

ÉCOLOGIE DES LAISSES DE MARÉE

PAR J. BERGERARD (*)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	39
I. — COMPOSITION ET ÉVOLUTION DES LAISSES	40
II. — FAUNE DES LAISSES DE MARÉE	42
LES GROUPES ESSENTIELS	44
MODIFICATIONS DE LA FAUNE DES LAISSES	46
<i>Variations géographiques</i>	46
<i>Variations avec le type de laisse</i>	46
<i>Variations avec la position des laisses sur le rivage</i>	47
<i>Cycles saisonniers</i>	47
III. — UTILISATION DU MILIEU ET RELATIONS ENTRE ESPÈCES	48
IV. — RÔLE DES LAISSES DE MARÉE DANS L'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE DE LA ZONE INTERTIDALE	50
CONCLUSIONS	52
BIBLIOGRAPHIE	53

INTRODUCTION

Les Algues brunes et les Phanérogames marines (Zostères, Posidonies, etc.) assurent une part très importante de la production primaire dans les régions côtières. Les Laminaires donnent ainsi lieu, par exemple sur les côtes nord bretonnes, à une exploitation régulière pour l'extraction d'alginate. Ces végétaux qui forment des prairies continues sur les fonds marins constituent la principale base des chaînes alimentaires des zones intertidale et subtidale par l'intermédiaire des animaux brouetteurs (Oursins, Gastéropodes, etc.).

Cependant une part non négligeable de cette production est arrachée par les vagues dans la zone de balancement des marées et rejetée à la côte lors des tempêtes, sous forme d'amas parfois considérables, constituant

(*) Laboratoire d'Entomologie, Université Paris-Sud, Bât. 446, 91405 Orsay Cedex.

les laisses de marée. Elles ont été utilisées traditionnellement sur les côtes bretonnes de la Manche pour la fumure des terres, principalement dans les zones légumières. Dans le cycle naturel, leur dégradation progressive entretient une faune spécifique et temporaire qui participe à cette dégradation et fournit ainsi une partie de la nutrition de nombreux filtreurs des estrans sableux. Ces animaux des laisses servent également de proies privilégiées à certains habitants carnivores de la zone intertidale et surtout à de nombreux Oiseaux marins.

Les laisses de marée forment donc un maillon important de l'écologie intertidale et jouent, en particulier, un rôle de transfert d'énergie, depuis les parties rocheuses d'une côte (lieu d'implantation principal des Algues), vers les plages où se déposent les Algues flottées.

Nous essaierons d'examiner successivement la composition et l'évolution des laisses, les caractéristiques de leurs peuplements animaux, les relations entre les différentes espèces de ces biocénoses et, enfin, de dégager leur rôle dans l'écologie générale de la zone intertidale.

I. — COMPOSITION ET ÉVOLUTION DES LAISSES

Sur les côtes nord de la Bretagne, les laisses sont constituées en très grande majorité d'Algues brunes (Fucales et Laminariales) dont les proportions respectives peuvent varier considérablement suivant les plages et même les moments de l'année. Les Algues rouges, dont la zonation est largement subtidale et dont nous verrons par ailleurs qu'elles se révèlent toxiques pour nombre d'animaux n'y jouent qu'un rôle très secondaire. Les Algues vertes peuvent donner lieu à des laisses massives, en particulier pendant la période estivale. Cependant leur dégradation rapide et nauséabonde, qui provoque annuellement de nombreuses interventions de nettoyage ne permet pas l'installation d'une faune spécifique. Elles constituent donc un milieu très différent de celui des laisses que nous envisageons ici.

L'aspect des dépôts d'Algues à la côte peut varier considérablement et les différents auteurs qui ont étudié leur faune ont pris l'habitude de distinguer : — des *cordons* peu épais d'Algues destinées à se dessécher assez rapidement; — et des *bancs* nettement plus épais, pouvant exceptionnellement atteindre aux environs d'un mètre, mais ne dépassant guère ordinairement 50 cm d'épaisseur. Les couches superficielles y subissent une évolution un peu semblable à celle des cordons, alternativement secs puis délavés par la pluie, qui entraîne en même temps une certaine dessalure. Les régions plus profondes restent en permanence humides et ce sont principalement elles qui vont subir une assez rapide dégradation.

On peut également observer des paquets isolés de taille variable d'Algues flottantes, plus épais que les cordons, ils réalisent le plus souvent une forme jeune de laisse, qui sera reprise par une marée un peu plus

forte et finalement dispersée sur un cordon, ou agglomérée à un banc.

On peut observer différents états de décomposition des Algues constituant le dépôt, suivant son âge; ainsi BERZINS (1985) en distingue quatre étapes sur la côte californienne, en s'appuyant sur les pertes de pigment et la morphologie des frondes et des stipes.

Dans le cas de mers à faibles marées, le facteur principal de formation des laisses de haut niveau est la tempête. Dans ces conditions des dépôts très importants peuvent évoluer sur place, parfois pendant plusieurs années consécutives (BACKLUND, 1945). Mais sur les côtes nord de la Bretagne où les variations d'amplitude des marées, suivant les saisons, sont très importantes, il peut se manifester une certaine régularité dans la position et l'évolution des laisses. Les dépôts les plus élevés correspondent ici aux marées d'équinoxe de printemps et d'automne, qui peuvent d'ailleurs inclure des Algues ayant déjà participé, pendant un mois ou deux, à des laisses de vive-eau plus basses. Ces laisses supérieures ont donc une durée maximum de 6 mois, bien qu'elles puissent être reprises et totalement remaniées à l'équinoxe suivante.

Les cordons ont généralement une vie plus courte, ceux des faibles marées d'hiver, ou d'été, étant repris par les vives-eaux plus fortes qui les suivent. On trouve donc sur la plage, pendant ces périodes, une série de laisses d'âges différents, mais toujours croissants en remontant de la mer vers la côte.

L'importance des laisses est naturellement liée à la quantité d'Algues arrachées par les mouvements de la mer au cours de la période immédiatement précédente, quantité qui dépend partiellement d'un facteur régulier, le cycle annuel de croissance des Algues qui, par exemple chez les Laminaires, entraîne des phases de sénescence des frondes, mais dépend aussi largement d'un facteur météorologique irrégulier, constitué par les tempêtes.

La position géographique des plages entraîne, elle aussi, des situations diverses. Localement il existe des plages qui ne reçoivent chaque mois que des apports peu abondants d'Algues, constituant de faibles cordons successifs à partir d'un cordon supérieur, vestige de la dernière marée d'équinoxe; par exemple, en été ou en hiver, moments de faibles marées de vive-eau, 3 ou 4 cordons. Le dernier est alors constitué d'Algues fraîchement détachées mobiles, déposées à chaque haute mer et reprises, en période de coefficients de marée croissants, chaque jour, jusqu'à constituer un cordon fixe, pour un ou plusieurs mois, lors de la grande vive-eau suivante. Ces faibles cordons se dessèchent alors rapidement en été, mais poursuivent en hiver une dégradation régulière, les pluies leur assurant une humidification convenable.

Dans la même région, d'autres plages, souvent constituées de galets dans leur partie supérieure, reçoivent des apports beaucoup plus importants; il va donc s'y constituer, au niveau des hautes mers de vive-eau d'équinoxe, des milieux presque permanents, avec apport massif, et souvent mélangé (âge différent de dégradation) d'Algues tous les six mois.

De fortes accumulations existent alors plus bas, pendant l'été ou l'hiver, et peuvent, au moins pour le premier et même le second en descendant vers la mer, avoir leur évolution propre pendant des périodes plus courtes d'un ou plusieurs mois.

En résumé, on voit donc qu'il s'agit d'un milieu complexe à évolution rythmée par le jeu des marées et du cycle annuel de croissance des Algues, mais aussi largement aléatoire, du fait du rôle primordial des tempêtes et du régime des vents. Enfin les variations géographiques à plus large échelle entraînent d'autres types de modifications des laisses. L'amplitude moins grande des marées entraîne un tassement du système et les éléments les plus comparables, sur une grande échelle sont les laisses supérieures, correspondant toujours aux plus fortes vives-eaux annuelles.

On peut alors retrouver une très forte homogénéité que souligne REMMERT (1964) en remarquant que du Spitzberg au golfe de Gascogne la composition algale et les modalités de dégradation ne sont guère différentes et les faunes comparables. On pourrait de même remarquer que les études poursuivies plus récemment dans d'autres régions du Monde : Californie (BERZINS, 1985) ou Afrique du sud (GRIFFITHS et STENTON-DOZEY, 1981) montrent également une très grande similitude de composition algale et d'évolution des laisses, comme de leurs peuplements animaux. Il faut pourtant remarquer que la proportion des trois constituants principaux des laisses (Fucales, Laminariales, Phanérogames marines) varie considérablement. Ainsi les côtes plates à immenses plages de sable auront-elles des laisses à dominante, Phanérogames (CAUSSANEL, 1970, pour le golfe de Gascogne, et souvent en Méditerranée). L'alternance régulière de côtes rocheuses et de plages entraîne au contraire une prédominance des Algues qui, suivant les régions, pourront présenter une dominante très forte de Fucales : Suède, Finlande (BLACKLUND, 1945) ou une participation plus ou moins importante, parfois presque exclusive, de Laminaires (EGGLISHAW, 1965) sur les côtes est de l'Angleterre. Notons enfin que toutes les laisses comportent une partie non négligeable d'autres débris : bois flottés, cadavres de divers animaux, etc., dont l'intervention se fera sentir dans la composition de la faune inféodée à ce type de milieu.

II. — FAUNE DES LAISSES DE MARÉE

Dans les régions tempérées et tempérées froides d'Europe, le premier travail d'ensemble est celui de BLACKLUND (1945) concernant les côtes de Suède et de Finlande. Il a été suivi d'études portant sur les côtes de la Baltique et est de la Mer du Nord (REMMERT, 1964), les côtes anglaises de cette dernière (EGGLISHAW, 1965) et la côte sableuse du golfe de Gascogne (CAUSSANEL, 1970). Certaines études sont d'autre part consacrées à des groupes particuliers, ainsi celles de TSACAS (1959)

pour les Diptères, ou de LOUIS (1977) sur les Talitridés. Enfin, on pourra trouver dans l'ouvrage édité par CHENG (1976), consacré aux Insectes marins, une bibliographie mondiale sur les Diptères des laisses (DOBSON), les Staphilinidés (MOORE et LEGNER) et les autres Coléoptères (DOYEN).

L'étude quantitative de la faune des laisses présente de nombreuses difficultés. Les différents auteurs ont généralement adopté la solution du prélèvement rapide sur le terrain d'un volume donné (quelques litres) de laisse, ensuite analysé au laboratoire, après avoir tué les animaux. Les Diptères adultes, capables de s'envoler rapidement, sont généralement très sous-estimés et doivent faire l'objet de mesures particulières, utilisant généralement un large récipient placé sur la laisse, dans lequel on pulvérise un insecticide, avant d'effectuer le prélèvement. Les captures au filet au-dessus de la laisse, qui peuvent fournir de très grands nombres d'individus par temps ensoleillé, sont cependant trompeuses, les différentes espèces, et même les deux sexes de certaines, ne réagissant pas identiquement aux facteurs externes (température, ensoleillement, vent, etc.). Les Talitridés offrent une autre difficulté en creusant des terriers dans le sable sous-jacent, si bien que leur prise en compte demande d'effectuer les prélèvements à l'aide de carottiers permettant de recueillir, en même temps que la laisse, les 10 cm de sable sur lequel elle repose.

Notons que la plupart des études actuelles s'orientent vers des systèmes simplifiés destinés à quantifier les relations entre les espèces principales. On peut suivre la colonisation de masses artificielles d'Algues déposées hors d'atteinte de la mer sur la plage et aborder ainsi, outre les problèmes d'évolution de la faune, ceux de la colonisation du milieu vierge.

Il est également possible de réaliser des élevages au laboratoire d'une seule espèce dans le but de dégager leur relation avec les Algues (consommation par les Talitridés, utilisation par les larves de Diptères), ou mener des expériences destinées à dégager le choix préférentiel des proies par certaines espèces carnivores.

On rencontre dans les laisses de nombreuses espèces appartenant aux groupes animaux les plus divers, mais on remarque que le nombre des espèces caractéristiques (*eucènes*) exclusives de ce milieu, ou des espèces préférantes (*tychocènes*) existant également dans les biocénoses voisines des hauts de plage et des dunes et trouvant dans les laisses toutes les conditions nécessaires à leur développement et à leur maintien, est relativement faible, comparé à celui des espèces étrangères (*xénocènes*) occasionnelles, venues chercher dans les laisses un abri provisoire, ou un terrain de chasse.

On rencontre dans cette dernière catégorie les espèces liées à d'autres biotopes des plages ou des dunes, et de nombreuses espèces ubiquistes. Ainsi BACKLUND (1945), dont le travail est considéré généralement comme le plus complet, signale en Suède et Finlande 30 espèces *eucènes*, 78 *tychocènes* et 341 *xénocènes*.

LES GROUPES ESSENTIELS

Nématodes. — Non pris en compte par BACKLUND, ils constituent un élément constant et pionnier; on les trouve pratiquement seuls, quoique en petit nombre, sur les Algues flottées, encore déplacées par les marées journalières.

Oligochètes. — Ce sont principalement des Enchytraeidés qui se développent rapidement sur les Algues fraîches rejetées et participent, avec les Nématodes, à la première invasion. BACKLUND en signale 2 espèces eucènes.

Amphipodes. — Ce sont surtout des Talitridés appartenant au genre *Orchestia* ou voisins, qui sont les principaux responsables de la dégradation des Algues qu'ils consomment directement. Ils fournissent par leurs déjections un milieu favorable au développement d'autres membres de la biocénose. Un rôle analogue peut être joué par certains Isopodes des genres *Ligia*, *Tylos*, ou l'espèce *Porcellio scaber*, mais les *Ligia*, comme les *Porcellio* sont plutôt utilisateurs des cordons de faible épaisseur et surtout des petits paquets d'Algues, rejetés parmi les rochers.

Collemboles. — Ils sont fréquents dans les régions septentrionales; BACKLUND en signale ainsi 2 espèces eucènes et 19 tychocènes. Leur rôle semble diminuer considérablement vers le sud.

Diptères. — Ils forment une part essentielle de la faune caractéristique, ainsi BACKLUND en relève 9 espèces eucènes, 2 tychocènes et 15 xénocènes. La plupart sont retrouvées par EGGLESHAW (1965) sur les côtes anglaises de la Mer du Nord ou par REMMERT (1964) en Mer du Nord ou en Baltique; on les retrouve également sur les côtes de la Manche ou de l'Atlantique. Ce sont, en premier lieu, les espèces autrefois regroupées dans la famille des Coelopidae : *Coelopa frigida*, *C. pilipes*, *Orygma luctuosa*, *Odeoparea buccata*, *Sciomyzina sciomyzina*, caractérisées par un même mode de vie larvaire aux dépens exclusif des Algues en décomposition. S'y adjoignent plusieurs espèces de familles diverses, à mode de vie semblable, mais dont certaines utilisent sans doute également les cadavres déposés dans les laisses. Ce sont dans nos régions *Helcomyza ustulata* (Dryomyzidé), *Thoracochaeta zosterae* (Leptocéridé), *Scatophaga litorea*, *Ceratinostoma ostiorum* (Scatophagidés) et *Fucellia maritima* (Muscidé). Il existe également des Empididés (*Chersodromia*) dont les adultes sont des prédateurs de *Thoracochaeta*.

Coléoptères. — Certaines espèces sont parmi les plus caractéristiques des laisses. Elles appartiennent à plusieurs familles : Staphylinidés, BACKLUND en dénombre 10 espèces eucènes, contre 25 tychocènes et 88 xénocènes. On peut signaler, par exemple, les genres *Cafius*, *Oma-*

lium, *Atheta*, *Aleochara*, que l'on retrouve à l'état constant sur la plupart des rivages maritimes du Monde. La plupart semblent carnivores et dévorent les jeunes *Orchestia* et les larves des Diptères précédents (RICHARD, 1984). Cependant le genre *Aleochara* comportent des espèces parasites des larves et des pupes de Diptères (PAULIAN, 1938); Hydrophilidés, par exemple le genre *Cercyon* dont plusieurs espèces sont eucènes, larves et adultes se trouvant dans les laisses, comme ceux des Staphilins précédents; Ptiliidés, Coléoptères minuscules appartenant aux genres *Plenidium* ou *Acrotrichis*; d'autres familles ne fournissent que des espèces tychocènes ou xénocènes, nous ne les signalerons donc pas ici, mais il faut cependant citer celle des Carabidés qui, par leur abondance dans les biotopes voisins des dunes, peuvent constituer des prédateurs importants des Amphipodes et des Insectes des laisses.

On retrouve également dans cette catégorie, certaines Forficules (CAUSSANEL, 1970), et de nombreuses Araignées qui peuvent être localement des prédateurs très importants du système.

Une place particulière doit être faite aux Acariens, non étudiés dans le travail de Backlund, mais dont certaines espèces, du genre *Thinoseius*, par exemple, sont caractéristiques des laisses (REMMERT, 1964; EGGLESHAW, 1965). Ils semblent se nourrir essentiellement au détriment des Nématodes.

Il faut enfin signaler toute une faune d'Hyménoptères parasitoïdes des larves et des pupes de Diptères relativement peu étudiée, mais pouvant, dans certains cas entraîner des taux de parasitisme très élevés, allant jusqu'à 80 à 90 pour 100 des pupes de certains Diptères (BACKLUND, 1945).

En résumé, la biocénose caractéristique des laisses est constituée de consommateurs primaires : Nématodes, Enchytraeidés, et surtout Amphipodes et larves de Diptères pour lesquels il importera d'étudier le rôle préalable, ou synchrone, des bactéries, particulièrement aérobies. Un deuxième niveau de consommateurs secondaires est constitué par les Acariens, les Araignées, mais surtout les Coléoptères (Staphilins et Carabiques) prédateurs et par des parasitoïdes (Hyménoptères et certains Staphilins). Sur ce schéma s'organisent les travaux modernes d'écologie et de dynamique des populations sur les laisses de marée, en ne retenant que les espèces essentielles dans un biotope donné, par exemple pour BERZINS (1985) : 3 espèces d'Amphipodes du genre *Orchestoidea*, quelques Diptères, *Fucellia*, *Coelopa*, *Leptocera*, et un Coléoptère Staphillin, *Cafius*.

Mais il nous faut d'abord revenir sur les variations des faunes suivant la situation géographique, les types de laisses, leur position sur le rivage, en relation avec leur état de dégradation, ainsi que sur les variations saisonnières de cette biocénose.

MODIFICATIONS DE LA FAUNE DES LAISSES

Variations géographiques.

La comparaison des différentes études déjà citées, effectuées en Europe, permet de mettre en évidence l'influence de la géographie sur la faune des laisses. Si les Algues constituant l'essentiel du milieu ne varient guère entre le golfe de Gascogne et le Spitzberg, soit entre le 45° N et le 80° N, on constate cependant une variation importante de la faune caractéristique. Ainsi le nombre des groupes systématiques impliqués diminue-t-il du sud au nord. Au Spitzberg, on n'y trouve guère que des Enchytraeïdés, des Collembolés, des Arachnides et des Diptères. En Norvège, apparaissent les Amphipodes, les Coléoptères et les Hyménoptères parasites. Plus au sud, en France, apparaîtront les Isopodes du genre *Tylos*, ou les Pseudoscorpions.

Parallèlement à cette réduction du nombre des groupes systématiques vers le nord, on constate également une réduction du nombre des espèces (REMMERT, 1964). Suivant EGGLESHAW, il n'existe pas de Diptères au Groenland, seulement *Coelopa frigida* au Spitzberg et en Norvège. La deuxième espèce européenne *Coelopa pilipes*, plus méridionale, n'apparaît que sur les rivages anglais ou danois. Ses populations nordiques décroissent spectaculairement pendant l'hiver, alors que prospèrent celles de *C. frigida*. Ces variations sont manifestement dues aux différences de températures moyennes (annuelle ou hivernale), mais REMMERT montre également l'influence de la dessalure en étudiant les côtes de la Baltique. De nombreuses espèces de Diptères (*Coelopa frigida*, *Orygma luctuosum*), d'Acariens (*Thynoseius spinosus*) ou d'Amphipodes (*Orchestria platensis*) disparaissent des régions dessalées (golfe de Bothnie) et ne peuvent s'élever au laboratoire sur des Algues de la Baltique que si l'on ajoute du sel au milieu d'élevage.

Malgré des variations géographiques très importantes, il faut toutefois noter la très grande analogie qui existe entre les biocénoses des laisses au niveau mondial, comme le prouvent les études plus récentes, effectuées sur les côtes californiennes, ou atlantiques des États-Unis et du Canada, ou encore celles d'Afrique du Sud, situation qui permet de souligner l'originalité de ce type de milieu.

Variations avec le type de laisse.

Les différents auteurs insistent sur le fait que de nombreuses espèces sont pratiquement exclusives d'un type de laisse. Globalement, on peut dire que les cordons ont une faune beaucoup plus diverse que celle des bancs, ayant une attirance beaucoup plus forte sur les visiteurs occasionnels. EGGLESHAW (1965) y dénombre 11 Diptères et 16 Coléoptères, alors que les bancs ne lui ont livré que 2 Diptères et un Coléoptère, parmi ces visiteurs occasionnels.

D'autre part, chez les Diptères par exemple, certaines espèces sont pratiquement inféodées aux bancs (*Coelopa*), d'autres aux cordons (*Oedoparea*, *Helcomyza*). De même pour les Acariens, *Tbinozeius fuscicola* est inféodé à de très gros bancs, à vie longue et se révèle incapable de migrations alors que l'espèce voisine *T. spinosus* colonise les petits dépôts et se fait transporter par plusieurs Diptères adultes, surtout *Fucellia*.

Variations avec la position des laisses sur le rivage.

Comme on l'a vu plus haut ce type de variation est en relation directe avec l'état de décomposition des Algues. On trouve ainsi, tout à fait en bas de plage une laisse fraîche, remaniée et repoussée à chaque haute mer, formée d'Algues arrachées depuis peu. On ne trouve à leur surface qu'un petit nombre de Nématodes, évoluant dans un film visqueux de surface des frondes.

Plus haut, un cordon, parfois assez épais, représente la première vraie laisse, déposée par la précédente vive-eau, qui n'aura souvent qu'une durée éphémère (14 ou 28 jours) et pourra donc être reprise rapidement, en périodes de vives-eaux d'amplitudes croissantes (janvier, février ou juillet, août) ou, au contraire, durer quelques mois, en périodes de vives-eaux décroissantes (mai, juin ou novembre, décembre). Ces laisses intermédiaires ont donc des âges différents suivant les périodes de l'année, du moins sur les côtes de la Bretagne nord où les marées sont de forte amplitude et donc les variations annuelles importantes.

La progression de la dégradation, liée à l'âge du dépôt, marque l'apparition de nouvelles espèces, d'abord, après les Nématodes, qui se multiplient, les Oligochètes et les Amphipodes. Les Diptères adultes y pondent presque simultanément et leurs larves apparaîtront quelques jours plus tard. Les *Fucellia* semblent préférer les laisses très jeunes et sont, en tout cas, les premiers Diptères attirés sur nos côtes par les Algues fraîches, avec *Sciomyzina*. Un peu plus tard on voit apparaître *Coelopa pilipes* et, beaucoup plus tardivement, essentiellement sur les laisses très hautes et déjà passablement dégradées *Coelopa frigida* (observations personnelles).

Cycles saisonniers.

La faune des laisses, en particulier de celles de longue durée, subit d'importantes variations saisonnières. Chez les Diptères où les observations et les élevages au laboratoire sont plus nombreux on peut ainsi distinguer, dans nos régions, des espèces d'été, dont l'exemple pourrait être *Fucellia maritima* qui développe, sur 6 à 8 mois, 5 à 6 générations, et des espèces d'hiver, comme *Oedoparea buccata*, observée à l'état adulte uniquement en hiver. Pour cette dernière espèce, il en est de même sur les côtes anglaises de la Mer du nord (EGGLISHAW), mais elle maintient apparemment de petites populations, en Suède pendant l'été, cependant

peu nombreuses, par rapport aux populations hivernales. Certaines espèces sont pourtant présentes toute l'année, en tant qu'adultes, en particulier nos deux espèces de *Coelopa*.

On peut également distinguer chez ces Diptères deux types de cycle de développement permettant de manifester une adaptation globale au rythme des marées. Certaines espèces, *Fucellia*, *Coelopa*, ont un cycle biologique voisin de 28 jours (*Coelopa pilipes*) ou un peu inférieur (*Coelopa frigida*). Cette différence a d'ailleurs été évoquée pour expliquer les alternances de dominance qui interviennent, parfois rapidement, entre ces deux espèces coexistant très fréquemment sur nos côtes. Il est net que, du fait de l'existence au cours de chaque mois de l'année, ou, presque, d'une faible et d'une forte vive-eau, ce rythme mensuel permet à l'espèce de mener à bien une reproduction dans l'espace de temps qui sépare deux grandes vives-eaux successives.

D'autres espèces paraissent avoir un rythme semi-annuel, correspondant aux dépôts par les hautes mers de vive-eau d'équinoxe des laines supérieures, à stabilité plus longue. Le meilleur exemple en est, *Orygma luctuosa*, dont les adultes apparaissent deux fois l'an, au printemps en mars-avril et à l'automne en septembre-octobre, en bon accord avec ces marées d'équinoxe.

Il faut toutefois remarquer que, dans l'un ou l'autre cas, il ne s'agit là que d'une adaptation grossière et nous ignorons s'il n'existe pas des réglages plus subtils, mais qui paraissent pourtant peu précis. Il arrive ainsi fréquemment, après une forte vive-eau, d'observer de nombreuses pupes vivantes d'*Orygma*, arrachées à une laisse, éparpillées sur la plage et offertes, en quelque sorte, en pâture aux différents Oiseaux qui la fréquentent. Collectées, elles donnent encore des pourcentages importants d'éclosion (plus de 50 pour 100), mais ce type d'incident n'en doit pas moins entraîner de véritables catastrophes dans les populations (observations personnelles). Cette particularité permet d'attirer l'attention sur le fait qu'il est très important pour de telles espèces, inféodées à un milieu temporaire, à fluctuations certes grossièrement rythmées, mais soumises à de très grands aléas, en particulier du fait des tempêtes, de disposer de grandes aptitudes à la migration, comme aussi, sans doute, ce qui est moins évident, de positions de repli dans des lieux protégés.

III. — UTILISATION DU MILIEU ET RELATIONS ENTRE ESPÈCES

Différents auteurs ont étudié l'évolution faunistique de paquets d'Algues déposés sur la plage, hors d'atteinte de la mer, ou utilisé des élevages au laboratoire pour mettre en évidence le rôle des différentes espèces dans l'utilisation des Algues ou des Phanérogames marines des laines. On considère généralement comme consommateurs primaires principaux les Talitridés et les larves de Diptères. Les rôles n'en sont

d'ailleurs pas équivalents, puisque les premiers peuvent brouter les Algues et les digérer partiellement, en rejetant des fèces qui pourront être reprises par d'autres consommateurs, alors que les secondes s'attaquent aux Algues déjà largement dégradées par une action bactérienne.

BERZINS (1985) étudie ainsi l'impact des Talitridés (espèces du genre *Orchestoidea*) dans les laisses sur une plage des côtes californiennes. Elle montre qu'il s'exerce un choix entre différentes espèces d'Algues brunes. Les Phanérogames marines (*Zostera*, *Phyllospadix*) sont rejetées et c'est également le cas d'une Cystoseire (Fucales). Parmi les quatre Laminariales testées, les trois espèces d'*Orchestoidea* manifestent des choix non exclusifs. Il est donc normal de penser que la composition algale joue un rôle dans le peuplement d'une laisse par telle ou telle espèce.

CULLEN et coll. (1987) montrent que les bactéries, présentes en petit nombre sur les Algues flottées, se multiplient après le rejet de celles-ci à la côte, en fonction de la température qui s'élève au cours de la fermentation et que ce sont ces mêmes bactéries que l'on retrouve dans le tube digestif des larves de *Coelopa frigida*. Leur élevage au laboratoire nécessite impérativement la présence de ces bactéries. Cependant on ignore le rôle exact de celles-ci : fourniture de métabolites nécessaires à la croissance des larves, ou intervention nécessaire dans la digestion de substances algales.

On ne peut toutefois exclure la possibilité que des cellules microbiennes puissent constituer la principale source d'énergie des larves. On constate également que ces larves ont un besoin absolu de certaines substances fournies par la dégradation des Algues et il est probable que ces substances, de nature inconnue, peuvent expliquer les différences déjà mises en évidence entre les exigences alimentaires de différentes espèces de Diptères (DOBSON, 1974). Certaines (*Fucellia*) semblent ainsi inféodées aux Fucales ou d'autres aux Laminaires (*Coelopa*).

Les proportions relatives des deux espèces de *Coelopa* dans les laisses, sur les côtes anglaises du Northumberland ont fait l'objet de plusieurs études (EGGLISHAW, 1960; DOBSON, 1974). Ces proportions varient parfois brusquement, en un lieu déterminé et le dernier auteur discute, en particulier, pour rendre compte de cette dynamique des populations de trois facteurs principaux : — *la durée du développement*, un peu plus longue chez *C. pilipes*; — *les besoins alimentaires*, *C. frigida* peut s'élever sur Laminaires seules, alors que *C. pilipes* aurait besoin d'un mélange de Laminaires et de Fucus. Une étude plus approfondie de la flore bactériologique des différentes espèces d'Algues, et de leur évolution au cours de la dégradation, sera sans doute nécessaire pour comprendre la base de ces différentes exigences alimentaires; — *la mobilité des adultes*, EGGLISHAW suggère une plus grande mobilité des *Coelopa* qui donnent lieu à d'importants vols migratoires, position que renforcent les observations de DOBSON. J'ai personnellement constaté que les laisses jeunes d'été étaient, sur les côtes nord bretonnes, colonisées uniquement par

C. pilipes, alors que, pourtant, dans certains cas, il existe sur la même plage des populations résiduelles de *C. frigida*, réfugiées sous les restes de laisses desséchées en haut de plage, ou même sous les galets.

Cette intervention de phénomènes de migration joue manifestement un rôle important dans le cas des Diptères et l'on peut regretter que nos informations restent très fragmentaires. Pour les Amphipodes ils sont naturellement moins manifestes, vu leur capacité plus restreinte de déplacement. Il ne faut cependant pas oublier qu'ils disposent de facultés remarquables d'orientation, perpendiculairement à la ligne de côte, et BOWERS (1964) a montré, par exemple, sur deux espèces d'*Orchestoidea* de la côte californienne, que leurs terriers suivent fidèlement la position des laisses au cours d'un cycle morte-eau, vive-eau. Le facteur principal de localisation est probablement ici l'humidité du sable de la plage, car la zone d'habitation des Amphipodes est nettement plus large que celle du recouvrement par la laisse de marée.

BERZINS (1985) s'est également intéressée aux Staphylins prédateurs du genre *Cafius*. Elle a ainsi pu déterminer les proies utilisées et mesurer la consommation moyenne, au moins pour les adultes. Seuls les *Orchestoidea* juvéniles sont dévorés et, vu leur abondance, fournissent la principale base de la consommation. Sont également dévorées les larves et les pupes de *Leptocera*, ainsi que les larves mais non les pupes de *Fucellia*.

De telles études sont peu nombreuses et l'impact des Staphylins peu connu. Il doit cependant, avec les Hyménoptères et les Staphylins parasitoïdes, du genre *Aleochara* par exemple, constituer un facteur non négligeable des limitations de populations de consommateurs primaires.

Une autre raison de s'attacher au rôle des Staphylins est l'existence, à certains moments de l'année (équinoxe de printemps, en particulier) de véritables vols massifs sur certaines portions de côtes, vols pouvant, comme ceux de *Coelopa*, décrits par EGGLESHAW, constituer de véritables nuisances.

IV. — RÔLE DES LAISSES DE MARÉE DANS L'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE DE LA ZONE INTERTIDALE

On a déjà indiqué que les laisses représentent, dans nos régions, une importation vers les plages, d'Algues arrachées à des zones rocheuses de la côte. Dans le cas où les Algues rejetées à la côte sont essentiellement des Algues flottantes, comme les *Macrocystis*, il s'agit d'une importation de la mer vers la plage. Une fois la laisse constituée, la dégradation de ces Algues se fait d'une manière analogue et l'on peut se demander quelles sont les parts respectives de cette manne de production primaire qui seront récupérées par les animaux terrestres : Insectes, consommateurs primaires ou secondaires, ou Oiseaux se nourrissant sur ces Insectes, ou, au contraire, qui retourneront à la mer. Dans ce dernier cas, on peut

d'ailleurs distinguer deux formes principales de restitution : sous forme de particules résultant d'une fragmentation mécanique, ou de substances dissoutes, organiques ou minérales.

Quand la dégradation se fait dans l'eau, on considère généralement que le passage sous forme de particules, du aux mouvements de l'eau, mais surtout à l'intervention des animaux brouteurs et en premier lieu aux Amphipodes, qui rejettent une proportion importante de non-digéré sous forme très fragmentée, constitue une part importante du processus, fournissant la base de la nutrition de nombreux filtreurs (Lamellibranches ou Annélides) habitants des estrans sableux, ou vaseux (MANN, 1972).

HARRISON (1977), sur la côte danoise du Kattegat, a suivi la décomposition des feuilles de *Zostera marina*, sous l'action de *Gammarus oceanicus*. Il montre le rôle de l'Amphipode dans la fragmentation des feuilles. La nutrition de l'animal dépend surtout des bactéries présentes sur les fragments qui sont eux-mêmes rejetés et pourront être de nouveau consommés, regarnis d'une nouvelle population bactérienne; la taille des particules diminue ainsi à chaque passage. Ce type d'étude fournit une image de ce qui doit se passer dans les laisses algales, attaquées par les Amphipodes Talitridés, dans un milieu à caractère plus terrestre.

En fait, peu de travaux ont tenté d'établir de véritables bilans pour les Algues rejetées à la côte. HAYES (1974) montre, pour une plage du sud de la Californie, le rôle joué par *Tylos punctatus* dans la dégradation des Algues du genre *Macrocystis*. Les énormes populations de cet Isopode (de l'ordre de 20.000 individus par mètre linéaire de plage) en font la seule voie importante de dégradation des Algues. Dans ce cas particulier, le recyclage vers la mer de l'azote minéral, en provenance des Algues rejetées sur la plage, paraît relativement lent et ne saurait soutenir la croissance du phytoplancton côtier, hypothèse souvent émise dans le passé. Il faut cependant reconnaître qu'il s'agit d'un cas particulier relativement simple, du fait de l'énorme prédominance du rôle, presque exclusif, des Isopodes.

Mais, il faut surtout citer les travaux poursuivis dans les années 1980 et suivantes par des chercheurs travaillant sur les côtes d'Afrique du sud. Ainsi GRIFFITHS et STENTON-DOZEY (1981) estiment que, dans ce cas particulier, 60 à 80 pour 100 de la masse algale est consommée par les Amphipodes et les larves de Diptères, en 14 jours; le reste se dessèche et n'est finalement dégradé que beaucoup plus lentement, grâce à une nouvelle humectation. Cependant, une grande part de cette consommation est finalement retournée au sable, par les Amphipodes et les larves de Diptères, dont le taux d'assimilation est relativement bas (51 et 30 pour 100 respectivement).

KOOP, NEWELL et LUCAS (1982) ont réalisé une étude globale de la dégradation d'une masse algale (*Ecklonia maxima*) dans des conditions particulières, où il leur était possible de recueillir l'eau de drainage de la laisse, dans deux cuvettes successives, séparées par une pente sableuse

de faible épaisseur reposant sur une dalle rocheuse. Il leur était ainsi possible de suivre le retour à la mer de la fraction soluble produite par la dégradation et de prendre en compte le rôle minéralisateur de la percolation à travers le sable de la plage, y intégrant donc le travail de la méiofaune et de la microflore.

Dans ce cas particulier, on constate que, malgré une assez forte intensité de broutage par les Invertébrés, ceux-ci n'incorporent finalement que 2 pour 100 environ du carbone et de l'azote initiaux des Algues, en laissant environ 85 pour 100 pour le développement des bactéries. L'essentiel de la production de la laisse se retrouve donc en biomasse bactérienne, la quantité retournée, à l'état soluble vers la mer étant négligeable (de l'ordre de 1 pour 100).

Dans la même région, au voisinage de Port-Élisabeth (Afrique du sud), MC LACHLAN et coll. (1981) ont retracé le bilan énergétique global d'une plage sableuse. L'un des traits particuliers du système, dégagé par les auteurs, est une large exportation, vers la mer, de sels nutritifs; mais le rôle des laisses et des animaux des laisses y paraît peu important, par rapport à celui des Algues directement dégradées dans l'eau.

C'est probablement la conclusion générale que l'on peut adopter au niveau de l'intégration de l'écologie des laisses dans les phénomènes globaux qui caractérisent les plages.

CONCLUSIONS

En résumé, les laisses de marée constituent bien un milieu original qui ne peut être assimilé, malgré de nombreux traits communs, avec les lieux de dégradation des végétaux en milieu aquatique, ni avec les litières de feuilles en milieu terrestre.

Le caractère temporaire de ce biotope, soumis à des perturbations rythmiques, mais aussi largement aléatoires, entraîne des conditions très particulières de peuplement, qui retentissent sur la composition de la faune et ses variations géographiques ou saisonnières.

C'est probablement dans le double sens de la recherche des adaptations particulières des différentes espèces utilisatrices du milieu, d'une part, et dans l'analyse plus fine du rôle précis de chaque espèce dans la biocénose, d'autre part, que devront s'orienter les futures études. Il est, en particulier, souhaitable de poursuivre l'exploration du rôle des bactéries dans la nutrition des animaux des laisses et, également dans la dégradation directe de celles-ci. Il faut enfin reconnaître que nous disposons de peu d'informations sur la part des Oiseaux dans l'écologie des laisses.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHLUND (H. O.), 1945. — Wrack fauna of Sweden and Finland. Ecology and Chlorogy. *Opusc. Entomol.*, 5, Suppl., 1-236.
- BERZINS (I. K.), 1985. — The dynamics of beach wrack invertebrate communities: an evaluation of habitat use patterns. Ph. D., University of California, Berkeley, 224 p.
- BOWERS (D. E.), 1964. — Natural history of two beach hoppers of the genus *Orchestoidea* (Crustacea, Amphipoda) with reference to their complementary distribution. *Ecology*, 45, 677-696.
- CAUSSANEL (C.), 1970. — Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune landaise. *Vie et Milieu*, Série C, 21, 59-104.
- CULLEN (S. J.), YOUNG (A. M.) et DAY (T. H.), 1987. — Dietary requirements of Seaweed Flies (*Coelopa frigida*). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 24, 701-710.
- DOBSON (T.), 1974. — Mechanisms controlling species composition in natural populations of the seaweed fly *Coelopa*. *J. Nat. Hist.*, 8, 853-973.
- DOBSON (T.), 1976. — Seaweed flies (Diptera, Coelopidae, etc.). In: *Marine Insects*. L. CHENG (ed.), North Holland Publ. Co., 447-463.
- DOYEN (J. T.), 1976. — Marine beetles (Coleoptera excluding Staphylinidae). *Ibid.*, 497-519.
- EGGLISHAW (H. J.), 1960. — Studies on the family Coelopidae (Diptera). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 112, 109-140.
- EGGLISHAW (H. J.), 1961. — Mass migrational flights of *Coelopa frigida* (Fabricius) and *C. pilipes* Haliday (Diptera, Coelopidae) and *Thoracochaeta zosterae* Hal. (Diptera, Sphaeroceridae). *Entomologist*, 94, 11-18.
- EGGLISHAW (H. J.), 1965. — Observations on the fauna of wrack beds. *Trans. Soc. Br. Entomol.*, 16, 189-216.
- GRIFFITHS (C. L.) et STENTON-DOZEY (J.), 1981. — The fauna and rate of Degradation of stranded Kelp. *Estuar. coast. shelf Sci.*, 12, 645-653.
- HARRISON (P. G.), 1977. — Decomposition of macrophytes detritus in seawater; effects of grazing by Amphipods. *Oikos*, 28, 165-169.
- HAYES (W. B.), 1974. — Sand beach energetics: importance of the Isopod *Tylos punctatus*. *Ecology*, 55, 838-847.
- KOOP (K.), NEWELL (R. C.) et LUCAS (M. I.), 1982. — Microbial regeneration of nutrients from the decomposition of macrophytes debris on the shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9, 91-96.
- LOUIS (M.), 1977. — Étude des populations de Talitridae des Étangs littoraux méditerranéens. *Bull. Écologie*, 8, 63-83.
- MCLACHLAN (A.), ERASMUS (T.), DYE (A. H.), WOOLDRIDGE (T.), VAN DER HORST (G.), ROSSOUW (G.), LASIAK (T. A.) et MC GWYNNE (L.), 1981. — Sand beach energetics, an ecosystem approach towards a high energy interface. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 13, 11-25.
- MANN (K. H.), 1972. — Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 29, Suppl., 353-383.
- MOORE (I.) et LEGNER (E. F.), 1976. — Intertidal rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae). In: *Marine Insects*. L. CHENG (ed.), North Holland Publ. Co., 521-551.
- PAULIAN (R.), 1938. — Étude biologique d'*Aleochara algarum* (Coleoptère, Staphylinide) et description du puparium de *Fucellia fucorum* (Diptère). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 63, 343-352.
- REMMERT (H.), 1964. — Distribution and ecological factors controlling distribution of the European wrack fauna. Bot. Gothobergensia, III. Proc. 5th Marine Biol. Symp. Gotheborg, 179-184.
- RICHARDS (L. J.), 1984. — Field studies of foraging behaviour of an intertidal beetle. *Ecol. Entomol.*, 9, 189-194.
- TSACAS (L.), 1959. — Contribution à l'étude des Diptères du littoral marin de la région de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, 98. Notes et Revue, n° 2, 62-92.

RÉSUMÉ. — Les Algues rejetées à la côte constituent une part importante de la production primaire de la zone littorale, non utilisée par les herbivores marins. Leur dégradation sous l'influence des bactéries restitue au milieu marin une partie des éléments constitutifs, sous forme de sels minéraux. Ces milieux, soumis à des bouleversements périodiques, largement aléatoires, ont une faune spécifique variée dont l'article retrace la composition et les fluctuations saisonnières ou géographiques. Il tente également de montrer le rôle des différentes espèces dans la biocénose : mangeurs d'Algues ou de bactéries, carnivores ou parasites.

SUMMARY. — Sea-weeds thrown up to coast are an important part of the primary production of littoral zone, not used by marine herbivorous. Their bacterial degradation returns to sea a part of constitutive elements, in the form of mineral salts. These habitats subject to periodical, largely contingent, alterations, have a specific varied fauna made of animals of marine origin (Nematoda, Amphipoda [Talitridae]) or terrestrial (Insects, Coleoptera [Staphilinidae, Hydrophilidae], Diptera, Acarina).

The similarity of these fauna is shown for the different parts of world: the variations of populations are also pointed out, in particular those of Diptera, linked to monthly or seasonal rhythms of tides, on a coast where these can have the chief part owing to their great amplitude. The article strive also to show the part of different species into biocenosis: eaters of algae (Talitridae), of bacteria (Nematoda), of algae and bacteria (Diptera), carnivorous (many Coleoptera), parasites (Acarina), or parasitoids (some Staphilinidae, Hymenoptera).

A prospective short notice is lastly given on the part of these beach wrack communities in the transfers of energy and matter between marine and terrestrial systems.

ABONNEZ-VOUS

A

L'Année Biologique

Vous trouverez le bulletin
d'abonnement

page 37