



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 « 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

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.