

Prendre en compte les surfaces réellement exploitables par les limicoles

**Alain PONSERO, Patrick LE MAO, Pascal HACQUEBART,
Mickaël JAFFRE & Laurent GODET**

Les zones intertidales sont, par définition, soumises à la marée et les limicoles ne peuvent donc s'y alimenter qu'à marée basse, lorsqu'elles sont exondées. Le régime de marée, la configuration bathymétrique générale de chacun des sites, la position bathymétrique de chacun des habitats intertidaux, mais également le moment de la marée conditionnent des variations parfois importantes de superficies réellement accessibles ou attractives pour les limicoles. En conséquence, il serait abusif de rapporter des densités de limicoles, et *a fortiori* des quantités de biomasse ou d'énergie prélevées par ceux-ci, à des superficies intertidales brutes, bien que la majorité des études estimant des densités de limicoles sur des sites estuariens le fassent. Nous proposons de montrer l'importance de la prise en compte des différences de superficies réellement accessibles entre des sites différents, entre des habitats différents, et nous soulignons enfin la variabilité spatiale de l'attractivité des zones intertidales en fonction des individus et du moment de la marée.

Différences d'accessibilité entre les sites

Il suffit de parcourir les rives de la Manche pour s'apercevoir de la diversité paysagère qu'offrent les zones intertidales accueillant des limicoles en hiver ou en escale migratoire : larges baies aux pentes faibles et régulières (*e.g.* baies du Mont-Saint-Michel ou de Saint-Brieuc), archipels fragmentés et complexes (*e.g.* Bréhat ou Chausey) ou encore rias plus ou moins encaissées (*e.g.* Rance ou abers finistériens). S'ajoutent à ces configurations topographiques très contrastées des régimes de marée qui diffèrent nettement. Tout en restant sur les rives occidentales de la Manche, l'onde de marée passe par exemple de 5 mètres d'amplitude à Portland en période de vives-eaux, à 7 mètres au cap de La Hague et elle atteint près de 15 mètres dans le fond du golfe Normand-Breton. En conséquence, pour un même régime de marée, les superficies intertidales brutes diffèrent entre les sites, mais le rythme et les temps d'exondation varient de manière tout aussi marquée.

Exemple des surfaces de trois sites du golfe Normand-Breton

À titre d'exemple, comparons les densités d'oiseaux de trois sites géographiquement proches dans le golfe Normand-Breton : la baie de Saint-Brieuc, la baie du Mont-Saint-Michel et l'archipel de Chausey. Les densités rapportées à la superficie intertidale brute (*i.e.* maximale), puis à la superficie intertidale moyennement exondée (*c'est-à-dire* réellement accessible) au cours du mois de janvier sont comparées. Les abondances correspondent aux décomptes de limicoles de la mi-janvier de 2000 à 2005 (Mahéo, 2000-2005), hors Bécasseau violet *Calidris maritima* et Tourne-pierre à collier *Arenaria interpres*, s'alimentant surtout en substrat dur. Les superficies exondées ont été estimées heure par heure selon le régime de marée de janvier 2005. Les données bathymétriques (Tocquet *et al.* [1957] pour Chausey ; données LIDAR 2003 pour la baie du Mont-Saint-Michel (coordination IFREMER sur financement de la Fondation Total pour la biodiversité marine) ; bathymétrie acquise par un échosondeur (Tritech) par le bureau d'études In Vivo en 1995 pour la baie de Saint-Brieuc) et les hauteurs d'eau heure par heure de janvier 2005 (données du SHOM, www.shom.fr) ont été utilisées. Le lien entre hauteur d'eau et superficie exondée, estimé sous système d'information géographique (SIG), a permis d'établir une courbe de régression pour chaque site. Leurs équations ($R^2 > 0,95$ pour tous les sites) ont permis de calculer les superficies exondées de chaque site au cours d'un mois de janvier classique en fonction des hauteurs d'eau heure par heure (*figure 7*).

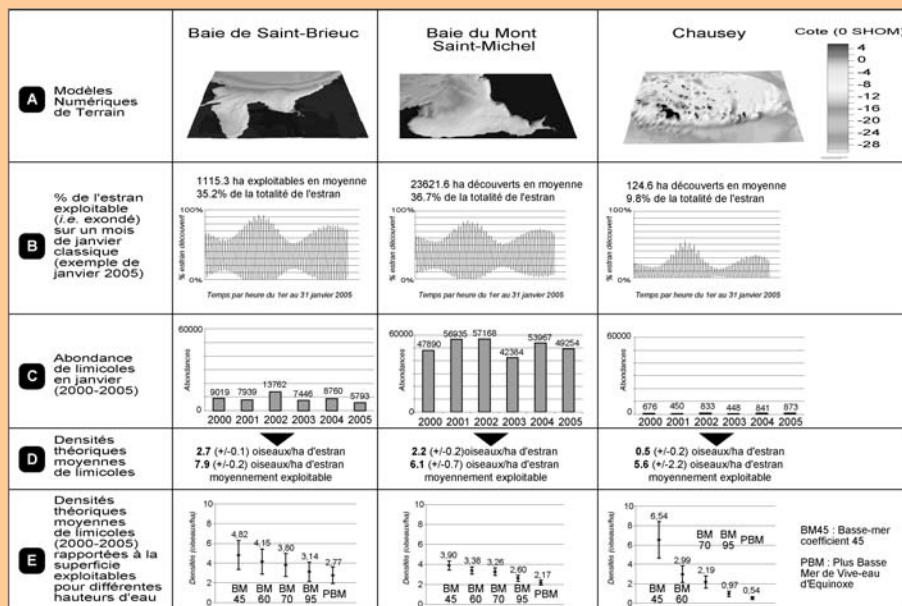


Figure 7 : baies de Saint-Brieuc, du Mont-Saint-Michel et Chausey : superficies intertidales meubles exploitables pour les limicoles et densités de limicoles s'y rapportant (Godet, 2008)

La figure 7 montre que les deux baies sont caractérisées par des pentes faibles et régulières, contre des pentes très irrégulières pour Chausey (A). En conséquence, au cours d'un mois de janvier, si plus de 35 % des estrans des baies sont exondés, moins de 10 % de l'estran de Chausey le sont (B). Les différences de superficies relatives de chaque site au cours de périodes de mortes-eaux sont encore plus marquées : pour un coefficient de marée de 45, 50 % de l'estran total de la baie de Saint-Brieuc est exondé à marée basse, 45 % de l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel et seulement 6 % de l'estran de Chausey.

Les abondances brutes de limicoles fréquentant chacun des sites de 2001 à 2005 sont très différentes, du fait de superficies brutes très différentes. Mais les densités de limicoles rapportées à la superficie totale des estrans sont quatre fois moindres à Chausey que dans les baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel (respectivement 0,5 oiseaux par hectare, contre 2,7 et 2,2 (D)). Toutefois, lorsque l'on rapporte les densités d'oiseaux aux superficies réellement exondées en moyenne au cours d'un mois de janvier, c'est-à-dire aux surfaces que les limicoles peuvent réellement exploiter, les densités sont assez similaires sur les trois sites : 7,9 oiseaux à l'hectare pour Saint-Brieuc, 6,1 oiseaux pour la baie du Mont-Saint-Michel et 5,6 pour Chausey (D). Si on se focalise sur les périodes de mortes-eaux, les densités de limicoles par hectare d'estran moyennement exondé à Chausey sont même supérieures à celles des deux baies (6,54 oiseaux à l'hectare contre moins de 5 à Saint-Brieuc et moins de 4 en baie du Mont-Saint-Michel (E)).

Cette brève analyse montre combien il serait abusif de conclure que les densités d'oiseaux, ou encore l'énergie qu'ils consomment par hectare (en utilisant les équations mentionnées précédemment dans ce chapitre), est plus faible sur l'archipel de Chausey que sur les deux baies.

La surface brute d'un estran ne correspond pas à une réalité biologique pour un limicole en alimentation. Ce qui compte pour un limicole est la superficie qu'il peut potentiellement exploiter et celle-ci correspond à une unité de surface intertidale moyennement exondée au cours d'une période donnée.

Si le fait de prendre une surface intertidale brute pour calculer les densités et des pressions de consommation à l'hectare de limicoles sur un site est erroné, l'erreur est encore aggravée si cette surface est calculée comme le domaine s'étendant jusqu'au zéro SHOM (appelé également zéro des cartes marines). Ce zéro ne correspond en effet en rien à une réalité écologique et ce pour deux raisons. Il s'agit d'un zéro théorique qui correspond aux plus basses mers d'un coefficient théorique de 120. Ensuite, sur une carte marine, ce zéro n'est valable que pour un port de référence et il faut donc apporter des corrections à chaque site que l'on souhaite étudier.

Différences d'accessibilité entre les habitats

En domaine intertidal, la distribution des habitats benthiques se fait principalement selon un gradient bathymétrique et des différences s'observent en fonction de l'hydrodynamisme local (Petersen, 1913 ; 1915 ; Thorson, 1952 ; 1957). On distingue ainsi des habitats selon plusieurs étages bathymétriques (supra-littoral, médiolittoral, infralittoral) et les estrans abrités de ceux battus par les houles (Lewis, 1978).

Il existe également un patron de distribution bathymétrique de la richesse, de l'abondance et de la biomasse de la macrofaune benthique, proie des limicoles. En mer des Wadden, la relation entre biomasse, abondance, richesse macrofaunique, d'une part, et bathymétrie, de l'autre, suit une courbe en cloche, avec des valeurs les plus basses en haut estran, les plus importantes dans la zone de mi-marée et qui tendent à diminuer en allant vers le bas estran (Thamdrup, 1935 ; Wohlenberg, 1937 ; Linke, 1939 ; Beukema, 1976 ; Wolff & De Wolf, 1977 ; Dankers & Beukema, 1983 ; Michaelis, 1984 et 1987). Il convient enfin d'ajouter à ces grands patrons de distribution générale, la superposition d'habitats dits « structurés », c'est-à-dire générés par des « espèces ingénieures » (*sensu* Jones *et al.*, 1994). C'est le cas des récifs générés par des vers marins bioconstructeurs (*e.g.* *Lanice conchilega*, *Sabellaria alveolata*), des phanérogames marines (*e.g.* *Zostera noltii*, *Zostera marina*), ou encore des bivalves (*e.g.* bancs de moules à *Mytilus edulis*). Il a été montré que de tels habitats tendent à augmenter la biomasse, l'abondance, la richesse ou encore la diversité en espèces benthiques associées, et qu'ils peuvent constituer des zones d'alimentation privilégiée pour les limicoles (voir par exemple Godet *et al.* [2008] pour une synthèse du rôle joué par *L. conchilega* pour la macrofaune et les oiseaux).

La sélection des habitats par les limicoles, en fonction de la nature du sédiment (granulométrie, teneur en matière organique, pénétrabilité, etc.), l'abondance de la ressource trophique mais aussi son accessibilité ont fait l'objet de très nombreuses publications (pour une revue détaillée voir Van de Kam *et al.*, 2004). Toutefois, si on souhaite réellement quantifier ou comparer la fréquentation de différents habitats par les limicoles, et la quantité de nourriture qu'ils sont susceptibles d'y prélever, il convient de pondérer les abondances d'oiseaux qui fréquentent chaque habitat non seulement par la surface de chacun des habitats, mais aussi par leur surface réellement exploitable (voir encart).

Différences d'accessibilité des habitats intertidaux sur l'archipel de Chausey

L'exemple des habitats intertidaux de l'archipel des îles Chausey met en évidence les contrastes qui peuvent exister entre chacun des habitats non seulement du point de vue de leur accessibilité mais aussi de leur composition faunistique.

Parmi la dizaine d'habitats intertidaux de substrat meuble présents sur l'archipel, l'abondance et la richesse de la macrofaune benthique a été estimée pour les sept habitats les plus largement distribués (pour la méthodologie d'échantillonnage benthique voir Godet [2008]). L'accessibilité moyenne pour les limicoles de chacun des habitats intertidaux du site est quantifiée, et, plus précisément, lors de quatre périodes importantes de la phénologie des limicoles : la période de migration pré-nuptiale, de nidification, de migration post-nuptiale et d'hivernage. Sous système d'information géographique (SIG), nous avons croisé la cartographie des habitats intertidaux (Godet, 2008 ; Godet *et al.*, 2009) avec celle de la bathymétrie du site (Tocquet *et al.*, 1957). Pour chacun des habitats, une superficie correspond à chaque cote bathymétrique et, au final, l'équation d'une courbe de régression entre hauteurs d'eau et superficie exondée de chaque habitat est possible. Enfin, en utilisant ces équations et les hauteurs d'eau fournies par le service hydrographique et océanographique de la Marine (SHOM, www.shom.fr), les superficies exploitables (*i.e.* exondées) de chaque habitat sont calculées durant la plus basse mer de chaque jour tout au long de la période s'étalant du 1^{er} novembre 2005 au 31 octobre 2006 (figure 8).

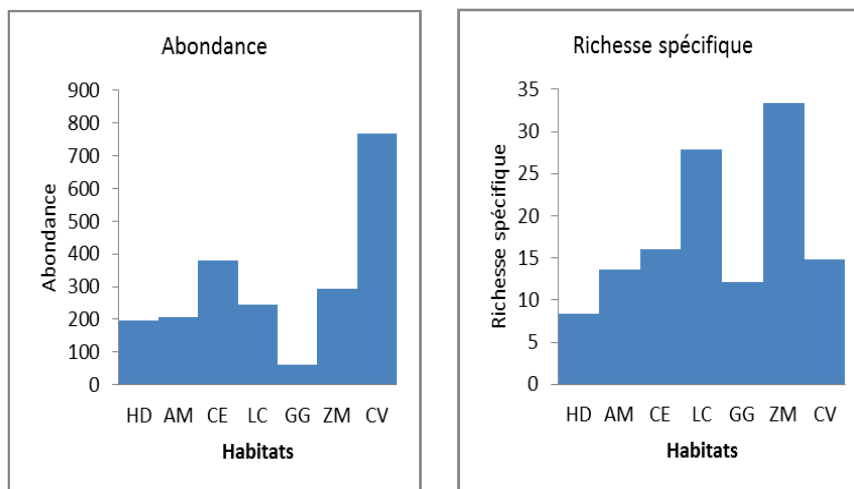


Figure 8 : abondance et richesse spécifique de la macrofaune présentes au sein de sept habitats intertidaux de l'archipel de Chausey (Godet, 2008)

HD : sédiments fins à *H. diversicolor* ; AM : sables à *A. marina* ; CE : sables à *C. edule* ; LC : banquettes à *L. conchilega* ; GG : sables à *G. glycymeris* ; ZM : herbier à *Z. marina* ; CV : sables à *C. variegata*

La figure 8 montre que les habitats de haut niveau (sédiments fins à *Hediste diversicolor* et sables à *Arenicola marina*) accueillent des abondances et une richesse faunistique faible. À l'inverse, les plus fortes abondances et les plus fortes richesses spécifiques sont présentes au sein des habitats de niveau moyen (sables à *C. edule*) et bas (banquettes à *L. conchilega*, herbiers à *Z. marina* et sables à *C. variegata*). Les sables à *G. glycymeris* sont les seuls habitats à la fois de bas niveau et aux faibles abondances et richesse macrofaunistiques.

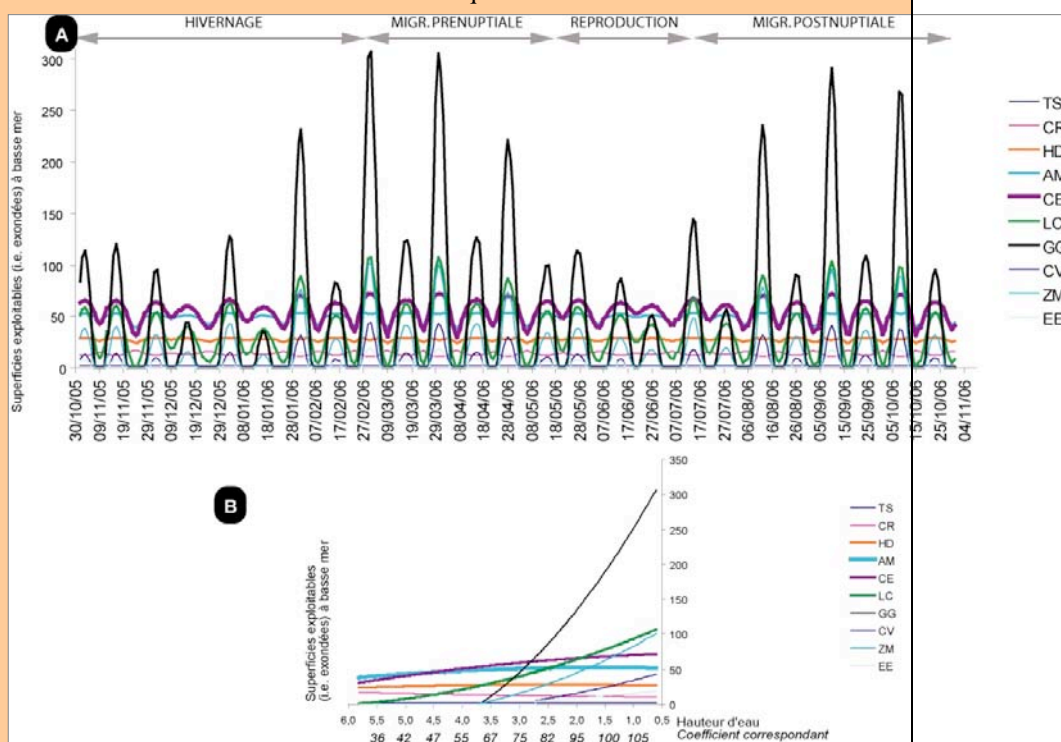


Figure 9 : superficies exondées des habitats à basse mer au cours d'une année (A) et selon les hauteurs d'eau (B) (Godet , 2008)

TS : Sables secs à *T. saltator*

CR : Horizon de rétention et de résurgence à *S. squamata*

HD : sédiments fins à *H. diversicolor*

AM : sables à *A. marina*, CE : sables à *C. edule*

LC : banquettes à *L. conchilega*

GG : sables à *G. glycymeris*

CV : sables à *C. variegata*

ZM : herbier à *Z. marina*

EE : sables à *Ensis ensis*.

La figure 9 permet de distinguer trois types d'habitats selon leur accessibilité :

- les habitats accessibles tout au long de l'année : sédiments fins envasés de haut niveau à *Hediste diversicolor*, sables fins à *Arenicola marina* et sables à *Cerastoderma edule*,
- les habitats qui ne sont exploitables que pendant quelques périodes de l'année : banquettes à *Lanice conchilega*,
- les habitats qui ne sont qu'exceptionnellement exploitables, parmi lesquels on distingue ceux de superficie très restreinte (sables de haut niveau à *Talitrus saltator* et sables à *Scolelepis squamata*) et ceux qui ne sont exondés que rarement (sables grossiers à *Glycymeris glycymeris*, sables de niveaux bas à *Capsella variegata*, sables à *Ensis ensis*, herbiers à *Zostera marina*).

L'accessibilité des habitats dans leur ensemble varie considérablement entre les quatre périodes de l'année correspondant à quatre étapes distinctes du cycle de vie annuel d'un limicole. Lors de la période estivale, les surfaces exploitables sont très restreintes, alors qu'elles sont intermédiaires durant l'hiver et maximales lors des deux passages migratoires.

Comme dans l'exemple de Chausey (voir encart), pour la plupart des habitats intertidaux les limicoles doivent souvent faire des compromis pour s'alimenter soit sur des habitats riches en macrofaune mais qui sont peu accessibles, soit sur des habitats très accessibles tout au long de l'année mais pauvres en macrofaune. Sur Chausey, un seul habitat représente un bon compromis, celui des sables à coques, à la fois riche en macrofaune et assez accessible.

Enfin, plusieurs auteurs ont montré l'importance de certains habitats structurés intertidaux pour les limicoles, comme les banquettes à *L. conchilega* (Petersen & Exo, 1999 ; Godet *et al.*, 2008). La grande attractivité de ces habitats est donc à nuancer par la faible accessibilité. En effet, à certaines périodes de l'année (période estivale principalement), caractérisées par des marées de moindre amplitude, les limicoles sont contraints de s'alimenter sur les habitats de très haut niveau, pauvres en macrofaune, mais qui sont les seuls exploitables. Dans l'estuaire du Tage (Portugal), Granadeiro *et al.* (2006) montrent que même si les parties basses de l'estran ont des densités d'oiseaux et des pressions de prédation plus importantes à un temps *t* que les parties hautes, le fait que les parties hautes (et donc les habitats benthiques de haut niveau) sont plus longtemps et plus régulièrement exondées fait que la biomasse totale qui y est consommée est bien plus importante. Granadeiro *et al.* (2006) soulignent ainsi l'importance des habitats de haut niveau qui répondent à une grande partie des besoins énergétiques des limicoles en milieu estuarien.

Différences d'attractivité selon le moment de la marée

Même si on prend en compte des surfaces moyennement exondées au cours d'une période plutôt que des surfaces intertidales brutes, une dernière nuance est à apporter. Ce n'est pas parce qu'un habitat est exondé et donc accessible qu'il est attractif et donc réellement exploité de manière homogène par les limicoles au cours de la marée. En effet, lors d'un cycle de marée, une partie des limicoles suit la marée descendante et montante (Burger *et al.*, 1977), alors que certaines espèces ou certains individus ne la suivent pas ou débutent leur alimentation plus tardivement que d'autres lorsque la mer se retire (Burger *et al.*, 1977 ; Connors *et al.*, 1981 ; Nehls & Tiedemann, 1993 ; Evans & Harris, 1994).

Il n'y a pas d'espèces de limicoles complètement territoriales, mais plutôt certains individus, sur certains sites, et même seulement à certaines périodes de l'année. C'est le cas de certains Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* (Townshend, 1985), Chevaliers gambettes (Goss-Custard, 1970) et Courlis cendrés (Roukema, 1984 *in* Van de Kam *et al.*, 2004) qui peuvent défendre un territoire de manière assidue, ceci en dépit de la marée qui peut éventuellement rendre accessible des habitats plus riches en nourriture. Les territoires défendus par ces individus ne sont toutefois ni les plus riches (ou la compétition serait trop importante) ni trop pauvres (car il n'y aurait pas d'intérêt à défendre ce territoire) (Ens & Swartz, 1980 ; *in* Van de Kam *et al.*, 2004). Au contraire, les individus qui suivent la marée se nourrissent dans une bande bathymétrique assez étroite tout au long ou durant une partie du cycle de marée, qui est la plus attractive pour eux (sédiment plus pénétrable, proies plus accessibles, etc.). Par exemple, les bivalves filtreurs comme la Coque *Cerastoderma edule*, qui ont leurs valves fermées à marée basse, commencent à s'alimenter dès que l'eau vient les recouvrir. C'est le moment le plus opportun pour l'Huîtrier pie d'insérer son bec entre les valves entrouvertes et d'en limiter le temps de manipulation (Swennen *et al.*, 1989), bien que l'Huîtrier pie s'alimente sur cette espèce également à marée basse mais avec un temps de manipulation plus important. De même, le succès d'alimentation de la Barge rousse *Limosa lapponica* sur l'arénicole est plus important en début de marée basse qu'à l'étale, le prédateur profitant de l'excrétion des vers à la surface de leur tunnel pour se précipiter sur eux. Une fois que la plupart des arénicoles ont excrété, ils sont plus difficiles à capturer et le succès de capture s'en trouve réduit (Smith, 1975). Pour un même habitat, la superficie, la forme et l'agencement spatial par rapport à la configuration bathymétrique jouent donc probablement un rôle important

dans l'exploitation par les individus qui suivent la marée. Godet (2008) et Godet *et al.* (2008) émettent l'hypothèse d'une attractivité différente des habitats selon leur forme (régulière ou non), leur niveau bathymétrique (parties hautes ou parties basses de l'habitat) et leur degré de fragmentation (à superficie égale, l'habitat peut être constitué d'une seule grande tache ou de plusieurs petites).

Les différences de comportement entre individus, mais également la forme et l'agencement spatial des habitats, conduisent donc à une grande variabilité des densités et de la distribution des limicoles en fonction de la période de la marée, et donc à la quantité d'énergie qu'ils prélèvent à l'hectare.

Conclusion

Les méthodes que nous avons présentées visent à évaluer le lien entre la consommation des oiseaux côtiers prédateurs de macrozoobenthos et les capacités d'un site à fournir cette alimentation.

Si le but est de comparer les sites entre eux, ce qui est nécessaire pour un gestionnaire, une standardisation des approches est impérative, quels que soit l'approximation ou l'empirisme de certains choix. Pour les besoins énergétiques des oiseaux, nous proposons de retenir les équations définies par Kersten & Piersma (1987) pour les limicoles, Scheiffart & Nehls (1997) pour les anatidés et Aschoff & Pohl (1970) pour les laridés. Elles ont été utilisées dans les baies de Somme (Sueur *et al.*, 2003), du Mont-Saint-Michel (Le Mao *et al.*, 2006) et de Saint-Brieuc (Ponsero & Le Mao, 2011). Pour la surface d'alimentation, les trois travaux cités ont rapporté la pression de prédation à la surface maximale de l'estran non végétalisé. Lorsque les données altimétriques de l'estran sont disponibles nous proposons de prendre comme référence la « surface moyennement exploitable » qui tient compte de la fréquence d'exondation de l'estran en fonction des coefficients de marée.

Dans le cas plus spécifique de travaux de recherche, tous les paramètres doivent être affinés pour correspondre le mieux possible aux réalités du site étudié. D'importants travaux d'acquisition de données sont nécessaires, tant au niveau des paramètres physiques du milieu (en particulier la caractérisation de l'environnement sédimentaire), qu'au niveau des paramètres biologiques : données relatives au benthos (biomasses et productions spécifiques des proies principales) et aux oiseaux (zones réelles

d'alimentation, régime alimentaire, comportements et temps d'alimentation,...). De même, les effets de dérangements d'origine anthropique doivent impérativement être intégrés car ils peuvent devenir les principaux facteurs directs et indirects influençant la présence des oiseaux d'eau ou leur capacité à exploiter de façon optimale les ressources alimentaires disponibles.