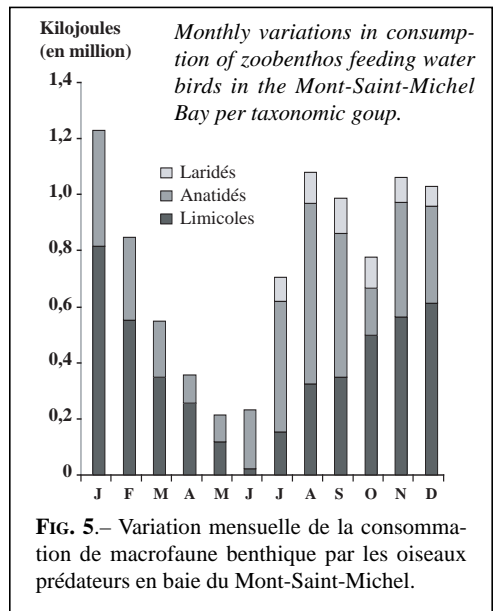


FIG. 5.– Variation mensuelle de la consommation de macrofaune benthique par les oiseaux prédateurs en baie du Mont-Saint-Michel.

Le graphique de consommation annuelle en baie du Mont-Saint-Michel (FIG. 3) montre une répartition tout à fait différente de celle présentée en figure 1 : les principaux prédateurs de zoobenthos à l'échelle de la baie sont la Macreuse noire, suivie de l'Huître pie, alors que le Bécasseau variable se trouve relégué au cinquième rang après le Tadorne de Belon et le Courlis cendré.

Dans le même ordre d'idée, la prédation exercée par les deux espèces d'anatidés consommateurs d'invertébrés benthiques se révèle de peu inférieure, en terme énergétique, à celle exercée par l'ensemble des limicoles, ce qui est logique compte tenu de leur masse corporelle élevée (FIG. 4).

La consommation mensuelle de macrofaune benthique varie de façon régulière pour les limicoles avec un pic en décembre-janvier et un net minimum en juin (FIG. 5) à l'identique de ce qui a été observé en baie de Somme (SUEUR *et al.*, 2003).

Pour les anatidés, le minimum est atteint en avril et mai, et le pic de consommation est essentiellement estival, de juillet à septembre, lors des stationnements de Macreuses noires mâles en mue, phénomène décrit précédemment par SCHRICKE (1993). Ainsi, en août 2004, 12 000 Macreuses noires stationnaient en baie (BEAUFILS & PROVOST, com. pers.).

Les laridés n'ont été observés s'alimentant sur les rejets de moules que de juillet à janvier. Il

y a peu d'évolution de la consommation sur l'ensemble de la période de fréquentation, seule une légère décroissance est observée de septembre à décembre, reflétant peut-être une diminution progressive de la quantité de moules rejetées au fur et à mesure de l'avancement de la saison de commercialisation. La consommation de la macrofaune benthique par les laridés est difficile à évaluer sur le reste de l'année mais doit rester marginale par rapport aux autres espèces présentes en baie.

Le tableau II reprend les consommations de la faune d'invertébrés benthiques par les oiseaux aquatiques en baie du Mont-Saint-Michel selon plusieurs unités de mesure. Les facteurs de conversion sont les suivants :

– Le rapport moyen proposé pour la communauté à *Macoma balthica* de la mer des Wadden, similaire à celle observée en baie du Mont-Saint-Michel, est de 22 kJoules/gramme de poids sec sans cendre (ZWARTS & WANINK, 1993 ; SCHEIFFARTH & NEHLS, 1997). Nous avons retenu cette valeur, de préférence à celle proposée par DAUVIN & JONCOURT (1989) pour la Manche occidentale, mais en milieu subtidal, soit 20,5 kJoules/gramme.

– La transformation du poids sec sans cendre en poids frais de chair se fait en multipliant le premier par 6 (LE DRÉAN-QUENEC'H DU *et al.*, 2003).

TABLEAU II.– Consommation annuelle des invertébrés benthiques par l'avifaune aquatique de la baie du Mont-Saint-Michel.

Yearly consumption of benthic invertebrates by water birds in the Mont-Saint-Michel Bay.

Estimation de la consommation			
Groupes d'oiseaux consommateurs	Kilojoules	Tonnes de poids sec sans cendre (AFDW)	Tonnes de poids frais de chair
Limicoles	4 868 049 900	221,275	1327,650
dont Huître pie	1 738 337 200	79,015	474,09
Anatidés	3 787 497 460	172,159	1032,954
Laridés	658 289 540	29,922	179,532
TOTAL	9 313 836 900	423,356	2540,136

DISCUSSION

Comparaison avec une étude antérieure

GESLIN & EYBERT (1999) ont tenté une première estimation des flux trophiques entre la faune benthique de la baie et les seuls limicoles, en prenant comme référence les décomptes de BORET & MAHÉO de 1981 à 1983. Ils ont obtenu un résultat de 210 tonnes de poids sec sans cendre d'invertébrés consommés. En rapportant ce prélèvement aux 10000 hectares servant à ces oiseaux de zone d'alimentation dans la baie (LE DRÉAN-QUENEC'H DU, 1994) ils obtiennent un prélèvement de 2,1 grammes de poids sec sans cendre/m²/an.

Selon nos propres résultats le prélèvement par les limicoles sur la période allant d'octobre 2003 à septembre 2004 atteint une valeur de 221 tonnes de poids sec sans cendre, tout à fait similaire à la valeur annuelle calculée par GESLIN & EYBERT (*op. cit.*). Ceci suggère une remarquable stabilité du prélèvement par les limicoles à plus de 20 ans d'intervalle malgré des effectifs et des schémas de fréquentation de la baie qui ont fortement évolué.

Toutefois, le simple calcul rapportant ce prélèvement à la superficie des zones d'alimentation, soit 10000 hectares, n'est pas correct. En effet, près de 80 % de l'alimentation de l'Huïtrier pie en baie est constituée de moules tombées des bouchots de la baie, dans lesquels les limicoles ne s'alimentent pas directement, et qui roulent sur le sol jusqu'aux zones d'alimentation (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU *et al.*, 2003). Il faut donc intégrer la surface couverte par les bouchots, soit 1220 ha, aux secteurs fréquentés par les limicoles même si cette superficie n'est qu'indirectement exploitée, puisque le flux trophique en est issu. L'intégration de ces corrections aboutit à une évaluation de prélèvement annuel de 1,97 gramme de poids sec sans cendre par mètre carré de surface exploitée et par an mais seulement de 1,1 gramme de poids sec sans cendre/m²/an si on rapporte le prélèvement à l'ensemble des 19700 hectares d'estran non végétalisés de la baie.

Par ailleurs, comme nous l'avons vu précédemment, ne tenir compte que des limicoles entraîne une sérieuse sous-estimation du transfert d'énergie du benthos vers les oiseaux prédateurs puisque les anatidés et laridés consomment près

de 50 % de la faune benthique prélevée par les oiseaux. Au total ce sont ainsi plus de 423 tonnes de matière sèche sans cendre de faune benthique, représentant environ 2540 tonnes de poids frais de chair, qui sont prélevés par les oiseaux carnivores sur les 19700 ha d'estran meuble de la baie soit 2,15 g de poids sec sans cendre par mètre carré d'estran meuble non végétalisé et par an à l'échelle de l'ensemble du site.

Comparaison avec d'autres sites

Dans les travaux consultés à titre de comparaison, les résultats de consommation annuelle sont rapportés l'ensemble de la superficie d'estran du site, quelle que soit la surface réellement exploitée en alimentation (TAB. III).

Selon nos estimations, le prélèvement de benthos par l'avifaune en baie du Mont-Saint-Michel est très inférieur à celui calculé en baie de Somme et en mer des Wadden quelles que soient les échelles d'observation sur ce dernier site (site dans son intégralité ou parties de celui-ci). L'apparente grande stabilité de prélèvement par les limicoles à plus de 20 ans d'intervalle en baie du Mont-Saint-Michel montrerait qu'il ne s'agirait pas d'une situation nouvelle résultant d'une régression locale récente de l'avifaune hivernante ou migratrice, mais peut-être d'une situation chronique à mettre en relation avec les caractéristiques générales du milieu. En effet, les premiers résultats des recherches menées dans le cadre du chantier Baie du Mont-Saint-Michel du Programme National d'Environnement côtier (PNEC) montrent qu'il s'agirait d'un milieu oligotrophe de type océanique, avec une productivité faible, présentant une grande inertie d'évolution à moyen et long terme. Ceci oppose la baie du Mont-Saint-Michel à de nombreux autres écosystèmes littoraux soumis à d'importants apports terrigènes et plus ou moins fortement eutrophisés, comme la mer des Wadden dans son ensemble, et plus particulièrement dans sa partie allemande (VAN BEUSEKOM *et al.*, 2001). Même si elle peut changer la composition spécifique des peuplements originels (van BEUSEKOM *et al.*, *op.cit.*), cette eutrophisation est favorable à l'augmentation de la productivité générale des écosystèmes littoraux, plus particulièrement celle des invertébrés benthiques: ainsi les biomasses d'invertébrés ont triplé dans le courant des années

TABLEAU III.– Comparaison des flux trophiques entre le benthos et les oiseaux en mer des Wadden et en baie du Mont-Saint-Michel.*Comparison of benthos-birds trophic fluxes between the Mont-Saint-Michel Bay and the Wadden Sea.*

Site et espèces	Auteurs	Valeurs de consommation sur les vasières intertidales
Wadden Sea (NL) limicoles, anatiés et laridés	SMIT (1981) recalculé par SCHEIFFART & NEHLS (1999)	6,6 g AFDW/m ² /an
Mer des Wadden à Sylt-Romo (D) limicoles, anatiés et laridés	SCHEIFFART & NEHLS (1999)	8,7 g AFDW/m ² /an
Mer des Waden à Königshafen (D) limicoles, anatiés et laridés	SCHEIFFART & NEHLS (1999)	17,6 g AFDW/m ² /an
Baie de Somme Huit espèces les plus communes : Tadorne de Belon et limicoles	SUEUR <i>et al.</i> (2003)	7,14 g AFDW/m ² /an
Baie du Mont-Saint-Michel limicoles, anatiés et laridés	Cette étude	2,15 g AFDW/m ² /an

1990 dans les fonds vaseux du German Bight (OSPAR Commission, 2000) et doublé de 1971 à 1996 dans certaines parties de la mer des Wadden néerlandaise, avec des fluctuations interannuelles étroitement corrélées à la productivité primaire (BEUKEMA *et al.*, 1998). Les prédateurs qui se nourrissent de ces invertébrés, en particulier les oiseaux, peuvent ainsi voir leurs effectifs croître de façon très marquée dans les systèmes eutrophes.

Il faut donc être très prudent dans l'interprétation de l'analyse des stationnements d'oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel (EYBERT *et al.*, 2003) : une quasi-stabilité locale alors que les effectifs augmentent ailleurs n'est très probablement pas un signe de dysfonctionnement mais pourrait aussi bien être le reflet d'une caractéristique fonctionnelle récurrente. Les oiseaux d'eau, pouvant être bénéficiaires de l'eutrophisation littorale et donc d'une certaine dégradation de la qualité des eaux, ne sont pas toujours d'aussi bons indicateurs de la qualité du milieu que cela est couramment avancé, ainsi que le mettaient déjà en évidence les travaux de POUNDER (1976). La stabilité des effectifs en baie, alors que les populations globales varient, peut, au contraire, être interprétée comme un signe de bonne qualité du site où les effectifs de limicoles seraient proches de l'optimum local quelles que soient, par ailleurs,

les abondances globales des populations, ainsi que l'a constaté MOSER (1988) pour le Pluvier argenté dans des estuaires britanniques. Cette idée a depuis été conceptualisée sous l'appellation de "buffer effect" (SUTHERLAND, 1996).

Il faut également remarquer une particularité de la baie du Mont-Saint-Michel : les moules issues des bouchots d'élevage y représentent une part tout à fait importante de la macrofaune benthique consommée par les oiseaux aquatiques, si l'on se fie aux données disponibles. Elles assureraient la totalité de l'alimentation des laridés exploitant l'estran de juillet à janvier (moules hors taille rejetées par les mytiliculteurs) et 80 % des ressources alimentaires de l'Huîtrier pie fréquentant la partie bretonne de la baie (moules tombées des structures d'élevage) d'après QUENEC'H DU *et al.* (2003). Elles représentent une part restant à préciser de l'alimentation des Macreuses noires (moules directement prélevées sur les bouchots) mais que BELLANGER (2002) a estimé à environ 1 000 tonnes de poids vif (soit environ 42 tonnes de poids sec sans cendre) d'après des enquêtes menées auprès des mytiliculteurs. Si nous retenons ce dernier chiffre, les moules consommées par ces oiseaux représenteraient environ 135 tonnes de poids sec sans cendre soit près du tiers de la biomasse sèche de macrofaune consommée annuellement par l'ensemble des

oiseaux d'eau. Nous nous trouvons donc dans un contexte original de conservation pour les espèces concernées qui, localement, dépendent largement des activités humaines de production en plus des ressources naturelles sauvages de la baie. Il reste à savoir si ce choix alimentaire résulte d'une diminution des ressources naturelles liées à l'extension de la mytiliculture (compétition trophique entre moules et bivalves sauvages, diminution des superficies d'alimentation des oiseaux) ou à une prédation préférentielle sur une proie volumineuse et facilement disponible.

PERSPECTIVES

Le chantier PNEC de la baie du Mont-Saint-Michel a été l'occasion d'obtenir pour la première fois, en seulement deux ans de terrain, un instantané extrêmement complet de la partie maritime de la baie du Mont-Saint-Michel tant au niveau morphologique (bathymétrie actualisée) que sédimentaire et biologique (de la production primaire aux consommateurs secondaires). Toutes ces données ne sont pas encore disponibles compte tenu de la masse d'informations à traiter. Dès 2006, nous devrions pouvoir les croiser pour mieux comprendre comment les oiseaux aquatiques prédateurs tirent partie de la baie : proies disponibles en biomasse et production, caractéristiques bio-sédimentaires de l'estran, interactions directes et indirectes entre la conchyliculture et l'avifaune, impact sur le fonctionnement écologique global de la baie de l'explosion démographique du gastéropode filtreur invasif *Crepidula fornicata* qui représente d'ores et déjà l'essentiel des coquillages présents en baie alors qu'il ne semble guère avoir de prédateurs (environ 150 000 tonnes en 2003 en baie de Cancale soit près de 70 % de la biomasse des coquillages filtreurs de la baie). A partir de ces données, une modélisation de l'utilisation spatiale de la baie par les oiseaux devrait être possible à l'instar du travail développé par SCHEIFFARTH *et al.* (1996).

Il restera toutefois de nombreuses informations à obtenir sur l'avifaune aquatique de la baie pour y disposer de données locales et non utiliser les informations acquises dans les îles Britanniques ou en mer des Wadden. En effet,

l'analyse des nombreuses publications disponibles montre une très grande plasticité alimentaire et comportementale des oiseaux consommateurs de benthos selon les sites d'études et rien ne peut remplacer les études *in situ*.

REMERCIEMENTS

Merci à la DIREN Basse-Normandie et au chantier PNEC de la baie du Mont-Saint-Michel qui nous ont donné les moyens financiers nécessaires aux décomptes mensuels de l'avifaune aquatique en baie d'octobre 2003 à septembre 2004. Un grand merci aussi aux nombreux ornithologues normands et bretons qui ont bien voulu consacrer une partie importante de leur temps aux décomptes mensuels en baie. Nous remercions également le professeur Christian RETIÈRE du Muséum National d'Histoire Naturelle, Claude LE BEC et Daniel GERLA de l'IFREMER, Guillaume GÉLINAUD de Bretagne Vivante/SEPNB, directeur de la Réserve Naturelle de Séné, Gérard DEBOUT du Groupe Ornithologique Normand, Pierre YÉSOU de l'ONCFS et Matthieu BEAUFILS, ornithologue infatigable et fin connaisseur de la baie, pour leur relecture et leurs commentaires sur ce travail. Enfin, nous sommes spécialement reconnaissants à Patrick TRIPLET d'avoir fait une lecture critique du texte et de l'avoir enrichi par ses remarques pertinentes.

BIBLIOGRAPHIE

- ASCHOFF (J.) & POHL (H.) 1970.— Der Ruheumsatz von vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse. *J. Ornithol.*, 111 : 38-47.
- AUBIN (D.) 1979.— *Influence de l'envasement sur les activités conchylicoles de la baie de Cancale*. Rapport M.N.H.N., Laboratoire maritime de Dinard : 1-78, annexes 7 p.
- AUFFRET (M.) 1982.— *Contribution à l'étude de la communauté à Macoma balthica (L.) de la baie du Mont-Saint-Michel*. DEA de l'Université de Rennes 1.
- BEAUFILS (M.) 2001.— *Avifaune de la baie du Mont-Saint-Michel, 1979-1999. Enquête sur un site complexe*. Groupe Ornithologique Normand/Bretagne Vivante-SEPNB Ille-et-Vilaine. 301 p.
- BELLANGER (X.) 2002.— *La Macreuse noire (Melanitta nigra) en baie du Mont-Saint-Michel : bilan des connaissances et analyse de l'impact sur la mytiliculture*. Mémoire de DESS "gestion



- des Ressources Naturelles Renouvelables”, Institut d’Ecologie Appliquée/UCO, Station marine du MNHN à Dinard, IFREMER DEL/SM, 57 p. • BEUKEMA (J.J.), CADÉE (G.C.) & DEKKER (R.) 1998.– How two large “experiments” illustrate the importance of enrichment and fishery for functioning of Wadden Sea ecosystem. *Seickenbergiana maritima*, 29: 37-44. • BORET (P.) & MAHÉO (R.) 1982.– *Recherches sur les oiseaux d’eau séjournant dans la baie du Mont-Saint-Michel*. Convention de recherches ONC-Université de Rennes I, document ronéotypé.
- CHRISTENSEN (V.) & PAULY (D.) 1992.– Ecopath II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Modelling*, 61: 169-185. • CRAMP (S.) & SIMMONS (K.E.L.) (eds.) 1982.– *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa-The birds of the Western Palearctic*, Vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Oxford University Press, London, 722 p. • CRAMP (S.) & SIMMONS (K.E.L.) (eds.) 1983.– *The birds of the Western Palearctic*, Vol. III, *Waders to Gulls*. Oxford University Press, London, 913 p.
 - DAUVIN (J.C.) & JONCOURT (M.)– Energy values of marine benthic invertebrates from the western English Channel. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 69: 589-595.
 - EYBERT (M.C.), GESLIN (T.), QUESTIAU (S.) & FEUNTEUN (E.) 2003.– Shorebirds community variations indicative of a general perturbation in the Mont-Saint-Michel bay (France). *C.R. Biologies*, 326: 140-147.
 - GESLIN (T.) & EYBERT (M.C.) 1999.– *Limicoles en baie du Mont-Saint-Michel: évolution des effectifs et estimation de leur impact sur la macrofaune intertidale*. Rapport Université de Rennes 1, 24 p.
 - HACQUEBART (P.) 2003.– *Estimation des flux trophiques entre le macrobenthos et les limicoles en milieu estuarien*. DEA “Interfaces et Dynamiques en Environnement” Université de Lille Côte d’Opale, 20 p. • HAMON (D.) 1984.– *Côte ouest du Cotentin et baie du Mont-Saint-Michel: notice explicative. Golfe normano-breton: carte biomorphosédimentaire de la zone intertidale au 1: 25 000*, IFREMER, 50 p.
 - JONES (N.S.) 1950 – Marine bottom communities. *Biol. Rev.*, 25: 283-313.
 - KERSTEN (M.) & PIERSMA (T.) 1987.– High levels of energy expenditure in shorebirds, metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
 - LARSONNEUR (C.) 1975.– *Normandie, baie du Mont-Saint-Michel, France*. IX^e Congrès international de sédimentologie, Nice: 1-128 • LE

- DRÉAN-QUENEC'H DU (S.) 1994.– *Répartition spatio-temporelle des limicoles en baie du Mont-Saint-Michel*. Thèse de Docteur Vétérinaire, Faculté de Médecine de Nantes, 140p. + annexes. • LE DRÉAN-QUENEC'H DU (S.) 1999.– *Paramètres influençant la répartition spatiale des limicoles en hivernage : sédiments et parasites*. Thèse de Biologie de l'Université de Rennes 1, 371 p. • LE DRÉAN-QUENEC'H DU (S.), LE MAO (P.) & MAHÉO (R.) 2003.– *Pression de prédation sur les mollusques bivalves par les limicoles malacophages de la baie du Mont-Saint-Michel*. Communication au troisième Colloque Normand d'Ornithologie "Oiseaux des baies et estuaires en Manche". Le Havre, 9 novembre 2002. • LE MAO (P.) & GERLA (D.) 1998.– La conchyliculture in La baie du Mont-Saint-Michel (fasc. 3). *Penn-Ar-Bed*, 169 : 28-37. • LE MAO (P.), PROVOST (S.) & PASCO (P.-Y.) 2003.– *Evaluation de la ZPS de la baie du Mont-Saint-Michel*. Rapport DIREN Basse-Normandie/chantier PNEC de la baie du Mont-Saint-Michel/Groupe Ornithologique Normand/ Bretagne Vivante-SEPNB, 79 p. • LE MAO (P.) & RETIÈRE (C.) 2001.– *De la connaissance à la gestion d'un écosystème littoral : montage d'un programme de recherche en Baie du Mont-Saint-Michel*. Communication au V^e Forum Halieumétrique "Halieutique : complexité et décision". Lorient, 26-27-28 juin 2001.
- MEZIANE (T.) 1997.– *Le réseau trophique benthique en baie du Mont-Saint-Michel : intégration de la matière organique d'origine halophyle à la communauté à Macoma balthica*. Thèse de l'Université de Rennes 1-MNHN, Laboratoire Maritime de Dinard, 182 p. • MOSER (M.E.) 1988.– Limits to the numbers of Grey Plovers *Pluvialis squatarola* wintering on british estuaries: an analysis of long-term populations trends. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 473-485
 - OSPAR Commission 2000.– Quality Status Report 2000, Region II- Greater North Sea. OSPAR Commission, London, 136 p.
 - PETERSEN (C.G.) 1913.– Valuation of the sea. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish Biol. Stat.*, 21 : 1-62. • PETERSEN (C.G.) 1918 – The sea-bottom and its production of fish food. *Rep. Danish Biol. Stat.*, 25 : 1-42. • POLOVINA, (J.J.) 1984.– Model of a coral reef ecosystem. I. The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3 : 1-11. • POUNDER (B.) 1976.– Waterfowl at effluent discharges in Scottish coastal waters. *Scottish Birds*, 6, 159-176. • PROVOST (S.) 2004.– *Les oiseaux de la baie du Mont-Saint-Michel en 2002 et 2003*. GONm/SEPNB, octobre 2004, 12 pages.
 - RETIÈRE (C.), LE MAO (P.) & DUBOIS (S.) 2000.– Les peuplements benthiques de la baie du Mont-Saint-Michel. Colloque : la baie du Mont-Saint-Michel et ses bassins versants, "rencontres 2000". (5-6-7 avril 2000, Pontorson) : 3 p.
 - SCHEIFFART (G.) & NEHLS (G.) 1997.– Consumption of benthic macrofauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.*, 51 : 373-387. • SCHEIFFARTH (G.), NEHLS (G.) & AUSTEN (I.) 1996.– *Modelling distribution of shorebirds on tidal flats in the Wadden Sea and visualisation of results with the GIS IDRISI*, in LORUP (E.) & STROBL (J.) IDRISI GIS 96, Saltzburger Geographische Materialien, Heft 25. Selbstverlag des Instituts für Geographie der Universität Salzburg. • SCHRICKE (V.) 1983.– *Distribution spatio-temporelle des populations d'Anatidés en transit et en hivernage en baie du Mont Saint-Michel, en relation avec les activités humaines*. Thèse de 3^e cycle en écologie. Université de Rennes I, 299 p. • SCHRICKE (V.) 1993.– La baie du Mont Saint-Michel, première zone de mue en France pour la Macreuse noire *Melanitta nigra*. *Alauda*, 61 : 35-38. • SUEUR (F.), DESPREZ (M.), FAGOT (C.) & TRIPLET (P.) 2003.– La baie de Somme : un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda*, 71 : 49-58. • SUTHERLAND (W.J.) 1996.– *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, New York,
 - THORIN (S.), RADUREAU (M.), FEUNTEUN (E.) & LEFEUVRE (J.C.) 2001.– *Preliminary results on a high east-west gradient in the macrozoobenthic community structure of the macrotidal Mont-Saint-Michel bay*. *Continental Shelf Research*, 22 : 2167-2183.
 - VAN BEUSEKOM (J.E.E.), FOCK (H.), DIEL-CHRISTIANSEN (S.) & CHRISTIANSEN (B.) 2001.– *Wadden Sea specific eutrophication criteria*. Wadden Sea Ecosystem, n° 14. Common Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany, 116 p.
 - ZWARTS (L.) & WANINK (J.H.) 1993.– How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31 : 441-476.