

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 (phycocérythrine, 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.

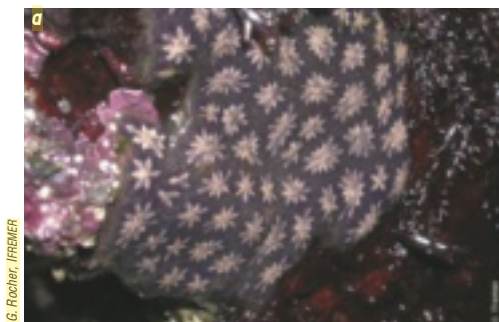


palléale (le pallium est le manteau des mollusques). Plus encore, leurs branchies présentent différents stades de régression selon le niveau où vit l'espèce : en haut de la zone intertidale, *Melaraphe neritoides* n'a presque plus de branchies, tandis que *Littorina saxatilis* et *Littorina nigrolirineata*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

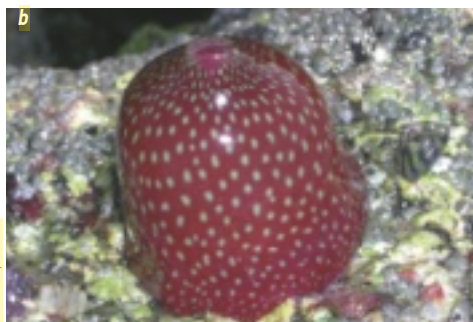
Rappelons que, contrairement à une idée reçue, les poumons et les branchies ne sont pas caractéristiques d'espèces respectivement terrestres et marines. Par définition, le poumon est un organe respiratoire interne, dans lequel l'air ou l'eau pénètre (il existe des poumons aquatiques, par exemple chez 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, IREMER



G. Rocher, IREMER



G. Rocher, IREMER



A. Le Magueresse, IREMER



B. E. Pictou et C. Morrow, HabitatsOnline



A. Le Magueresse, IREMER

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 « antigel », 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