

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. Barbaroux, 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* (*ci-dessous*), 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 nigrolirata* 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.