

Nous avons commencé nos analyses en nous concentrant sur un oxydant particulièrement efficace, l'ozone (O_3). Ce gaz est connu pour protéger la Terre du rayonnement ultraviolet émis par le Soleil. En raison des transformations chimiques subies par certains gaz en présence de cet intense rayonnement solaire, l'ozone se caractérise par une anomalie de sa signature isotopique en oxygène qui, en termes simples, peut être vue comme un excès d'oxygène 17.

Lorsque l'ozone ou toute autre molécule stratosphérique riche en oxygène interagit avec le dioxyde de soufre SO_2 , elle transfère sa signature isotopique en oxygène à l'acide résultant – autrement dit, l'anomalie de l'oxygène 17 persiste dans l'acide nouvellement formé. En 2003, des géochimistes de l'Université de Californie, à San Diego, ont trouvé des preuves que cette signature est également préservée dans les pluies acides et dans les composés sulfatés qui se forment lorsque ces pluies réagissent avec des cendres sur le sol.

L'excès d'oxygène 17 et d'autres signatures chimiques que nous avons découverts dans les sulfates des cendres de Yellowstone et de Long Valley signifient ainsi que de grandes quantités d'ozone stratosphérique ont participé aux réactions impliquant les gaz issus des superéruptions survenues dans ces régions. D'autres chercheurs étudiant les cendres d'éruptions géantes plus anciennes dans le Colorado et le Nebraska ont démontré que ces événements ont également grignoté l'ozone stratosphérique. Les superéruptions volcaniques endommageraient ainsi la couche d'ozone pendant un laps de temps plus long que ne dure leur impact sur les températures.

Une perte significative d'ozone stratosphérique se traduirait par une intensification du rayonnement ultraviolet à la surface de la Terre et, *in fine*, par une augmentation des cancers et autres dégâts génétiques. L'ampleur et la durée de cette destruction de l'ozone sont encore controversées. L'examen de carottes glaciaires montre que l'éruption du mont Pinatubo, en 1999, a entraîné une diminution de trois à huit pour cent de la quantité d'ozone. Que se serait-il passé après un événement des centaines de fois plus violent ? La réponse n'est pas simple, car les processus d'oxydation atmosphérique sont fort complexes et encore mal compris.

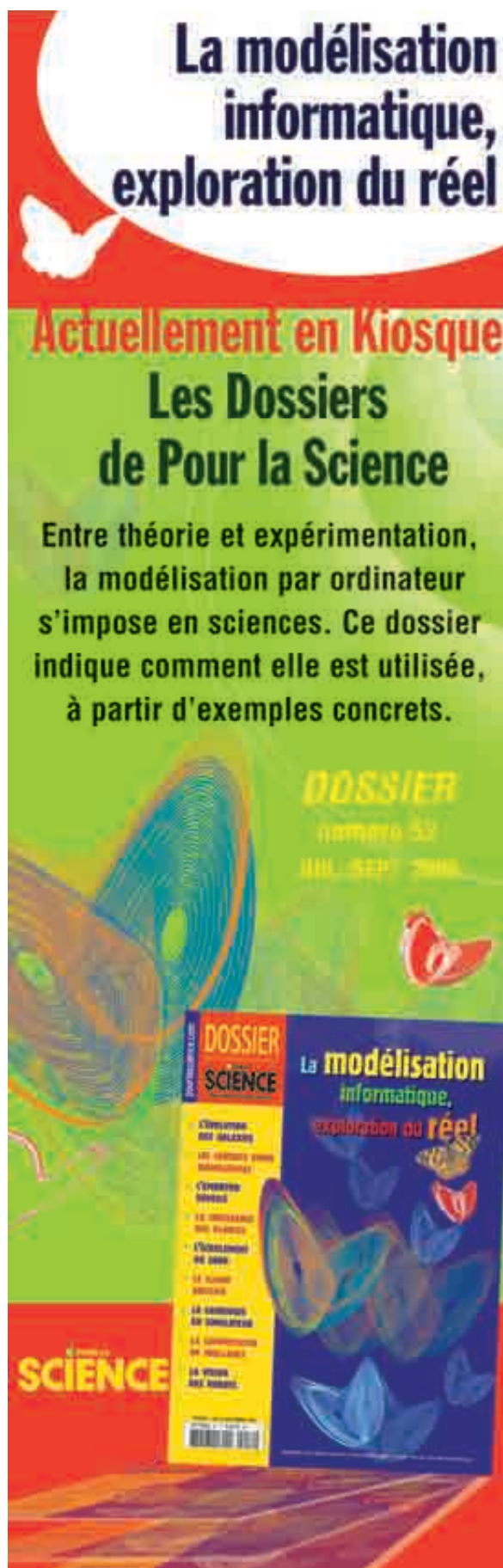
Les techniques d'étude et de surveillance des volcans se développent lentement, mais sûrement. En l'état actuel des connaissances, nous sommes incapables de parer à une superéruption, et ce que nous pouvons dire sur les conséquences d'une telle catastrophe reste encore de l'ordre de la spéculation. Seule certitude : une telle catastrophe ne surviendra pas avant longtemps.

Ilya BINDEMAN est professeur de géochimie à l'Université de l'Oregon, aux États-Unis.

I. BINDEMAN, J. EILER, B. WING et J. FARQUHAR, *Rare sulfur and triple oxygen isotope geochemistry of volcanologic sulfate aerosol*, in *Earth and planetary science letters*, à paraître.

B. HUIMING, M. THIEMENS, D. LOOPE et X.-L. YUAN, *Sulfate oxygen-17 anomaly in an oligocene ash bed in mid-north america : was it the dry fogs ?*, in *Geophysical research letters*, vol. 30, pp. 1843-1848, 2003.

I. BINDEMAN et J. VALLEY, *Magmatic evolution based on analyses of zircons and individual phenocrysts*, in *Journal of petrology*, vol. 42, pp. 1491-1517, 2001.



La vie d'une marée à

Les organismes de la zone littorale soumise aux marées affrontent des variations considérables de leurs conditions de vie selon que la mer est haute ou basse.

Le plus grand inventaire de ces espèces jamais mené en France commence : c'est l'occasion d'examiner les stratégies qu'elles déploient pour survivre.

François Lallier • André Toulmond

Cet été, peut-être fréquentez-vous les plages de nos côtes, notamment celles de l'Atlantique et de la Manche où, deux fois par jour, la mer se retire et découvre une large zone. Là, sur et sous le sable, sur et sous les rochers, vivent des animaux marins tels le crabe vert ou le bigorneau, qui doivent affronter chaque jour la disparition de leur milieu naturel, l'eau (voir la figure 1). Ces animaux qui subissent les marées suscitent un regain d'intérêt et font aujourd'hui l'objet de l'inventaire le plus exhaustif jamais réalisé sur le littoral français. Il a été lancé après le naufrage de l'*Erika*, quand les biologistes se sont rendu compte qu'il n'existait pas, pour évaluer avec exactitude l'impact de la pollution, de description suffisamment précise de la faune et de la flore colonisant les zones touchées.

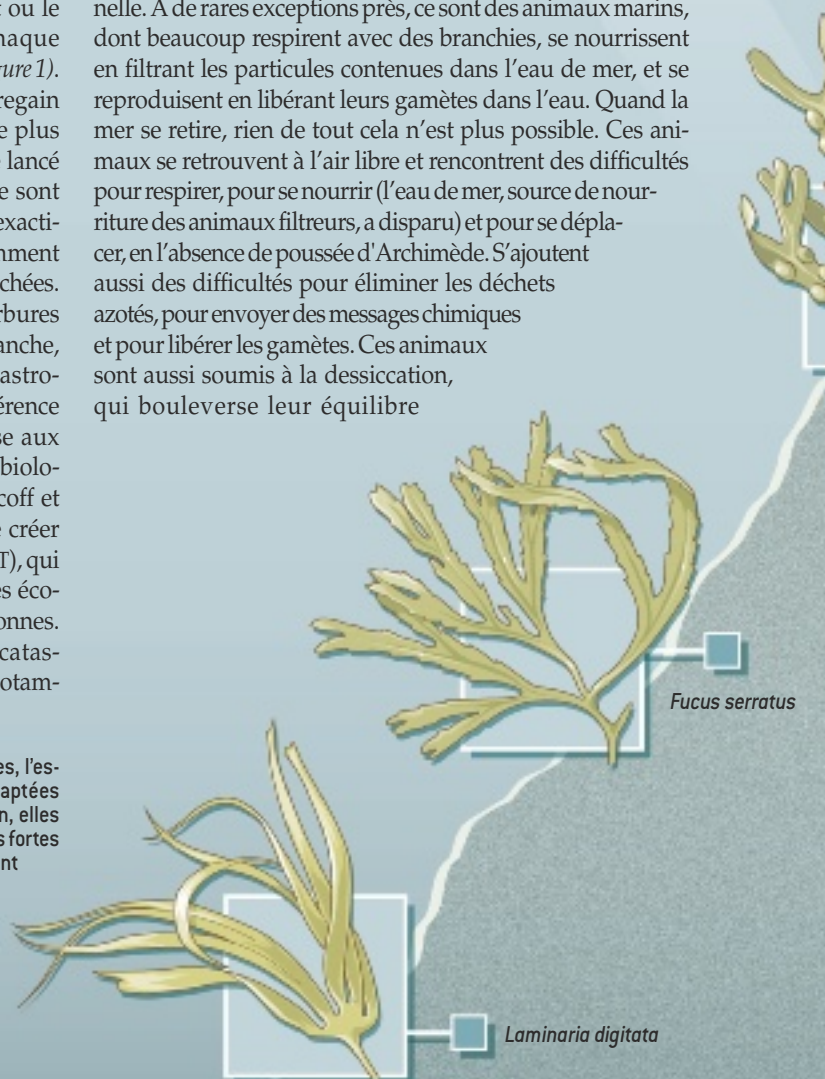
Suite à un naufrage, tant que la nappe d'hydrocarbures flotte, les dégâts qu'elle cause restent modérés. En revanche, dès qu'elle se dépose sur la côte, les effets sont catastrophiques, mais difficiles à expertiser sans état de référence fiable. Or les dernières études sur la faune soumise aux marées sont éparpillées et datent des années 1960. Les biologistes de l'IFREMER, de la Station biologique de Roscoff et des Universités de Brest et de Rennes ont décidé de créer un réseau de surveillance, le réseau benthique (REBENT), qui a pour objectif d'établir un état des lieux complet des écosystèmes benthiques sur plus de 70 sites des côtes bretonnes. Il servira à estimer l'impact d'éventuelles futures catastrophes, mais aussi à suivre l'évolution des espèces, notam-

ment de leur répartition en fonction des changements climatiques (voir la figure 2). Cette année, le réseau va être étendu au reste des côtes françaises.

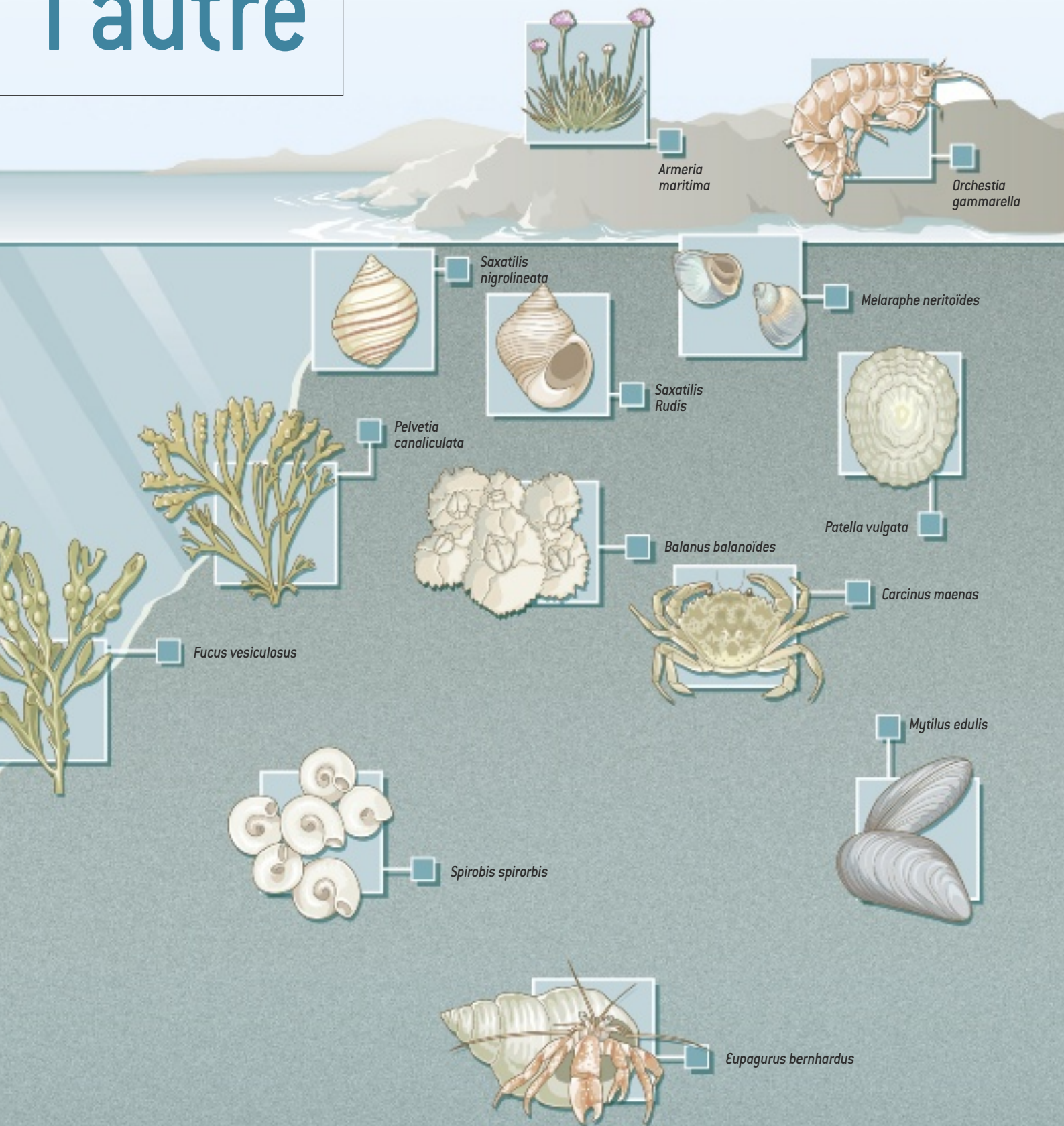
Les animaux qui vivent dans la zone soumise aux marées (zone intertidale ou estran) sont d'une richesse exceptionnelle. À de rares exceptions près, ce sont des animaux marins, dont beaucoup respirent avec des branchies, se nourrissent en filtrant les particules contenues dans l'eau de mer, et se reproduisent en libérant leurs gamètes dans l'eau. Quand la mer se retire, rien de tout cela n'est plus possible. Ces animaux se retrouvent à l'air libre et rencontrent des difficultés pour respirer, pour se nourrir (l'eau de mer, source de nourriture des animaux filtreurs, a disparu) et pour se déplacer, en l'absence de poussée d'Archimède. S'ajoutent aussi des difficultés pour éliminer les déchets azotés, pour envoyer des messages chimiques et pour libérer les gamètes. Ces animaux sont aussi soumis à la dessiccation, qui bouleverse leur équilibre

1. Les espèces qui vivent dans la zone soumise aux marées, l'estran, sont, pour la majorité, des espèces marines, qui se sont adaptées à des conditions aériennes passagères. Dans le bas de l'estran, elles sont à l'air libre pendant seulement quelques heures lors des plus fortes marées basses de l'année. En revanche, plus haut, elles doivent affronter des conditions extrêmes (disparition de l'eau, chocs thermiques...) d'autant plus longtemps qu'elles se situent à proximité de la frange supérieure. Là, les espèces deviennent plus rares.

Delphine Bailly



l'autre



hydrominéral, au risque d'insolation, à des chocs thermiques, notamment lors de l'émersion, et à une salinité variable. Enfin, la marée basse expose les habitants de la zone intertidale aux prédateurs, le plus souvent des oiseaux ou des crabes « terrestres ». Même dans les quelques endroits où l'eau de mer subsiste (flaques, écoulements, eau résiduelle dans les sédiments meubles), les animaux conservent un peu de leur milieu aquatique, mais ils s'y retrouvent confinés : l'oxygène vient donc à manquer et l'équilibre acido-basique du milieu est perturbé, notamment lorsque la biomasse végétale ou microbienne est importante...

Les animaux de la zone intertidale sont confrontés à des conditions de vie extrêmes, plus contraignantes à mesure que l'on se rapproche de la partie haute de la zone intertidale, celle qui est sèche le plus longtemps. Seules des espèces sélectionnées et tolérantes (euryèces), adaptées à une certaine forme de vie amphibie, peuvent y vivre. Ces espèces sont peu nombreuses, mais comptent une grande densité d'individus, ce phénomène s'accroissant en haut de l'estran. Trouver sa place, respirer, lutter contre la dessiccation et se reproduire requièrent des adaptations hors du commun, parfois uniques en leur genre.

Le plus souvent, les animaux intertidaux sont adaptés aux conditions régnant à un niveau bien précis de l'estran. Cela est surtout vrai pour les espèces du haut de l'estran dont beaucoup sont paradoxalement incapables de supporter une immersion continue. Parmi elles, figurent quelques espèces terrestres qui supportent d'être aspergées régulièrement par l'eau de mer, par exemple la ligie (*Ligia oceanica*), un arthropode proche des cloportes. On trouve

également des espèces marines qui ne supportent plus d'être continuellement immergées, telle la petite littorine *Melaraphe neritoides* (une cousine du bigorneau) qui, placée dans un récipient d'eau de mer, en gravit « rapidement » les parois pour se placer hors de l'eau.

Trouver et garder sa place

Les espèces intertidales conservent un positionnement optimal grâce à des adaptations anatomiques et comportementales, notamment lors du passage de la vie larvaire ou juvénile à la vie adulte. C'est le cas des balanes des niveaux supérieurs, ces petits crustacés (Cirripèdes) enfermés dans leur muraille calcaire, solidement et définitivement fixée au rocher. Leurs larves évoluent dans le plancton marin jusqu'au stade où, lors d'une marée haute, elles sont attirées par les phéromones sécrétées par les adultes et par les propriétés physico-chimiques du substrat. Elles se fixent alors sur le rocher adéquat grâce à une glande adhésive et commencent une mue pour se métamorphoser en jeune balane. Ainsi, dans les zones favorables, chaque millimètre carré est colonisé et les individus, tassés les uns contre les autres, grandissent en hauteur, ce qui leur confère une morphologie différente de celle des individus isolés. De même, les spirorbes, des petits vers Annélides vivant dans un tube calcaire enroulé en spirale, ont des larves attirées par les pierres ou par les frondes des *Fucus*, des algues brunes abondantes dans la zone intertidale, quand celles-ci sont couvertes d'un film bactérien. Les ascidies coloniales (des organismes filtreurs également fixés au substrat) ont elles

Un tremplin vers la vie terrestre ?

L'origine de la vie est sans conteste marine, mais deux voies sont possibles pour coloniser le milieu terrestre : directement de la mer à la terre, via la zone intertidale, ou indirectement après un passage par les eaux douces des fleuves ou des marais. Ce changement radical de milieu de vie modifie d'abord la respiration, l'équilibre hydrique et ionique, ainsi que l'excrétion azotée, puis la régulation thermique, la locomotion, et enfin, la reproduction. En fait, seuls deux grands groupes ont réussi cette colonisation du milieu aérien : les vertébrés et les arthropodes. Deux autres groupes ont eu un succès plus limité : les annélides et les mollusques.

Pour les vertébrés, la transition de « poisson » à « tétrapode » s'est probablement déroulée en partie dans l'eau douce. Les élipistostégaliens, un groupe fossile de sarcoptérygiens (la classe de poissons osseux comprenant les coelacanthes et les dipneustes), vivant en eau douce il y a 370 millions d'années, constituent sans doute le groupe frère des tétrapodes. Par ailleurs, tous les téléostéens actuels (les poissons osseux) ont eu un ancêtre vivant en eau douce : en effet, la concentration osmotique de leur milieu intérieur est trois fois inférieure à celle de l'eau de mer, alors que celle des autres espèces marines est équivalente. Cela laisse supposer pour les téléostéens marins un retour à la mer, après un passage en eau douce.

Les insectes sont probablement issus de crustacés et seraient sortis de l'eau encore plus tôt (plus de 400 millions d'années), grâce à des « inventions » originales : la respiration trachéenne (les tra-

chées sont de fins canaux qui assurent le transport de l'air jusqu'aux cellules) et l'osmorégulation par une glande rectale qui évacue les excès de sels.

Chez certains crabes, nous assistons actuellement à un passage de la vie marine à la vie terrestre : les crabes terrestres, communs en zone intertropicale, ne sont pas encore complètement indépendants du milieu aquatique, notamment pour la reproduction, comme en témoignent les migrations massives des forêts vers le rivage des crabes rouges de Christmas Island. Ces crabes terrestres sont, pour la plupart, d'origine marine, transformant leur chambre branchiale, de plus en plus étanche, en véritable poumon avec des branchies réduites et une vascularisation accrue des parois. Leur excrétion azotée évolue également vers la production d'acide urique, qu'ils éliminent sous forme de cristaux, au lieu de l'ammoniac, rapidement toxique en l'absence d'eau.



Hee Chee Seng/Shutterstock

aussi des larves capables de se diriger dans les zones propices à l'espèce et de s'y établir. Elles sont soit photophobes (*Dendrodoa*) et se fixent sur les adultes, à l'abri des grottes et des surplombs rocheux, soit phototropes (*Distomus*) et préfèrent alors la surface des algues nommées laminaires (voir la figure 3).

Un autre hôte, omniprésent sur les rochers du médio-littoral, la patelle (ou bernique) est, malgré les apparences, capable de se déplacer, mais elle retourne toujours vers le même site, dit de repos. Dans l'eau, à marée haute, elle rampe doucement pour se nourrir, par broutage, autour de son site de repos, où le bord de sa coquille coïncide exactement à la microtopographie du rocher. La patelle présente ainsi une résistance à toute épreuve face aux vagues. Elle retrouve son site en repérant les substances chimiques libérées lors du trajet aller, lors de trajets antérieurs ou par le site de repos.

À l'inverse, d'autres espèces se déplacent au cours de la marée. Ainsi, les talitridés *Talitrus saltator* et *Orchestia gammarella*, de petits crustacés amphipodes communément nommés puces de mer, vivent respectivement dans le sable ou entre les blocs rocheux des hauts de plage pendant la marée haute. En effet, ce sont des espèces marines, mais elles ne supportent plus une immersion prolongée. Quand la mer descend, elles retournent vers la source de nourriture bien localisée que constituent les laisses de mer, ces franges de débris végétaux laissées par la mer en se retirant. Dès que la mer monte, elles fuient devant l'eau et se mettent à l'abri à l'étage supralittoral, à la limite du milieu continental. Elles s'orientent par rapport au soleil, et en se fiant à des stimulus hygrométriques et chimiques pour évaluer l'état de dessiccation du lieu où elles se trouvent.

Respirer

Quand la mer descend, la grande majorité des animaux doit se mettre à l'abri et se protéger. Ceux qui vivent dans le sable ou la vase s'enfouissent au fond d'une galerie ou d'un tube, évitant ainsi la dessiccation et d'autres situations inconfortables, mais ils s'en créent de nouvelles : ils n'ont pas accès à l'oxygène et doivent résister aux substances toxiques émises par certaines bactéries, par exemple le sulfure d'hydrogène, qui s'accumulent dans leur abri. Pour les espèces des milieux rocheux, l'abri dans le substrat étant impossible, elles se protègent sous les blocs et les cailloux, ou sous les ceintures d'algues. Les étrilles, les bouquets et les ormeaux, des espèces ne supportant pas une émergence prolongée, ne peuvent survivre qu'en se mettant ainsi à couvert.

Les animaux vagiles, c'est-à-dire capables de se déplacer, maintiennent le plus souvent une position adéquate grâce à un phototropisme positif ou négatif (ils se dirigent vers la lumière ou dans la direction opposée), ou à un géotropisme (selon la gravité). Par exemple, les crabes, les crevettes et les ormeaux s'orientent surtout par phototropisme. L'odorat, ou chimiotaxisme, est aussi un sens majeur pour les animaux fouisseurs, qui peuvent déterminer la salinité de l'eau ou la présence d'éléments tel le sulfure d'hydrogène. Ainsi, grâce à ces stratégies de phototropisme ou de traçage chimique, les espèces se maintiennent au niveau de l'estran le plus favorable à leur survie et y supportent les va-et-vient de l'eau de mer.



O. Barbraux, IFREMER

2. En Bretagne, certaines espèces de laminaires qui poussent dans l'estran ont été retrouvées plus au Nord (ici, *Laminaria digitata* et *Fucus* à marée basse). Des espèces étendent leur zone de colonisation vers le Nord de la côte finistérienne, conséquence du réchauffement climatique. Ce résultat est l'un des premiers de l'inventaire mis en place suite au naufrage de l'*Erika*.

Tous les animaux de la zone intertidale ont besoin d'oxygène pour vivre, à l'exception de très rares espèces de vers nématodes. Certains en ont besoin en permanence, d'autres peuvent s'en passer pendant plusieurs heures d'affilée, mais pour la majorité d'entre eux, la marée basse constitue une période difficile. Ils survivent de plusieurs façons : les uns utilisent l'oxygène de l'air ; d'autres parviennent à extraire jusqu'à la dernière molécule d'oxygène présent dans l'eau de mer résiduelle ; beaucoup réduisent leur activité afin de diminuer leurs besoins en oxygène ; enfin, certaines espèces utilisent transitoirement des voies métaboliques anaérobies.

Les animaux de l'estran ont souvent des structures respiratoires hors du commun, qui ont évolué pour s'adapter à l'absence quotidienne de l'eau. Un cas extrême est celui d'*Orchestia* et de *Talitrus*, les puces de mer, ainsi que de *Ligia*, qui ont en permanence une respiration aérienne grâce à des branchies à parois plus rigides que celles des espèces voisines uniquement marines : les branchies ne s'affaiblissent pas. Toutefois, ils ne peuvent quitter que quelques heures le microenvironnement saturé en vapeur d'eau que constituent les laisses de mer (ou les fissures exposées au Nord) sous peine de déshydratation. À l'inverse, certaines littorines des hauts niveaux (bigorneaux) respirent grâce à un poumon qui s'est développé dans la cavité

Des algues en étages

En bord de mer, les roches immobiles sont colonisées non seulement par des animaux, mais aussi par des algues. Dépourvus de racines, ces végétaux solidement arrimés par des sortes de crampons tirent de l'eau de mer, par toute leur surface, les éléments nutritifs leur permettant, grâce à la photosynthèse, de fabriquer leur propre matière organique. Ces producteurs primaires, s'ils colonisent la zone de balancement des marées, sont soumis à des stress nombreux pendant la marée basse : disparition de l'accès aux nutriments, augmentation de l'intensité lumineuse, stress thermique, dessiccation, agressions osmotiques liées à l'évaporation ou, à l'inverse, aux précipitations. Le retour brutal de la marée est synonyme de chocs inverses tout aussi néfastes, auxquels s'ajoute l'effet d'arrachement lié à l'action des vagues. L'agressivité de ces éléments dépend de la saison, mais elle est d'autant plus forte que la roche colonisée est située dans les parties les plus élevées de la grève : la répartition des algues en étages mono-spécifiques parallèles aux différents niveaux de la marée ne fait que traduire la capacité différente des espèces à supporter ces agressions.

Les mécanismes adaptatifs mis en jeu sont multiples : production de composés neutralisant le rayonnement ultraviolet (bêta-carotène, acides aminés aromatiques...) ou, à l'inverse, favorisant l'absorption de la lumière verte (phycoérythrine, fucoxanthine, siphonoxanthine) ; intensité de la photosynthèse identique dans l'air et dans l'eau, par exemple chez le *Fucus* ; tolérance des cellules à la perte d'eau ou aux variations de salinité externe grâce notamment à la fabrication et à la dégradation de composés osmotiquement actifs, tels le mannitol ou certains acides aminés.

Un cas extrême, l'algue brune *Pelvetia canaliculata* (*cicdessous*), implantée aux plus hauts niveaux de l'estran, est tellement adaptée aux longues périodes d'émersion qu'elle ne survit pas à une immersion de plus de six heures. La dessiccation liée à l'émersion aiderait l'algue à contrôler le développement du champignon endophyte dont elle est généralement infestée.

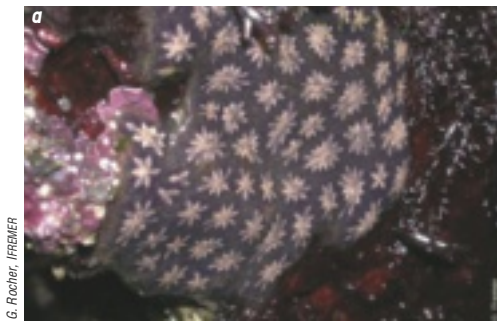


palléale (le pallium est le manteau des mollusques). Plus encore, leurs branchies présentent différents stades de régression selon le niveau où vit l'espèce : en haut de la zone intertidale, *Melaraphe neritoides* n'a presque plus de branchies, tandis que *Littorina saxatilis* et *Littorina nigrolineata* en ont toujours des résidus.

Rappelons que, contrairement à une idée reçue, les poumons et les branchies ne sont pas caractéristiques d'espèces respectivement terrestres et marines. Par définition, le poumon est un organe respiratoire interne, dans lequel l'air ou l'eau pénètre (il existe des poumons aquatiques, par exemple chez les holothuries), tandis que les branchies sont des expansions de l'organisme dans le milieu extérieur et, par conséquent, soumises à la gravité. De ce fait, en milieu aérien, les branchies se collent les unes aux autres et perdent leur efficacité, comme chez la moule, où les filaments branchiaux sont plaqués les uns contre les autres sous l'effet de la pesanteur. Les branchies restent fonctionnelles quand elles ont évolué et quand les animaux se maintiennent dans des conditions d'humidité suffisantes. Par exemple, comme nous l'avons dit plus haut, les parois des branchies des puces de mer se sont rigidifiées. Les patelles (bernaclées) sont aussi capables de respiration aérienne grâce à des pseudobranchies palléales, mais, à l'air libre, elles réduisent leur consommation d'oxygène. Le crabe vert est capable de faire circuler de l'air dans sa cavité branchiale (quand il y reste un peu d'eau) et ses lamelles branchiales sont constellées de petits « boutons intercalaires » qui évitent qu'elles ne se collent complètement les unes aux autres. Chez les balanes et la moule, les valves s'entrouvrent à marée basse lorsque l'air est suffisamment saturé en vapeur d'eau et des échanges respiratoires se produisent à travers l'ensemble des téguments. Des poissons, tels la blennie et le périophtalme (un poisson de la mangrove), survivent à l'air, à condition que leurs branchies et leur peau enduite de mucus soient régulièrement humectées. La peau est alors un organe respiratoire accessoire.

Une vie sans oxygène

Lorsque l'utilisation de l'oxygène de l'air est impossible, il faut savoir vivre en son absence. Certaines espèces peuvent survivre en anaérobiose pendant plusieurs heures. L'arénicole excelle dans cet exercice. Pendant la marée basse, elle utilise d'abord l'oxygène de l'eau contenue dans sa galerie ainsi que la réserve d'oxygène combiné à son hémoglobine très concentrée. Toutefois, ces réserves sont épuisées en moins de 30 minutes et son métabolisme devient anaérobie. Elle puise alors dans ses réserves de glycogène et d'aspartate, et produit plusieurs acides (acétique, propionique, succinique) qui ne sont pas réutilisés, mais éliminés pendant la marée haute suivante. L'acidose métabolique due à cette accumulation est compensée chez l'arénicole par le fort pouvoir tampon de son hémoglobine. Ainsi, bien qu'elle ne serve plus à transporter de l'oxygène à marée basse, elle n'en reste pas moins indispensable. Les mollusques bivalves adoptent une autre stratégie : ils remettent en solution des carbonates de leur coquille pour augmenter le pouvoir tampon de leurs liquides internes. Plus tard, pendant la marée haute, ils éliminent les sous-produits acides dans l'eau.



G. Rocher, IFREMER



G. Rocher, IFREMER



G. Rocher, IFREMER



A. Le Magueresse, IFREMER



B. E. Picton et C. Morrow, HabitatsOnline



A. Le Magueresse, IFREMER

3. Les animaux de l'estran disposent de stratégies variées pour résister aux marées. Les ascidies coloniales ont des larves photophobes qui se fixent dans les zones sombres protégées du soleil (*a*, *Botryllus schlosseri*). Les anémones de mer colonisent les flaques qui subsistent à marée basse (*b*, *Actinia fragacea*). Le crabe vert a de petits « boutons intercalaires » entre ses lamelles branchiales qui les empêchent de se coller en l'absence d'eau (*c*, *Carcinus maenas*, ici sous sa forme juvénile). La patelle

résiste à l'émersion en emprisonnant de l'eau dans sa cavité palléale et sous sa coquille, qu'elle plaque contre le rocher (*d*, avec des littorines). L'anémone *Anemonia viridis* tire une partie de son énergie de la lumière solaire grâce à sa symbiose avec des algues unicellulaires (*e*). *Ligia oceanica* (*f*), descendant d'isopodes terrestres (de la famille des cloportes), alterne entre les débris végétaux laissés par la mer où elle se nourrit à marée basse et le haut de la plage qu'elle rejoint dès que la mer monte pour se protéger.

Le plus souvent, pendant cette période sans oxygène, les espèces intertidales réduisent leur activité, y compris la circulation sanguine. Cette stratégie est celle de l'arénicole et des lamellibranches (huîtres, coques, moules...).

Coup de chaud et digestion

La plupart des espèces intertidales supportent des variations importantes de la température ambiante (elles sont dites eurythermes), surtout quand elles vivent fixées sur la roche et en haut de l'estran. Les espèces qui résistent aux températures les plus élevées sont aussi celles qui limitent le mieux leur dessiccation grâce à différentes stratégies impliquant, le plus souvent, de fortes capacités osmorégulatrices. En effet, elles survivent à condition de maintenir constants le volume et l'osmolarité (les proportions en éléments dissous, tels les ions, dans les différents compartiments liquidiens) du milieu intracellulaire. Le contrôle de l'osmolarité constitue donc une clé vitale. Pour ce faire, certaines espèces dégradent des protéines en acides aminés : le milieu intracellulaire devient osmotiquement plus concentré que l'environnement (on parle d'hyperosmoticité) et les cellules conservent leur eau.

Les espèces intertidales résistent mieux aux températures extrêmes élevées qu'aux températures extrêmes basses. C'est pourquoi les coups de froid hivernaux provoquent des hécatombes pendant les marées basses. Cependant, quelques espèces intertidales survivent alors que 40 à 80 pour cent de l'eau qu'elles contiennent est gelée. Dans le cas de la moule, cette congélation est contrôlée par les protéines, dites de nucléation, présentes dans l'hémolymphe et qui entraînent une hyperosmoticité générale, du même type que celle

mise en œuvre en été pour lutter contre la déshydratation, qui protège de la congélation les fluides biologiques restés à l'état liquide. Dans certains cas, la résistance au froid des espèces intertidales résulterait de substances « antigels », comme chez certains poissons arctiques ou antarctiques.

Les mécanismes moléculaires mis en jeu dans l'adaptation au chaud et au froid restent à découvrir. En effet, le changement d'un paramètre de l'environnement (la température par exemple) entraîne des réactions en cascade, à la fois dans le milieu et dans l'organisme : difficile de démêler les fils ! Par exemple, quand la température de l'eau augmente, la concentration en oxygène dissous diminue, le métabolisme et les besoins en oxygène de l'organisme augmentent, alors qu'en général l'efficacité des transporteurs d'oxygène diminue, ce qui normalement devrait aggraver le problème initial. Toutefois, chez certaines espèces intertidales, par exemple l'arénicole, l'efficacité du pigment respiratoire, une hémoglobine géante, dépend moins de la température que celle des hémoglobines des mammifères. L'arénicole résiste ainsi mieux à une hausse de la température de l'eau. Chez le pagure *Eupagurus bernhardus* (le bernard-l'ermite), l'efficacité des pigments est même totalement indépendante de la température. Les modifications de ces pigments sont sans nul doute le fruit d'un processus de sélection positive au cours de l'évolution.

Pour découvrir les mécanismes de résistance aux variations de température, par exemple le rôle de familles de protéines telles les HSP (pour *Heat shock proteins*), les outils de la génomique seront précieux : ils révéleront les gènes et les protéines qui participent aux plus importantes de ces adaptations. Les premières puces à ADN spécialement

conçues pour la moule seront bientôt disponibles et mettront en évidence les cascades de réactions déclenchées par différents types de stress.

Pour tous les organismes qui filtrent l'eau de mer et en extraient les particules nutritives, la marée basse constitue une période de jeûne forcé. Cependant, quelques-uns, tels le crabe *Emerita* et certains bivalves du genre *Donax*, continuent à se nourrir en se maintenant dans la zone de déferlement où ils profitent des vagues qui mélangent le sable. Ils migrent donc vers le bas de la grève à chaque marée. Pour les organismes psammivores, tel l'arénicole, qui ingèrent le sédiment pour en extraire leur nourriture, la marée basse est aussi une période difficile, car lorsque l'eau se retire, le sable moins humide devient difficile à manipuler. Les prédateurs fixés, comme les cnidaires (anémones, tomates de mer...), sont aussi à la diète sauf s'ils se trouvent dans les flaques laissées par la marée descendante.

En revanche, dans les zones exposées aux vagues, les « brouteurs » de surface, telles la patelle et les littorines, profitent de la marée basse pour se nourrir quand l'atmosphère est suffisamment humide (notamment la nuit). De même, la marée basse constitue une période privilégiée pour les prédateurs capables de se déplacer, même en plein jour, à condition qu'ils supportent la lumière et une certaine déshydratation, leurs proies ayant des défenses amoindries. C'est le cas de l'annélide *Eulalia viridis*, qui explore la moulière en plein midi, ou de la pourpre qui se fixe sur les balanes et perce leur coquille pour les dévorer. Pour les détritivores du haut de la plage, les puces de mer ou les ligies, la marée basse représente le seul moment pour manger. Dans tous les cas, la prise de nourriture pendant l'émergence sera d'autant plus active qu'il fera nuit, que le vent sera faible et l'humidité atmosphérique importante.

Symbiose et prédation

Notons que quelques espèces intertidales vivent en symbiose avec des algues unicellulaires et tirent une partie de leur énergie directement de la lumière solaire : l'éponge *Haliclondria panicea*, toute lisse et qui doit sa couleur brun vert à la présence d'algues symbiotiques ; l'anémone *Anemonia viridis* dont les dizaines de tentacules verts abritent aussi des algues ou le minuscule *Convoluta roscoffensis*, un ver plat, dépourvu de tube digestif, mais dont les tissus hébergent des milliers d'algues vertes unicellulaires. L'animal ne se nourrit plus, mais utilise les molécules produites par la photosynthèse de l'algue. *C. roscoffensis* vit dans les espaces séparant les grains de sable. Pendant la marée basse, il remonte à la surface du sédiment et expose ses algues à la lumière solaire, puis il s'enfouit à quelques millimètres de profondeur lorsque la marée remonte.

Les animaux de l'estran se nourrissent, mais servent aussi de nourriture. Le cycle de marée correspond ainsi à une alternance de dangers : ils sont menacés par les prédateurs marins pendant la marée haute, et terrestres pendant la marée basse. De très nombreux oiseaux (goélands, mouettes, échassiers) exploitent l'estran pendant la marée basse, chassent les hôtes des laisses de mer, les annélides et petits crustacés sous les pierres et dans le sable, ainsi que les bivalves et les poissons. Contre ces chasseurs, la

seule défense est la dissimulation (dans le sable, sous les pierres et sous les algues) ou l'homochromie dissimulatrice, si bien illustrée par les poissons plats.

Assurer la descendance

La reproduction des espèces intertidales diffère finalement assez peu de celle des autres animaux marins. Notons toutefois que, lorsqu'on s'élève du bas de l'estran vers le haut (et que le nombre d'espèces diminue !), la multiplication asexuée devient plus rare, l'incubation des œufs est plus fréquente, et le nombre des espèces ayant des larves planctoniques diminue. En réalité, tous les cas de figure sont possibles. Tous les petits crustacés des hauts niveaux (talitres, gammare, ligies...) incubent leurs œufs et donnent naissance à de jeunes individus semblables aux parents. C'est aussi le cas de *Littorina saxatilis*, mais pas celui de *Melaraphe neritoides*, pourtant située plus haut sur l'estran. Les balanes, même les espèces situées en haut de l'estran, ont toutes des larves planctoniques, ainsi que la plupart des annélides. Cependant, l'œuf de l'arénicole évolue dans la galerie de la femelle et donne naissance à une larve, enveloppée d'une gangue de mucus, qui sera entraînée vers les plus hauts niveaux par la marée montante.

Dans le cas d'un développement direct (la larve ressemble aux adultes), l'établissement des juvéniles au bon niveau de la zone intertidale est assuré, mais le brassage génique des populations est faible, favorisant la sélection de populations adaptées au micromilieu local. Dans le cas d'un développement passant par une phase planctonique, la durée de vie de la larve est souvent courte. La libération des larves se produit pendant la marée haute, la ponte d'une population étant synchronisée. Ces larves ont des tropismes positifs ou négatifs favorisant un positionnement adéquat, facilité parfois par des substances émises par les adultes.

Ainsi, vivre à la plage est l'apanage d'une minorité d'espèces. Plus on s'approche du haut de la zone intertidale, plus elles deviennent rares. Celles qui s'y trouvent sont extraordinairement bien adaptées à leurs conditions de vie si changeantes, au point parfois de ne pouvoir subsister ailleurs, comme les talitres. Il existe donc bel et bien une faune typiquement intertidale, dont les stratégies de survie uniques justifient l'intérêt qu'on leur porte. Cette faune est régulièrement menacée par les marées noires. L'inventaire de sites de référence permettra aux biologistes d'estimer comment et à quelle vitesse la faune intertidale se restaure dans les sites touchés par la marée noire et de mesurer avec précision les dégâts causés, si jamais une autre catastrophe devait se produire.

François LALLIER est professeur à l'Université Pierre et Marie Curie et directeur du Laboratoire Adaptation et diversité en milieu marin de la Station biologique de Roscoff. **André TOULMOND** est professeur émérite à l'Université Pierre et Marie Curie et fut directeur de la Station biologique de Roscoff de 1994 à 2003.

P. HOCHACHKA et G. SOMERO, *Biochemical adaptation : mechanism and process in physiological evolution*, Oxford University Press, 2002.

C. LITTLE et J. KITCHING, *The biology of rocky shores*, Oxford University Press, 1996.

Y. TURQUIER et M. LOIR, *Connaître et reconnaître la faune du littoral*, Éditions Ouest-France, 1981.



1906-2006

INSTITUT OCÉANOGRAPHIQUE

Fondation Albert I^{er}, Prince de Monaco

Les activités de la Fondation

À Monaco



Le Musée océanographique, à travers les richesses de ses collections (plus de 300 000 objets), retrace l'histoire de l'océanographie et présente des expositions consacrées aux questions actuelles en sciences de la mer.

L'exposition "Monaco en Arctique" commémore le centenaire des expéditions du Prince Albert I^{er} au Spitzberg.

Les aquariums sensibilisent les visiteurs à la biodiversité du monde marin. Ils reconstituent des écosystèmes méditerranéens et tropicaux. Un grand bac de 400 m³ associe la faune luxuriante du lagon à celle de la passe récifale.



À Paris



L'Institut océanographique a pour vocation la diffusion des connaissances en sciences de la mer. L'enseignement scientifique comprend des cours, des séminaires et des colloques.

Le Centre de la mer, musée pédagogique, propose expositions, animations et visites guidées.

Une exposition et un cycle de conférences intitulés "100 ans d'océanographie" participent aux manifestations du centenaire de la Fondation.



À Monaco et à Paris



Une bibliothèque ouverte au public, dispose d'un fonds spécialisé d'ouvrages, de revues, de rapports d'expédition, de cartes et d'atlas.

Les Editions publient la revue Universitaire Océanis, des manuels de cours, des beaux livres de référence et de vulgarisation et des guides des formations aux métiers de la mer.



Vivre serein dans un monde cruel

Dans un univers où certains groupes adoptent une attitude agressive systématique, une communauté coopératrice peut-elle survivre et s'imposer ?

L'intérêt collectif est souvent opposé à l'intérêt individuel. Ce type de situation est magnifiquement illustré par le *dilemme du prisonnier* dont les règles sont explicitées sur la figure 1 et qui semble condamner les participants à l'égoïsme agressif. À long terme toutefois, l'intérêt collectif peut l'emporter. En effet, si les mêmes situations se répètent (*dilemme itéré du prisonnier*), la rationalité peut consister à faire confiance à autrui, même si nous ne sommes pas certains qu'il ne profitera pas de notre main tendue : la perspective de futures rencontres fructueuses rend acceptable le risque de se faire temporairement exploiter. Les expérimentations, menées par Robert Axelrod et ses continuateurs, l'ont établi : même sans contrainte policière, même sans motivation morale, les individus choisissent majoritairement de s'entendre et de coopérer à long terme.

Qu'en est-il cependant des situations où la tactique de chacun est immuable, soit par volonté pacificatrice, soit par ignorance du statut du partenaire ? Nous verrons par des simulations informatiques que dans certaines confi-

gurations géométriques d'interaction entre communautés, l'intérêt collectif peut être préservé et que des attitudes de coopération peuvent dominer.

Miraculeuse coopération

Le *dilemme du prisonnier* nous fait mieux comprendre les mécanismes coopératifs en général, notamment de nombreux phénomènes observés par les psychologues, les sociologues, les spécialistes de stratégie politique et militaire, les économistes et les théoriciens de l'évolution. Le mécanisme qui amende ou élimine les individus agressifs est la réactivité des stratégies de type *donnant-donnant* qui coopèrent si vous coopérez, qui punissent votre agressivité si vous tentez de les exploiter. En revanche, si personne n'a le temps de nouer de relation suivie avec ses vis-à-vis et d'en tirer des leçons, le *donnant-donnant* et les stratégies réactives du même type n'ont aucun effet dissuasif. Ne devient-il pas alors évident que ne survivront que ceux qui saisissent toute occasion de bénéfice, aussi durs et intransigeants que soient leurs comportements ?

Nous observerons, en analysant les effets des « réseaux de communautés », qu'il existe d'autres mécanismes de mise

1. Le dilemme du prisonnier

Deux malfaiteurs A (représenté par la moitié de visage de gauche) et B (représenté par la moitié de visage de droite) sont arrêtés et placés dans deux cellules différentes. Le juge leur propose un marché : « Si aucun de vous n'avoue (a), vous ferez deux ans de prison chacun ; si l'un avoue que vous prépariez une attaque de banque et que l'autre ne dit rien (b et c), celui qui avoue sera libéré, celui qui n'a rien dit fera 5 ans de prison. Si vous avouez tous les deux (d), vous ferez 4 ans de prison chacun. »

Nous utiliserons ces coefficients dans nos modèles. L'avoué est assimilé à l'attitude agressive (on trahit la confiance de son compère) et la coopération est assimilée au refus d'avouer (on reste solidaire).

Ce jeu est le prototype des relations où l'intérêt personnel s'oppose à l'intérêt collectif : chacun est tenté

de trahir, mais pourtant l'intérêt collectif est que chacun se taise. Dans des expériences menées par Robert Axelrod, on propose plusieurs fois de suite à deux individus de jouer à ce jeu (*dilemme itéré du prisonnier*). Les joueurs ne connaissent que les choix passés de l'autre joueur et ils peuvent en tenir compte.

La stratégie de jeu *donnant-donnant* est : « Je coopère la première fois, puis les autres fois, je joue au coup n ce que l'autre joueur a joué au coup $n - 1$ ». C'est une très bonne méthode de jeu et lors d'un tournoi où de nombreuses stratégies sont confrontées elle obtiendra souvent le meilleur résultat total. La présence de ces stratégies réactives et coopérantes (*donnant-donnant* n'est agressive qu'en réaction à une agression) conduit presque toujours à l'élimination des stratégies agressives.

