



stuaria

cultures et développement durable



Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières

Patrick Triplet - 2012

Collection
Paroles des Marais Atlantiques

Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats
en zones côtières

Collection Paroles des Marais Atlantiques

Patrick TRIPLET (coordinateur)

ÆSTUARIA, cultures et développement durable

Collection Paroles des Marais Atlantiques
coéditée par Estuarium et le Forum des Marais Atlantiques

Estuarium

Président : Thierry Gadais
2, avenue des Quatre-vents 44360 Cordemais
tél. : 02 40 57 71 80
adresse électronique : estuarium@wanadoo.fr
site internet : www.estuarium.org

Forum des Marais Atlantiques

Président : Bernard Grasset
Quai aux Vivres, BP 40214 17304 Rochefort-sur-Mer
tél. : 05 46 87 08 00 – fax : 05 46 87 69 90
adresse électronique : fma@forum-marais-atl.com
site internet : www.forum-marais-atl.com

Directeur de la publication et des collections
Thierry Gadais, président d'Estuarium

Directeur de rédaction
Alain Gallicé, administrateur d'Estuarium

Secrétariat de la revue
Cécilia Stephan, directrice d'Estuarium

Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières
Ouvrage édité exceptionnellement et exclusivement dans un format numérique.

© ESTUARIUM

2, avenue des Quatre-Vents 44360 Cordemais
dépôt légal : 1^{er} semestre 2012
ISBN : 978-2-9528512-9-9 • ISSN : 1958-0770

Fondateur de la revue Æstuarina, cultures et développement durable Yves Le Maître

Illustration en couverture :
Orkidee Sauvage – Nicolas Méquin – Anthony Sturbois



**Manuel d'étude et de gestion
des oiseaux et de leurs habitats
en zones côtières**

Coordination

Patrick TRIPLET

Harmonisation des textes

Alain GALLICE

Mise en page

Daniel CONVAIN

Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières

SOMMAIRE

	Préface	1 - 3
Jean-Claude LEFEUVRE		
	Avant-propos	5-7
Patrick TRIPLET		
Chapitre I : Écosystèmes estuariens et littoraux		
Les milieux estuariens et littoraux, définitions et fonctionnement		11- 12
Fernand VERGER		
La dynamique sédimentaire aux abords des estuaires macrotidaux à mégatidaux		13-16
Julia BASTIDE		
Les franges littorales : une dynamique sédimentaire animée par un système de cellules actives		17-22
Julia BASTIDE		
Organisation de la végétation littorale des estrans vaseux		23-59
Chantal BONNOT-COURTOIS & Jacques-Édouard LEVASSEUR		
Le substrat, base des peuplements		61-66
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU & Patrick TRIPLET		
Prélever et analyser le sédiment		67-74
Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET		
Chapitre II : Les invertébrés, proies des limicoles		
Les invertébrés des estrans meubles et rocheux		85-99
Alain PONSERO & Anthony STURBOIS		
Les crustacés, proies des oiseaux		101-102
Mustapha AKSISSOU & Younes SAOUD		
Stratégies d'échantillonnage du benthos		103-106
Alain PONSERO & Anthony STURBOIS		
Prélever le macrobenthos		107-111
Alain PONSERO & Anthony STURBOIS		
Localiser les stations de prélèvements		113-117
Alain PONSERO & Anthony STURBOIS		
Connaître la profondeur d'enfouissement des annélides et des bivalves		119-122
Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET		
Procéder aux mesures des invertébrés benthiques		123-124
Alain PONSERO & Anthony STURBOIS		
Déterminer la biomasse des individus		125-129
Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET		
Traiter les données		131-136
Alain PONSERO & Anthony STURBOIS		
Établir une cartographie des espèces benthiques		137-141
Patrick TRIPLET, Stéphanie VILAIN & Alain PONSERO		

Chapitre III : Les habitats végétalisés

Les marais salés littoraux Antoine MEIRLAND, Olivier CHABRERIE & Audrey BOUVET	157-207
Cartographie la végétation des marais maritimes Anthony STURBOIS & Frédéric BIORET	209-214
Cartographie des espèces et des habitats : application à la baie de Somme Antoine MEIRLAND & Olivier CHABRERIE	215-216
Mesurer la pression de pâturage sur les prés-salés Patrick TRIPLET	217-221

Chapitre IV : Canards, oies et bernaches

Principales caractéristiques biologiques en zone côtière Vincent SCHRICKE, Matthieu GUILLEMAIN, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	235-249
Étudier le comportement alimentaire Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	251-264
Déterminer le régime alimentaire Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	265-268
Déterminer les besoins énergétiques Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	269-272
Marquer individuellement les oies, bernaches et canards Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	273-275

Chapitre V : Limicoles

Principales caractéristiques biologiques en zone côtière Patrick TRIPLET & Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	287-310
Quantifier les besoins énergétiques des limicoles Alain PONSERO, Patrick Le MAO, Pascal HACQUEBART, Mickaël JAFFRE, Laurent GODET	311-320
Prendre en compte les surfaces réellement exploitables Alain PONSERO, Patrick Le MAO, Pascal HACQUEBART, Mickaël JAFFRE, Laurent GODET	321-330
Mesurer le rythme de captures Patrick TRIPLET	331-335
Quantifier la consommation de coques par les Huîtres pies Patrick TRIPLET	337-339
Recenser une population nicheuse Patrick TRIPLET	341-345

Chapitre VI : Autres espèces

Laridés François SUEUR	363-366
Analyse de la pression de dérangement exercée sur une colonie de Sternes pierregarin <i>Sterna hirundo</i> Yann TURGIS	367-371
Suivi des sites d'alimentation des Sternes pierregarin Yann TURGIS	373-376
Passereaux Marie-Christine EYBERT	377-398

Chapitre VII : Mettre en place des études appliquées

Dérangement de l'avifaune : croiser étude de fréquentation et suivi naturaliste dans le cadre d'un outil d'aide à la gestion	407-448
Nicolas Le CORRE, Louis BRIGAND, Guillaume GÉLINAUD & Solenn Le BERRE	
Établir une enquête fréquentation : l'exemple de la Réserve naturelle nationale de la baie de Somme	449-457
Faustine SIMON	
Définir, analyser et prendre en compte les dérangements dans la gestion d'un site	459-474
Patrick TRIPLET, Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU & Faustine SIMON	
Déterminer les réactions aux dérangements chez les anatidés	475-477
Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	
Les modèles comportementaux appliqués aux oiseaux côtiers	479-518
Richard STILLMAN & John GOSS-CUSTARD	
Données requises pour l'utilisation du modèle MORPH	519-526
Stéphanie VILAIN	

Chapitre VIII : Améliorer l'utilisation des milieux

Définir et utiliser la capacité d'accueil des oiseaux migrateurs	545-560
John GOSS-CUSTARD	
Sauvegarder les oiseaux nicheurs en haut de plage	561-570
Patrick TRIPLET	
Contrôler les prédateurs	571-578
Patrick TRIPLET & Philippe CARRUETTE	
Gérer le développement de la Spartine anglaise	579-601
Patrick TRIPLET & Julia BASTIDE	
Apporter des solutions au développement du Chiendent maritime	603-612
Vincent SCHRICKE & Loïc VALÉRY	

Chapitre IX : Menaces et risques sur les oiseaux et leurs habitats

Introduction	633-635
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Pollutions aiguës et chroniques : zones à risques, gestion	637-643
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Impact des parasites sur les oiseaux	645-654
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Méthodes d'étude des parasites et de leur impact	655-658
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Epizooties, risques, prévention et gestion	659-668
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Portage latent d'agents pathogènes par les oiseaux d'eau	669-675
Sophie Le DRÉAN QUÉNEC'H DU	

Chapitre X : l'avenir des oiseaux en milieu littoral

L'élévation du niveau des mers et le recul maîtrisé du trait de côte Fernand VERGER	685-685
Changement climatique et limicoles côtiers en hiver Laurent GODET & Christophe LUCZAK	687-704
Les mesures compensatoires et d'accompagnement Port 2000 : retour d'expériences Christophe AULERT, Pascal PROVOST, Christophe BESSINETON & Christelle DUTILLEUL	705-730
Le domaine public maritime et la chasse en France Annie CHARLEZ	731-755
Le point de vue d'un élu gestionnaire d'espaces littoraux Jean-Claude BUISINE	757-762
Conclusion	
Patrick TRIPLET	771-775

Citation conseillée :

Triplet P. (ed) (2012) *Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières*. Syndicat Mixte Baie de Somme, Forum des Marais atlantiques, Aesturia 17. 775 p.

Préface

Jean-Claude LEFEUVRE¹

Lorsque l'on s'intéresse aux oiseaux, comme c'est mon cas, un bonheur n'arrive jamais seul : l'année où la Ligue pour la protection des oiseaux me décerne le « Macareux d'or », Patrick Triplet me demande de préfacier un ouvrage collectif conçu par lui et effectué sous sa direction. À noter qu'il n'en est pas à son coup d'essai puisqu'il a déjà réalisé un ouvrage similaire (et apprécié) sur les aires protégées africaines. J'ai accepté d'autant plus facilement qu'un tel manuel est devenu une nécessité compte tenu de la multiplicité des organismes qui ont ou auront en charge de tels espaces et devront tout faire, sur des bases scientifiques solides, pour protéger des complexes d'habitats nécessaires à l'expression de l'ensemble des comportements des oiseaux autochtones, et aux migrants lors d'étapes migratoires ou en hivernage, en tant qu'aires de repos et lieux de nourrissage

Pour cela, il fallait réunir des compétences utiles et variées. C'est chose faite et je le dis d'autant plus sincèrement que je connais nombre d'intervenants et que j'ai pu apprécier leur travail. Actuellement, on parle beaucoup de services rendus par les écosystèmes, par les milieux naturels. J'ai envie de dire que les ornithologues ont ceci de particulier qu'ils peuvent se vanter d'être aussi ceux qui ont remplacé le « services rendus par les écosystèmes » par « services rendus à la nature ». On ne peut en effet contester que ces passionnés d'oiseaux ont si bien su mettre en avant « leur matériel biologique » (un terme que j'utilise en tant que scientifique, que je déteste en tant qu'amoureux de la nature) qu'ils ont aidé à convaincre les plus réticents qu'il était plus que temps de sauver ce qui reste de naturel sur cette planète. Il est vrai que les oiseaux ont toujours été considérés comme de puissants symboles permettant de susciter la mobilisation du grand public et des pouvoirs décisionnaires pour la conservation des milieux les plus menacés. Grâce à des amateurs éclairés et à des scientifiques, les oiseaux constituent le

¹ Professeur émérite au Muséum national d'histoire naturelle.

groupe animal le mieux connu, quand on s'aperçoit des carences abyssales (c'est le cas de le dire) en terme d'inventaire du vivant, notamment dans certains groupes (je pense aux insectes en milieu continental) ou certains milieux, dont le milieu marin. Et dire que l'on croyait avoir décrit l'essentiel des espèces il y a seulement une trentaine d'années ! Depuis la signature de la Convention sur la diversité biologique à Rio de Janeiro en janvier 1992, le paradoxe est de passer plus de temps à évaluer l'état des populations, à dresser l'inventaire des espèces disparues, en danger, menacées,...qu'à s'intéresser à la découverte et à la description de nouvelles espèces, lorsqu'on le peut puisque la systématique n'a plus droit de cité. Comment ne pas être inquiet lorsque l'on constate que le Rôle des genêts a perdu 50 % de ses effectifs en dix ans, que les populations du Bouvreuil pivoine (l'un des oiseaux préférés de mon enfance) ont subi un déclin de 60 % en moins de vingt ans. La liste rouge publiée par l'UICN et le Muséum (en partenariat avec la LPO, la SEOF et l'ONCFS) devrait faire réfléchir nos concitoyens lorsqu'elle révèle que 78 espèces d'oiseaux sur 277 sont actuellement menacées sur notre territoire. Penser qu'une espèce d'oiseau sur quatre pourrait disparaître de notre patrimoine naturel est insupportable. Devant cet état de fait, j'ai envie de reprendre la formule que j'avais proposée (avec l'appui d'un naturaliste, Albert Lucas, biologiste marin) comme objectif au Comité scientifique faune et flore du ministère de « l'impossible » en 1972 (et que j'ai reprise après pour définir le programme à cinq ans du Comité écologie et gestion du patrimoine naturel) : « mieux connaître pour mieux gérer ». Vous comprenez qu'en disant cela, je souscris au titre de cet ouvrage car constater le déclin des populations d'oiseaux ou anticiper pour éviter leur disparition conduit inmanquablement à une gestion raisonnée de tous les espaces d'accueil de l'avifaune, en même temps que, dans certains cas, elle obligera peut-être à promouvoir la gestion d'espèces, ce qui n'est pas une mince affaire, surtout lorsqu'il s'agit de « belles étrangères » : Ibis sacré ou Bernache du Canada.

On a longtemps reproché aux ornithologues de ne s'intéresser qu'aux décomptes des oiseaux, ce qui apparait maintenant comme nécessaire puisque ces évaluations annuelles et les comptages de migrateurs sur tous les mois d'hivernage dans certaines baies et estuaires sont largement utilisées pour définir le statut des espèces en termes de bon état de conservation ou de menaces. Mais je dois dire que ce qui me réjouit le plus est de voir augmenter le nombre d'équipes qui acceptent de décrire les habitats utilisés, les ré-

gimes alimentaires et qui replacent l’oiseau dans le fonctionnement des écosystèmes. Je ne vous cache pas ma satisfaction lorsque, invité à des jurys de thèse ou d’habilitation à diriger des recherches, je découvre des équipes qui se fixent comme objectif principal « d’étudier l’espace littoral au travers de son fonctionnement, de son évolution et des biens et services pouvant en découler ». Cela me remplit de joie surtout quand de telles équipes acceptent, ce qui était vraiment rare il y a encore quelques années, d’intégrer des chercheurs travaillant « sur l’étude des oiseaux limicoles en tant qu’élément constitutif du compartiment des prédateurs supérieurs des vasières intertidales » (Bocher, 2011).

Finalement, voir des ornithologues qui pendant des lustres ont aidé à faire évoluer nos connaissances en dynamique de populations s’intégrer dans des équipes s’intéressant au fonctionnement des écosystèmes fait partie d’une évolution obligatoire sur le plan scientifique pour pouvoir aborder avec sérénité le sujet, beaucoup plus difficile qu’il n’y paraît, de « la gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières ». Grâce à cet ouvrage, des gestionnaires de réserves, des terrains du Conservatoire du littoral, les opérateurs des DOCOB Natura 2000, les équipes des parcs naturels marins, ... auront entre les mains un outil exceptionnel qui leur apportera les connaissances nécessaires à l’élaboration de plans de gestion et à l’exercice du dur métier de gestionnaire, chargé d’intégrer le besoin d’une avifaune (comportant des migrateurs dont les populations dépendent aussi de ce qui se passe sur leurs zones de reproduction et lors de leurs étapes migratoires) dans un ensemble plus vaste, caractérisé par une diversité d’habitats extraordinaire : eaux côtières, estrans à substrats différents dont les vasières, marais salés, dunes ou falaises, etc., évoluant dans le temps et l’espace, soumis à des problèmes de qualité des eaux provenant aussi bien des bassins versants terrestres que de la mer (des apports de nitrates responsables des marées vertes aux marées noires), mais également à des prélèvements de ressources parfois excédentaires, à une hyper-fréquentation temporaire, etc.

Parfaire les connaissances pour aller vers une gestion intégrée des littoraux : un beau challenge auquel des ouvrages de la qualité et de la consistance de celui-ci apporteront une touche essentielle. Bravo.

Avant-propos

Patrick Triplet

Il est connu et reconnu que les zones littorales constituent des habitats indispensables pour la survie de centaines de milliers d'oiseaux, anatidés, limicoles, laridés et certains passereaux. Afin de remplir ces fonctions, ces espaces demandent à être mieux connus, mieux protégés, mieux gérés. L'objectif de ce manuel est de mettre à la disposition des ornithologues, des agents des réserves et des gardes du Conservatoire du littoral, un outil, un ouvrage de référence dans lequel ils trouveront facilement des éléments sur le fonctionnement des milieux, sur les relations entre les espèces et leur environnement, et surtout, une véritable boîte à outils avec laquelle ils pourront lancer des études et des suivis.

À notre connaissance, il s'agit du premier ouvrage en langue française qui réunisse autant d'informations sur le même thème. Il est le fruit du travail de différents spécialistes, non seulement français, mais aussi belges, anglais et marocains. Il a été conçu selon deux niveaux de lecture pour chaque chapitre : une introduction plus ou moins importante sur ce qu'il faut savoir du thème traité par le chapitre, une série de fiches présentant le protocole à utiliser pour obtenir des informations complémentaires sur un sujet déterminé. Les méthodes présentées ont toutes été employées par les auteurs et fournissent donc un cadre de travail pouvant être mis en place par pratiquement tous les techniciens disposant d'un peu de moyens et de matériel.

Avant de laisser le lecteur découvrir l'ensemble, je voudrais remercier toutes les personnes qui m'ont soutenu depuis 1981, date à laquelle j'ai commencé à travailler sur les milieux intertidaux. À cette époque, en France, l'étude des anatidés avait commencé, celle des limicoles pas encore ou tout au moins trouvait-on des rudiments sur différents aspects autres que le comportement alimentaire. Rudy Drent (†) et Jan Hulscher m'apportèrent de premiers éclairages sur les méthodes employées pour étudier les limicoles, au cours d'une semaine passée à l'université de Groningue et sur l'île de Schiermonnikoog, dont le nom, imprononçable pour un Français, est cependant synonyme de lieu incontournable pour les études sur les oiseaux d'eau. Puis John Goss-Custard débarqua (le mot n'est pas trop fort) un beau soir chez moi (il était attendu le lendemain), et à la suite d'une soirée mémorable (pas uniquement pour l'échange d'idées), une véritable collaboration et une

grande amitié ont vu le jour, qui se continue encore actuellement. Je dois à John ma connaissance sur les limicoles, ma compréhension sur l'écologie comportementale, mes balbutiements sur les modèles comportementaux, l'amélioration de mon anglais. Je lui dois également d'avoir eu la chance de publier avec lui de nombreux articles, et nos longues soirées de discussion ont abouti à des projets d'articles et d'ouvrages. Celui-ci a mûri pendant ces moments... et John laisse de côté sa retraite et sa cornemuse pour rédiger l'ouvrage de référence sur les modèles comportementaux.

L'autre « maître à penser » sur le fonctionnement des estuaires est Fernand Verger. Comme toute personne qui s'intéresse à ces milieux, j'avais lu et relu son *Marais et wadden*, qui me servait de référence. J'ai eu la chance non seulement de le rencontrer, mais aussi de passer de longs moments avec lui, toujours riches en partages de connaissances. Notre complicité s'est retrouvée dans différents écrits et son appui pour cet ouvrage fut sans faille.

Mes collègues de l'ONCFS ont évidemment répondu présents dès que je leur ai parlé de ce projet, et Vincent Schricke a pris toutes les dispositions nécessaires pour que ses collègues et collaborateurs puissent apporter la contribution souhaitée.

Sophie Le Dréan-Quénéc'hdu est depuis des années une véritable associée, me recherchant des données manquantes, me dessinant les cartes de mes articles, m'encourageant à publier sur différents sujets. Avec Roger Mahéo, nous avons formé une équipe qui publie, de manière trop irrégulière, des articles sur les limicoles de France, depuis une dizaine d'années.

Nous sommes près de 50 auteurs de cet ouvrage, je ne peux tous les citer, mais je dois les remercier pour ce travail qui, souvent, venait en plus de leurs préoccupations premières. Ils ont tous accepté la pression grandissante à laquelle je les ai soumis... notamment les tous derniers qui m'ont donné quelques frayeurs car le bouclage était impératif à une date déterminée afin d'être sûr de mettre en ligne le travail dans les délais.

Je n'oublierai pas mes deux « béquilles », sans lesquelles je ne parviendrais pas à éditer des ouvrages de cette ampleur. Alain Gallicé a toujours fait preuve de patience et d'une rapidité de réponse surprenante... il doit dormir encore moins que moi. Combien de fois lui ai-je demandé de reprendre un texte car je l'avais retouché et je souhaitais un regard extérieur. La précision de ses relectures m'est d'un grand secours... et je dois dire que

parfois, las d'un texte, je n'ai pas hésité à lui envoyer ainsi, en sachant qu'il me reviendrait avec toutes les corrections à apporter.

Que dire de Daniel Convain ? Sa bonne humeur permanente a encore été éprouvée ici, quand il a reçu une masse de textes... trop peu de photos, et qu'avec tout cela il devait rendre, dans un délai bref, un document lisible, agréable... Il n'est pas facile d'être en bout de chaîne et de devoir préparer ce qu'il y a de plus visible, l'aspect, le cadre. Daniel l'a fait à merveille.

Enfin, au nom de tous les coauteurs, je remercie nos structures professionnelles d'origine qui nous ont laissé le temps de rédiger nos textes, et nos familles respectives car de nombreux écrits ont été terminés au domicile des uns et des autres.

Et maintenant, il ne me reste plus qu'à souhaiter que ce travail serve, que les aires marines protégées (AMP) trouvent ici des éléments nouveaux pour renforcer leur stratégie de conservation, que les études nécessaires pour mettre en œuvre d'autres projets, de création de nouvelles AMP, de mise en œuvre d'autres politiques de gestion du littoral.

Chapitre I : Écosystèmes estuariens et littoraux

Les milieux estuariens et littoraux, définitions et fonctionnement Fernand VERGER	11
La dynamique sédimentaire aux abords des estuaires macrotidaux à mégatidaux Julia BASTIDE	13
Les franges littorales : une dynamique sédimentaire animée par un système de cellules actives Julia BASTIDE	17
Organisation de la végétation littorale des estrans vaseux Chantal BONNOT-COURTOIS & Jacques-Édouard LEVASSEUR	23
Le substrat, base des peuplements Sophie Le DREAN QUENEC'H DU & Patrick TRIPLET	61
Prélever et analyser le sédiment Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET	67

Les milieux estuariens et littoraux, définitions et fonctionnement

Fernand VERGER

Les estuaires, embouchures des fleuves soumis à la marée, connaissent une pénétration étagée des influences marines dans le cours fluvial. À l'aval, la pénétration périodique des eaux marines dans l'embouchure apparaît comme le caractère dominant. Cette pénétration dépend de l'amplitude de la marée et du débit fluvial. Les deux varient dans de grandes proportions. En amont, la pulsion tidale engendre une alternance des courants de flot et de jusant. Plus à l'amont encore, seule une variation de niveau des eaux du fleuve signale l'influence de la marée.

Les deltas, embouchures où le remblaiement alluvial a construit une forme aux dépens de la mer, offrent à côté de cours fluviaux acheminant des eaux douces et souvent surélevés par rapport à l'ensemble de la plaine deltaïque, une mosaïque d'étangs, de lagunes d'eaux salées ou saumâtres, d'anciens cours fluviaux abandonnés, d'anciens cordons littoraux sableux. L'ensemble fournit à l'avifaune une remarquable diversité de biotopes et de ressources alimentaires.

Les marais maritimes et les estrans qui les bordent présentent de grandes étendues alluviales souvent moins diversifiées que les embouchures. Celles-ci constituent des milieux d'une haute attractivité pour les oiseaux, qu'ils soient migrateurs ou sédentaires. À l'extrémité d'une vallée fluviale et sur un tracé littoral, estuaires et deltas apparaissent comme des points de convergence disposant à la fois d'aires de gagnage, de reproduction et de repos. Leur conservation est donc primordiale pour la sauvegarde de la biodiversité.

La dynamique sédimentaire aux abords des estuaires macrotidaux à mégatidaux

JULIA BASTIDE

Étymologiquement, le mot « estuaire » vient de la racine latine « *aestus* » qui signifie marée. Entre continent et océan, en zone d'interaction entre l'eau douce et l'eau salée, les estuaires sont des lieux d'interface par excellence où de nombreux gradients spatiaux et temporels se manifestent, et souvent de façon très marquée (Dalrymple & Choi, 2007 ; Wolanski, 2007). Les milieux estuariens sont donc complexes par essence en raison d'un grand nombre de facteurs, terrestres et marins, qui interviennent dans leur fonctionnement, donnant lieu à de nombreuses interactions spécifiques à cette situation d'interface. Comme l'ensemble des littoraux, la formation, la dynamique et l'évolution des estuaires sont conditionnées par une diversité de paramètres environnementaux, mais les conditions hydrodynamiques et la dynamique sédimentaire estuarienne prennent un caractère particulièrement complexe du fait de ces interactions spécifiques. À part le mélange entre eau douce et eau salée, qui peut donner lieu à tout un gradient de circulation, allant d'une circulation de densité à une circulation tout à fait homogène, les estuaires se caractérisent aussi souvent par une influence hydrodynamique mixte – houle et marée, et dans des cas exceptionnels, la dynamique fluviale peut l'emporter sur ces deux agents dynamiques. Cette mixité des influences peut aussi se traduire par une diversité granulométrique et sédimentologique tout à fait remarquable, entraînant donc une grande variabilité des faciès estuariens (Dalrymple & Choi, 2007).

Les estuaires sont très répandus le long des côtes du monde. Comme il s'agit d'embouchures fluviales ennoyées par la mer, leur morphologie peut varier considérablement dans le temps en fonction notamment de leur comblement. Globalement, les estuaires sont des dépôcentres nets de sédiments et leur durée de vie est généralement courte à l'échelle géologique, du fait de ce rôle de piégeage sédimentaire qui peut conduire à terme à des entités deltaïques qui exportent des sédiments vers la mer et les littoraux adjacents (Dalrymple *et al.*, 1992). Tous les estuaires actuels ont été formés à la suite de la transgression marine post-glaciaire.

Les sédiments qui contribuent au comblement des estuaires proviennent de sources marine et fluviale. Le comblement peut se caractériser par une variabilité interne importante du fait du remaniement des dépôts à l'intérieur du système. Les sédiments sont composés de graviers, de sables et de particules fines. Les sables, beaucoup plus fréquents que les galets, se déplacent préférentiellement par charriage sur le fond tandis que les sédiments les plus fins se retrouvent dans la totalité de la colonne d'eau, transportés en suspension, une caractéristique importante qui leur permet de se déposer sur les niveaux les plus hauts d'un estuaire, niveaux souvent se trouvant à l'abri des houles et des courants forts générés par la marée ou par le vent. Dans ces zones, les surfaces envasées offrent un substrat meuble, riche en matière organique, qui permet l'installation d'une faune très adaptée au substrat physiquement contraignant. Ces organismes peuvent atteindre de très fortes densités et fournir ainsi des ressources alimentaires importantes et essentielles pour l'ensemble du réseau trophique. Une fois que ces dépôts atteignent une élévation suffisante, qui détermine les durées d'inondation, des végétaux supérieurs, possédant une forte tolérance au sel, peuvent s'installer. Cette colonisation primaire, qui représente le stade initial de l'édification d'un marais salé, fait place ensuite à l'apparition progressive d'un cortège végétal plurispécifique (Marion, 2007). Il est important de noter que la végétation halophile peut aussi se développer de manière très dense sur un substrat sableux, un critère important étant la faible durée d'inondation par la marée. Ces prés-salés, une fois développés, peuvent aussi contribuer très activement à la sédimentation en freinant notamment les courants (Leonard & Croft, 2006). La dynamique sableuse à plus grande échelle a également une influence importante sur la dynamique des sédiments fins en créant des zones d'abris propices à leur dépôt. La compréhension du fonctionnement de ces aires de sédimentation fine, mais aussi sableuse, est donc de première importance pour l'accrétion d'un estuaire et sur les plans écologique et socio-économique.

Les estuaires ont été historiquement des zones privilégiées par l'homme en raison des nombreux avantages qu'ils offrent. Ils sont des lieux de concentration de population importante où les activités humaines sont très diversifiées (navigation, tourisme, chasse, écotourisme, pêche à pied...). Cette pression anthropique forte et grandissante exacerbe les problèmes liés à la dégradation de l'environnement côtier en général. Les problématiques rencontrées en termes de gestion du territoire et des ressources naturelles sont extrêmement diverses. L'aménagement de ces espaces, sujets à de nombreux conflits d'usage, se révèle particulièrement délicat : il doit notamment composer avec leur dynamique sédimentaire (problèmes d'érosion et de

comblement) tout en tenant compte des enjeux économiques (poldérisation, dragages et chenalisation), et, de plus en plus, écologiques. Du fait de leur capacité d'accueil sédimentaire, les estuaires se comportent notamment comme de véritables pièges à polluants (rejets industriels et agricoles du bassin versant, pollution d'origine marine...). Cette situation peut devenir très préoccupante pour la pérennité de leurs fonctions écologiques (hivernage des oiseaux migrateurs, nourriceries de poissons...).

Les franges littorales : une dynamique sédimentaire animée par un système de cellules actives

JULIA BASTIDE

Une cellule sédimentaire contient toutes les sources, les voies de transport, les zones de stockage et les puits de sédiments habituellement trouvés sur une plage (May & Tanner, 1973 ; Bray *et al.*, 1995). Elle est définie par des limites durables nettes identifiées à partir de critères morphologiques et/ou sédimentologiques. Le concept est devenu utile pour circonscrire les transits longitudinaux côtiers de sédiments qui sont si souvent à l'origine de problèmes nécessitant des aménagements plus ou moins lourds. La dynamique à moyen terme (10-100 ans) d'une cellule dépend théoriquement de gradients énergétiques des vagues.

De ce fait, le découpage en cellules peut se faire sur les côtes à marnage faible à modéré (<3 m) en utilisant des critères morphologiques et sédimentologiques qui traduisent des limites de circulation des sédiments liée aux vagues.

L'adjonction d'une marée importante (>3 m) induit souvent un estran large affecté simultanément par les vagues et les courants de marée. Ceux-ci tendent à estomper les limites de cellules, notamment lorsqu'il s'agit d'un estran sableux (Anthony *et al.*, 2002). Cette différence doit être prise en compte dans tout découpage en cellules sédimentaires. Il est bien illustré par les côtes macrotidales à mégatidales (marnage > 5 m) du nord de la France. L'analyse des photographies aériennes et le suivi de la dynamique sédimentaire des franges des estuaires macrotidaux montrent que ces entités lui sont reliées *via* deux systèmes cellules sédimentaires complexes et distinctes.

L'exemple de l'estuaire de la Somme

L'estuaire de la Somme, est, par excellence, l'exemple d'un estuaire à forte diversité morphologique, aménagé depuis fort longtemps (*figure 1*). Il est soumis à l'ensemble des pressions décrites ci-dessus et est porteur de préoccupations sur son devenir. Il fait partie des espaces littoraux soumis à de très forts marnages (supérieurs à 6 m) ce qui lui confère sa première spé-

cificité en raison de la faible occurrence de ce type de milieu, qualifié de mégatidal par Levoy *et al.* (2000) (*figure 2*).

Cependant à cette influence tidale extrême s'ajoute une action tout aussi intense de la houle et des vents forts en raison de la fréquence des vagues de tempêtes. Anthony et Orford (2002) ont proposé une synthèse des caractéristiques de ces littoraux qui se placent dans des contextes méso à mégatidaux et présentant des hauteurs significatives de la houle entre 0 et 2 m (*figure 3*).

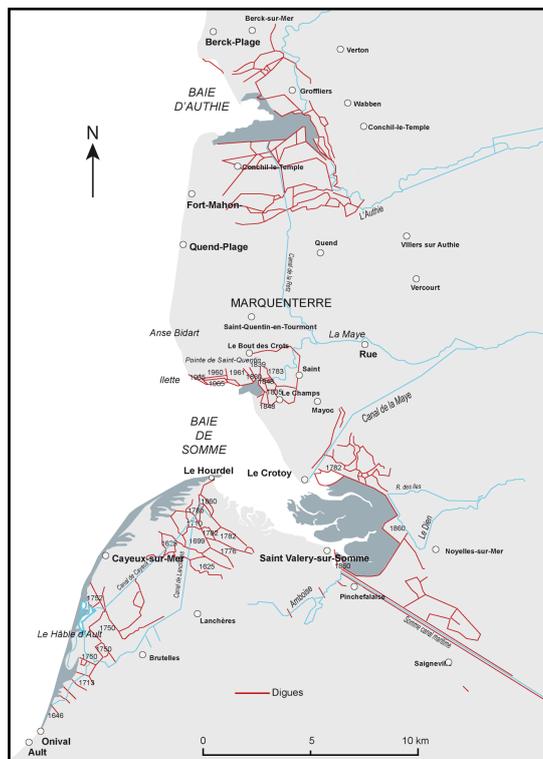


Figure 1 : l'estuaire de la Somme, Picardie, France, plus communément appelé « baie de Somme » (Bastide, 2011)

Cette intensité et cette mixité des agents dynamiques en action confèrent à la Somme des particularités tout à fait intéressantes d'un point de vue morphologique mais également une capacité d'évolution rapide. En effet, ce contexte énergétique mixte favorise l'apport massif de sédiments dans ce système estuarien. Ces caractéristiques hydrodynamiques – contexte mégatidal et influence des vents et des houles de tempête – font de l'estuaire de la Somme un estuaire exceptionnel, car elles se traduisent en termes d'une dynamique sédimentaire particulière très largement dominée par des apports de sédiments marins. En effet, le marnage important, allié à une morphologie héritée de vallée fluviale incisée large, ce qui est souvent le cas des estuaires qui se développent dans des faciès sédimentaires tendres (Dalrymple & Choi, 2007), pour finalement devenir un fleuve dont la taille du bassin versant est modeste (5 560 km²), entraînant un déséquilibre important entre l'influence marine et l'influence fluviale, au profit de la première. Vue sous cet angle, cette particularité donne des prémisses prometteuses pour une étude scientifique.

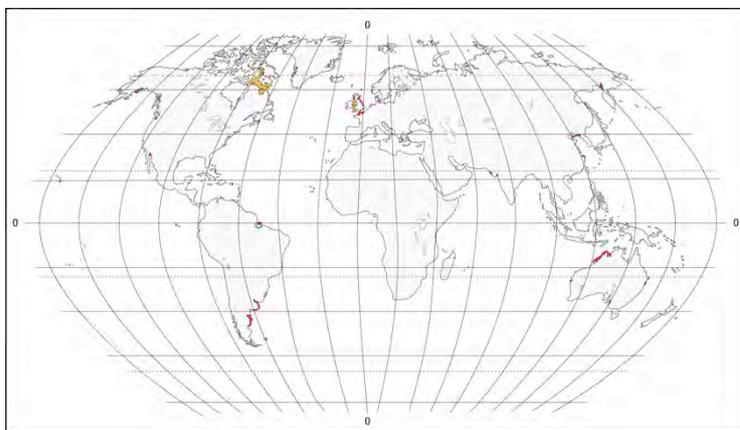


Figure 2 : répartition mondiale des littoraux mégatidaux (en rouge) (d'après Levoy *et al.*, 2000)

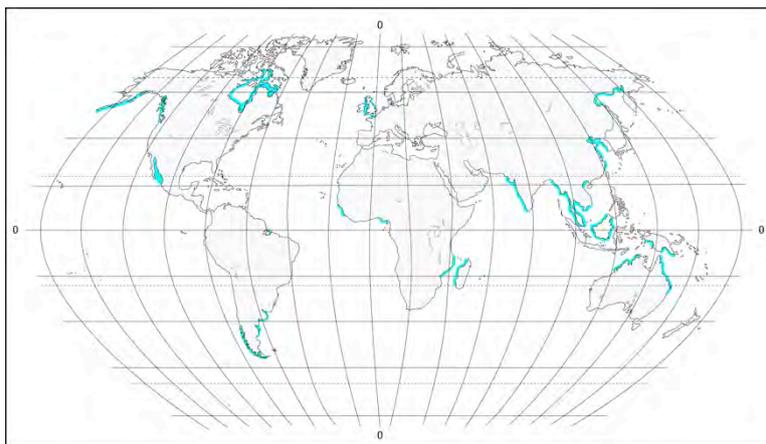


Figure 3 : répartition mondiale des côtes mixtes co-dominées par la houle et la marée (en bleu) (d'après Anthony & Orford, 2002)

La variabilité des forçages affectant l'estuaire de la Somme conduit à un assemblage de faciès sédimentaires et à une morphologie bien spécifique. Cette variabilité se décline de plusieurs façons. Elle passe par des stocks sédimentaires à très large dominance marine, par une gamme granulométrique allant d'argiles fines à des graviers, et des sédiments biogènes et inorganiques, par l'intervention de paramètres physiques et biologiques, avec une accrétion rapide favorisée par une végétation halophile très répandue, par une dynamique triptyque déséquilibrée axée sur l'action conjointe de la marée, du vent et de la houle, avec une influence fluviale qui reste donc tout à fait mineure, et, enfin, par la rencontre d'intérêts anthropiques marqués, pas toujours dans la meilleure des harmonies. La diversité des dépôts et des formes est la résultante des gradients très marqués qui reflètent les forçages. Cette diversité conduit à une complexité unique.

Beaucoup d'études ont été conduites sur l'estuaire de la Somme à proprement parler, notamment à l'occasion de nombreux projets visant à caractériser l'hydrodynamisme. Il s'agit d'études menées par des laboratoires et des consultants en ingénierie et hydraulique, disponibles en

rapports divers. Ces études ont conduit à des modélisations de l'hydrodynamisme et de la sédimentation, menées dans le but de caractériser le comblement très rapide de l'estuaire qui pose divers problèmes en matière d'aménagement : modification des substrats, de la répartition des faciès et de l'écologie estuarienne, dynamique éolienne active, submersion accentuée à certains endroits.

Tout comme les autres estuaires dits « picards », c'est-à-dire l'Authie et la Canche pour les deux autres plus importants, la Somme, le plus grand de ces estuaires, présente le paradoxe de subir une accrétion massive, alors que plus de 60 % des côtes dunaires de la Somme jusqu'en Belgique sont soit stables, soit en situation de recul (Anthony & Héquette, 2005), situation inquiétante pour les collectivités, et qui risque de s'aggraver avec la hausse du niveau marin et l'accroissement du nombre et de l'intensité des tempêtes. Les côtes régionales sableuses (ce qui exclut les côtes à falaises de nature érosive), tout comme des secteurs des rives nord et sud de l'estuaire, sont aujourd'hui dans une situation paradoxale de quasi-stabilité, voire d'érosion, malgré l'importance des stocks sédimentaires au large (Anthony, 2000). En se fixant comme objectif de comprendre les modalités de cette accrétion estuarienne, le projet permettra de mieux connaître la dynamique sédimentaire côtière. En tant qu'estuaire, la Somme constitue un piège redoutable de sédiments, un attracteur sédimentaire dont les processus se font aux franges de l'embouchure. De façon générale, ces processus de transit vers les embouchures estuariennes, mais aussi l'inverse (ceux du transit sédimentaire des embouchures deltaïques vers les côtes adjacentes) restent encore assez mal connus (Anthony, 2009). Les données issues de la connaissance du comblement et du fonctionnement de cet estuaire peuvent apporter des éléments de compréhension de l'histoire environnementale des côtes picardes et de leur comportement morphosédimentaire actuel et futur.

Organisation de la végétation littorale des estrans vaseux

**Chantal BONNOT-COURTOIS
&
Jacques-Édouard LEVASSEUR**

Introduction

Le littoral, lieu d'intersection entre le domaine marin et le domaine terrestre, est, par essence, un milieu très complexe car il n'est pas homogène dans ses qualités, ni dans l'espace, ni dans le temps. Il s'agit, d'un point de vue environnemental et écologique, d'un écotone, terme introduit par Clements (1916). Plus récemment, Holland & Risser (1991) définissent un écotone comme : « une zone de transition entre deux systèmes écologiques adjacents qui possèdent un ensemble de caractéristiques uniquement définies à partir d'échelles spatiale et temporelle explicites et par la force des interactions entre ces deux systèmes ». Ce concept a l'avantage de pouvoir être utilisé aussi bien à moyenne qu'à grande échelle. En tant qu'espace de transition, l'écotone littoral est directement sous l'influence des variations environnementales liées aux mouvements des marées.

L'écotone analysé ici est l'espace compris entre les niveaux des plus hautes et des plus basses mers, il s'agit du littoral maritime ou estran ou zone intertidale. Cet espace est soumis à différents gradients physiques. Vers le bas, il est presque marin car inondé bi-quotidiennement par toutes les marées, quel qu'en soit le coefficient, alors que les niveaux supérieurs ne sont submergés que quelques heures par an.

L'environnement littoral se caractérise donc par un ensemble de gradients mésologiques, dont le principal est un gradient de submersion (et son corollaire d'émersion) qui va directement affecter la vie des organismes capables de supporter ces conditions variables. De très grandes différences dans les qualités et modes de vie de ces organismes vont s'observer puisque, côté mer, des organismes marins vont tenter de s'immiscer, en dépit des émersion temporaires, dans cet espace de transition et, de l'autre côté, des

organismes terrestres vont tenter de s'accommoder d'inondations périodiques et, qui plus est, par de l'eau salée. Cependant, le niveau le plus critique se situe dans le tiers supérieur de l'estran, notamment dans les mers à régime macro- ou mésotidal. Le cas de la Méditerranée doit être considéré séparément car la dynamique littorale dans cette mer à très faible marée dépend pour l'essentiel de facteurs autres que marégraphiques.

Dans des environnements où les contraintes physiques du milieu induisent une répartition ordonnée des organismes, une zonation fondamentale peut être définie pour chaque type géomorphologique de côtes. Cependant, l'étagement de la végétation peut s'écarter localement de la zonation fondamentale selon les conditions géomorphologiques et/ou hydrodynamiques du site. Des élisions ou des inversions de ceintures biologiques peuvent se rencontrer. Elles reflètent à la fois les modifications morphologiques et/ou sédimentologiques de la côte, mais aussi le rythme des perturbations qui peuvent affecter un lieu donné. Toute zonation, prise comme un tout, est une structure qui a une histoire ; elle s'est créée, défaire, reconstruite, essayant d'une manière permanente de suivre ou tout au moins de réagir aux conditions changeantes de l'habitat. Une zonation est donc le résultat de ce que l'on nomme une *succession végétale*, c'est-à-dire l'ensemble des stades qui ont conduit à l'état actuel. Les successions ne peuvent être menées à terme que lorsque les changements d'ordre physique (contexte morphosédimentaire, régimes d'inondation), ne sont ni trop fréquents, ni trop intenses pour prévenir l'installation des plantes. Une instabilité chronique mais prévisible, telle que le rythme des marées, autorise la relative permanence d'une organisation spatiale zonée des communautés végétales, elle-même prévisible. En revanche, des événements aléatoires, imprévisibles mais parfois intenses (effondrements, ruptures de cordons littoraux, marée noire...) peuvent entraîner un retard considérable dans la cicatrization du couvert végétal, ou même hypothéquer la réinstallation de la végétation ou, tout au moins, différer sa restauration.

Organisation générale de la végétation littorale

Schémas d'étagements fondamentaux

Ce sont les côtes rocheuses à forte amplitude de marées qui ont, les premières, attiré l'attention des algologues, qui ont proposé de nombreuses subdivisions de l'étage littoral (Sernander, 1917) à partir de la répartition horizontale des algues et lichens dominants. Les limites inférieures de l'estran sont facilement reconnaissables en raison du caractère marin presque évident de cette zone qui n'est soumise qu'à de très faibles durées

d'émersion. En revanche, la limite supérieure de l'influence marine est une zone dont les contours sont plus diffus, en raison des nombreuses situations morphologiques et océanographiques qui magnifient localement l'impact de la marée, par des phénomènes de surcotes (et/ou décotes) par rapport aux prédictions de hauteurs d'eau théoriques.

Vaillant (1891) propose de distinguer une *zone subterrestre*, située au-dessus du niveau moyen des pleines mers de vives-eaux ; une *zone littorale*, comprise entre ce niveau et celui des basses mers de vives-eaux et enfin une *zone sublittorale*, qui s'étend en dessous jusqu'à celui des plus basses mers d'équinoxe. Pruvot (1894) introduit ensuite la notion d'*horizon* à l'intérieur de ces zones et de *faciès* (rocheux, sableux, vaseux) au sein d'un horizon. Il affine la description et la signification écologique des communautés en introduisant des facteurs substratiques ou d'exposition comme éléments d'explication de la répartition observée des espèces, alors que ses prédécesseurs expliquaient ces répartitions presque exclusivement à partir de critères bathymétriques ou cotidaux.

Decrock (1914) propose de remplacer le terme de zone par celui d'*étage*, concept ensuite repris par Peres (1961). De Beauchamp (1914) introduit la notion de modes (battu, semi-battu, abrité, etc.) dans son étude bionomique des grèves de Roscoff. Feldmann (1937), analysant la végétation marine méditerranéenne, reprend une partie du système de Pruvot (1894), et propose de distinguer, dans la partie supérieure du « système littoral », deux étages :

- *un étage supralittoral*. Il comprend la partie du rivage habituellement exondée, mais plus ou moins mouillée par les vagues et les embruns lors des tempêtes. La flore résidente, halotolérante, ne supporte pas une immersion prolongée. La limite supérieure de cet étage est très variable et correspond, sur substrat rocheux, à la limite supérieure atteinte par un lichen du genre *Verrucaria*. En règle générale, selon Feldmann (1937), la *limite supérieure* de cet étage peut être fixée à la limite inférieure des phanérogames halophiles. Sa *limite inférieure*, très nette dans les stations abritées des mers à très faibles marées, *coïncide presque avec le niveau moyen de la mer*.

- *un étage littoral*. La reconnaissance de ses limites est parfois délicate, en particulier sur les rivages des mers sans marée. Pour les côtes de la Manche, la limite inférieure de l'étage littoral est celle qui sépare la végétation algale à *Fucus serratus* des peuplements à grandes Laminaires, qui caractérisent le sommet de l'étage sublittoral ou bien par la limite inférieure des herbiers à *Zostera marina*. Par ailleurs, Sernander (1917) a caractérisé l'étage littoral comme situé en dessous du niveau moyen des hautes mers et laissé réguliè-

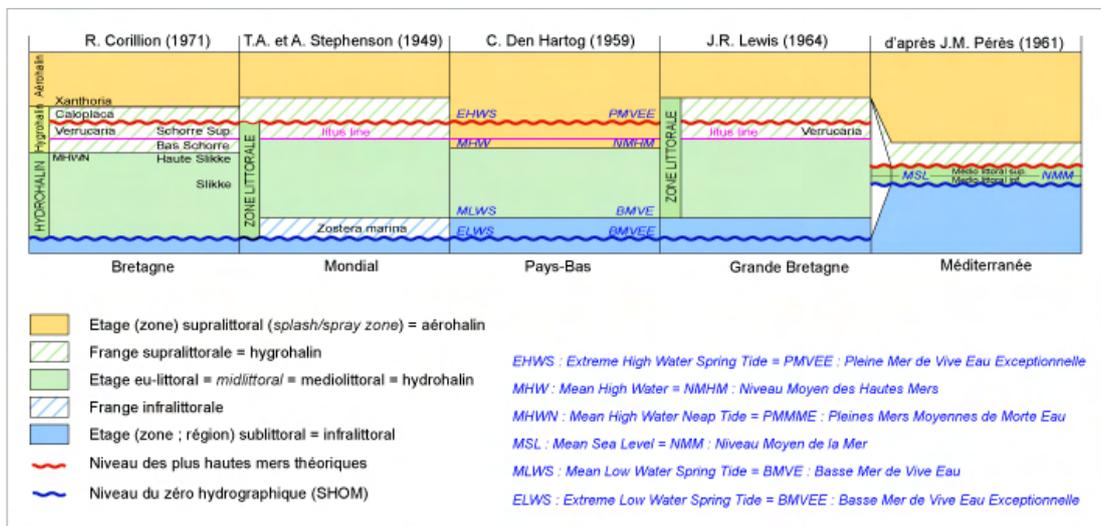
rement découvert pendant les basses mers ou, dans les mers sans marée, par le ressac dû aux vagues, aux tempêtes et aux courants.

Stephenson & Stephenson (1949) proposent un schéma universel de zonation des organismes littoraux sur substrats durs et reconnaissent une zone littorale au sens large, limitée par les niveaux extrêmes haut et bas atteints par les marées d'équinoxe (*figure 4*). À l'intérieur de cette zone, ils distinguent une « *midlittoral zone* » limitée, vers le haut, par un horizon à Balanes (Crustacés cirripèdes) et, vers le bas, par la limite supérieure d'extension des Laminaires. Par ailleurs, ils proposent de considérer l'espace compris entre cette limite et celle des plus basses mers, immédiatement au contact de l'étage infralittoral, toujours submergé, comme une frange infralittorale (*infralittoral fringe*). Vers le haut, au-dessus de la limite supérieure des Balanes, et jusqu'à la limite supérieure d'extension des lichens encroûtants noirs (*Verrucaria maura*) se développe une frange supralittorale (*supralittoral fringe*) qui recoupe le niveau des plus hautes mers. Du côté terrestre, la limite de distribution de ces organismes assure le passage à la zone supralittorale *sensu stricto*.

Par ailleurs, un concept intéressant est celui de *ligne physiologique des hautes mers*, introduit par Kylin (1918) et repris sous le nom de *litus line* par Sjöstedt (1928). Selon cet auteur, le terme de *litus line* désigne la ligne écologique, frontière entre la mer et la terre, contrôlée par la co-action de plusieurs facteurs comme les mouvements de la marée, l'action des vagues et l'insolation. Plus récemment, Russel (1973) a montré que, sur les côtes rocheuses anglaises, il existe une réelle discontinuité dans la végétation à ce niveau et, qu'ainsi, cette *litus line* a une réalité objective. Sur substrat rocheux, cette ligne coïnciderait avec la limite inférieure du groupement lichénique à *Verrucaria maura*.

Reprenant dans ses grandes lignes le schéma des Stephenson, Lewis (1964) définit un étage littoral au sens large qui commence plus haut (au niveau des dernières Laminaires) et s'étend jusqu'à la limite supérieure de distribution des derniers *Verrucaria* et des dernières *Littorina* (bigorneaux). Cette *littoral zone* jouxte vers le bas une *sublittoral zone* et vers le haut elle inclut une *littoral fringe* dont la limite inférieure se tient au niveau de la *litus line*, elle-même située un peu au-dessous du *niveau des hautes mers moyennes (MHW)*. Cette frange supralittorale est ainsi comprise entre le niveau à Balanes et le sommet du niveau à Littorines. Au-dessus, s'étend la *supralittoral zone*. Le grand apport de Lewis a été de mettre en évidence, d'une manière exemplaire, la liaison étroite qui existait entre les consé-

quences de l'effet du mode (c'est-à-dire du degré d'exposition ou de protection de la côte vis-à-vis des agents hydrodynamiques) et l'extension verticale des ceintures de végétation. En mode calme, la zonation est soulignée par des ceintures étroites, clairement reconnaissables, et ce, d'autant plus que la pente est forte. En mode battu, on observe, d'une part, une dilatation des ceintures de végétation selon la topographie, la nature et la structure du substrat, et, d'autre part, une remontée des limites qui s'étendent très au-dessus du niveau théorique des hautes mers.



ligne des hautes mers moyennes de vives eaux (*Mean High Water Spring Tides = MHWS*). Sur la plupart des côtes rocheuses, la zonation des lichens est évidente et se matérialise sous l'aspect de bandes horizontales colorées, mais le nombre et la nature de ces bandes peuvent changer d'un site à l'autre, en particulier en fonction de la nature pétrographique de la roche et de sa structure.

Aux Pays-Bas, Nienhuis (1975) distingue trois zones majeures. La zone sublittorale s'étend un peu au-dessus de l'horizon à Laminaires jusqu'au niveau moyen des basses mers de vives-eaux. La zone eu-littorale s'étend vers le haut jusqu'à la *litus line*, un peu au-dessus des hautes mers moyennes. Ce littoral au sens strict comprend trois ceintures bionomiques à algues brunes, de bas en haut : ceinture inférieure à *Fucus serratus*, ceinture moyenne à *Fucus vesiculosus*, de part et d'autre du niveau moyen de la mer, et, enfin, ceinture supérieure à *Fucus spiralis* (= *Fucus platycarpus*). À partir de là, on pénètre dans la zone supralittorale qui commence donc plus bas que dans les schémas précédents (*figure 4*). Des algues vertes filamenteuses occupent la base de cet étage en même temps que des lichens encroûtants.

L'intérêt de cette typologie réside dans le positionnement vertical de ces limites, ce qui donne la possibilité de l'utiliser pour la végétation phanérogame des estrans vaseux aussi bien que sur substrats rocheux. Écologiquement, cette classification est intéressante car elle définit des habitats de trois types. Dans les mers à marées, un environnement aquatique marin est défini comme un habitat soumis à un régime de submersion supérieur à 30 % (fréquence cumulée annuelle). Cet espace tient approximativement sous le niveau des hautes mers moyennes (*Mean High Water = MHW*) et correspond à la slikke. Au-dessus, débute un environnement semi-terrestre où la fréquence de submersion est comprise entre 30 % et 5 %, aux environs de la ligne des hautes mers moyennes de vives-eaux (*Mean High Water Spring Tides = MHWS*). Il s'agit du bas et moyen schorre. Enfin, un environnement terrestre, soumis à une fréquence de submersion cumulée annuelle inférieure à 5 % (*Extreme High Water Spring Tides = EHWS*), se situe au-dessus de la limite précédente (*figure 4*) et correspond au haut schorre qui jouxte le trait de côte.

Dans sa synthèse sur la végétation des prés salés des côtes atlantiques européennes, Beeftink (1965), fait l'analogie entre l'étage eu-littoral défini par Den Hartog (1959) et l'étage dénommé hydrolittoral, suivant la proposition du suédois Gillner (1960) qui avait adapté sous ce terme certaines propositions de Du Rietz (1932). L'étage supralittoral pouvait être

dénoté étage géolittoral, dont la limite supérieure se tenait au voisinage des hautes mers moyennes, à la limite supérieure des Littorines.

Au total, dans la notice explicative des cartes de végétation de la France au 1 : 200 000°, Corillion (1971) fournit une typologie générale de l'étagement de la végétation littorale, où il distingue (figure 4) :

- un étage hydrohalin, correspondant à l'estran non végétalisé, la slikke (Massart, 1907), en dessous du niveau des pleines mers de mortes-eaux,
- un étage hygrohalin, compris entre la base des pleines mers de mortes-eaux et le sommet des pleines mers de vives-eaux, dans lequel s'inscrivent les schorres,
- un étage aérohalin, zone d'influence des embruns (*splash zone* à la base, *spray zone* des auteurs anglo-saxons au sommet), d'importance très variable avec l'état de la mer, l'exposition et la topographie locale.

En comparant cette typologie avec celle des auteurs néerlandais (Tableau I), on peut assimiler l'étage hydrohalin avec les étages médiolittoral, eulittoral et hydrolittoral ; l'étage hygrohalin avec la frange supralittorale ou l'étage géolittoral ou supralittoral *sensu lato* ; l'étage aérohalin avec, *pro parte*, la zone supralittorale *sensu stricto* ou adlittorale. Ceci semble complexe ou même formel, mais les auteurs ont travaillé à des époques différentes et surtout dans des lieux où l'amplitude des marées et la nature des substrats (rocheux, siliceux ou calcaires) étaient très différents. Malgré cela, ces typologies convergent et le concept de zonation fondamentale reste la clef majeure d'interprétation de la végétation littorale. En effet, il est applicable aux grands types de côtes dont les ceintures se calent sur des niveaux marégraphiques critiques, écologiquement parlant. Ces habitats élémentaires sont identifiés par la dominance physiologique et fonctionnelle d'un petit nombre d'espèces distinctes, animales et végétales.

Tableau I : équivalences typologiques des étages littoraux

<i>pleines mers de vives-eaux exceptionnelles</i>	aérohalin	adlittoral – supralittoral <i>sensu stricto</i>	spray zone
			splash zone
<i>niveau moyen des pleines mers</i>	hygrohalin	supralittoral <i>sensu lato</i> - Géolittoral	schorre
<i>basses mers moyennes de vives-eaux</i>	hydrohalin	eulittoral – médiolittoral - hydrolittoral	slikke
		infratidal - subtidal	frange infralittorale

Il faut noter que le terme supralittoral est source de confusion dans la mesure où, jusqu'à une époque récente, cette dénomination s'appliquait aux espaces situés immédiatement au-dessus des pleines mers de vives-eaux exceptionnelles. Du fait d'une meilleure connaissance du fonctionnement des écosystèmes côtiers, on considère maintenant que cet espace supralittoral peut être étendu, notamment dans le cas des prés-salés, jusqu'au niveau moyen des pleines mers de vives-eaux.

En appliquant aux côtes vaseuses la typologie établie pour les côtes rocheuses, les herbiers à *Zostera marina* se tiennent sur la slikke juste au-dessus du niveau moyen des basses mers d'équinoxe. Ceux à *Zostera noltii* se développent plutôt dans la moitié supérieure de l'étage eu-littoral, considéré écologiquement comme marin, alors que son sommet (la haute slikke de Jacquet, 1949) est colonisé par des Salicornes annuelles et/ou par une graminée vivace du genre *Spartina*.

Au-dessus du niveau moyen des hautes mers (*Mean High Water = MHW*) débute le schorre, espace supralittoral pour les botanistes non algologues. Le bas schorre correspond à un environnement semi-aquatique, dans la terminologie de Nienhuis (1975), dominé par deux espèces : *Atriplex portulacoides* (= *Obione p.* = *Halimione p.*) et la graminée stolonifère *Puccinellia maritima*. Le schorre supérieur qui fait la transition avec le domaine strictement terrestre (zone adlittorale) correspond enfin à un habitat semi-terrestre rarement inondé. Avec quelques adaptations, ce schéma peut être transposé en système microtidal, pour interpréter les étagements de la végétation dans des lagunes anciennes ou des marais endigués.

Comparaison entre les différents types morphologiques de côtes

En fonction de leur position sur l'estran, de la nature du substrat et de son exposition, diverses communautés animales ou végétales adaptées peuvent se développer, les populations qui les constituent s'ordonnant dans cet espace en fonction de leur degré de tolérance, soit à la dessiccation pour les organismes marins (algues, faune), soit à la submersion pour les plantes terrestres. Le fait fondamental est celui d'un étagement des peuplements biologiques qui se matérialise par l'existence de ceintures, d'horizons, en principe parallèles au rivage. Les communautés qui constituent ces ceintures se différencient par la prédominance d'une ou de plusieurs espèces dites caractéristiques et qui, fréquemment, impriment leur physionomie à la formation que celles-ci contribuent à définir (prairie haute, moyenne ou basse, fourré bas, végétation ouverte type pelouse à recouvrement très variable, etc.). Comme une seule et même espèce ne peut occuper l'ensemble de

l'estran, les communautés individuelles rencontrées à chaque niveau de l'estran végétalisé présentent des limites qui seront d'autant plus nettes que la pente du terrain sera plus forte (Chapman, 1974 ; Ranwell, 1972 ; Adam, 1990). Classiquement, la limite inférieure de développement d'une espèce est déterminée par les contraintes de l'environnement physique, alors que sa limite supérieure est généralement le résultat de phénomènes de compétition interspécifique, qui restreint *de facto* son aire potentielle.

Sur les côtes rocheuses, par exemple, on distinguera de bas en haut du littoral, des ceintures d'algues, puis des ceintures de lichens vers la limite supérieure de hautes mers, alors que, le long des côtes vaseuses, des plantes supérieures coloniseront la partie supérieure de la zone intertidale, pour former le schorre, dans lequel les espèces végétales se disposent également de manière étagée (Bonnot-Courtois & Levasseur, 2002).

Bien qu'il s'agisse d'un anglicisme, on parle plus généralement de zonation, réponse biologique en quelque sorte « adaptative » aux régimes d'inondation qui affectent différemment les niveaux topographiques de l'estran. Les communautés, révélatrices des habitats élémentaires sur lesquelles elles se développent spécifiquement, sont constituées d'organismes à tolérance ou sensibilité analogues. Dans tous les cas, la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces différentes en un lieu, décroît rapidement lorsque le milieu devient de plus en plus hostile ou impraticable du fait des adaptations physiologiques nécessaires à leur survie aux plus bas niveaux.

D'un point de vue biologique, le passage de la végétation terrestre à celle du domaine intertidal s'effectue selon différentes modalités en relation avec le type de côtes (*figure 5*) :

- *les côtes à falaises*. Côtes rocheuses et substrats durs. Faute de pouvoir s'enraciner, la végétation terrestre ne peut venir, en principe, au contact de ce qui tient lieu de végétation maritime de transition, représentée par des lichens encroûtants. La limite inférieure de la végétation phanérogamique est située au-dessus de la limite des plus hautes mers et se relève lorsque la côte est en mode exposé (Lewis, 1964) alors que la ceinture de lichens se rétrécit et s'abaisse dans les zones abritées.

- *les cordons littoraux*. Cordons de galets et massifs dunaires. La végétation halophile, apte à coloniser le replat sommital des cordons de galets, marque la limite de submersion par des vagues associées à des périodes de pleines mers de vives-eaux. Elle se situe donc un peu au-dessus du niveau des plus hautes mers en l'absence d'agitation. Aucun végétal (algues, lichens) ne peut s'installer sur un estran sableux. La limite supérieure du domaine sous in-

fluence maritime est à rechercher au niveau de la limite moyenne, mais mobile, de la végétation pionnière dunaire, et la végétation terrestre pérenne s'arrête strictement au-dessus de la limite des plus hautes mers.

- *les côtes basses en sédimentation*. Marais maritimes. À la différence des côtes rocheuses et sableuses, l'originalité des estrans vaseux réside dans le fait qu'une végétation de plantes supérieures pénètre dans le domaine maritime et ce sur une certaine distance dépendant de la configuration des lieux et du marnage. Seul le haut schorre est submergé par les plus hautes mers tandis que le bas schorre s'étend presque jusqu'au niveau des hautes mers moyennes ou à celui du niveau moyen de la mer en régime microtidal.

En conclusion, il faut retenir que l'étage supralittoral, dont il est sans doute plus aisé de distinguer la limite inférieure, si l'on s'accorde sur la nature des espèces indicatrices est, sur un substrat rocheux, l'étage des lichens, les plantes supérieures à caractère terrestre n'y pénétrant qu'à la faveur de dispositions géomorphologiques et édaphiques particulières et, de toute façon locales, alors que sur substrat vaseux, cet étage est le domaine du schorre.

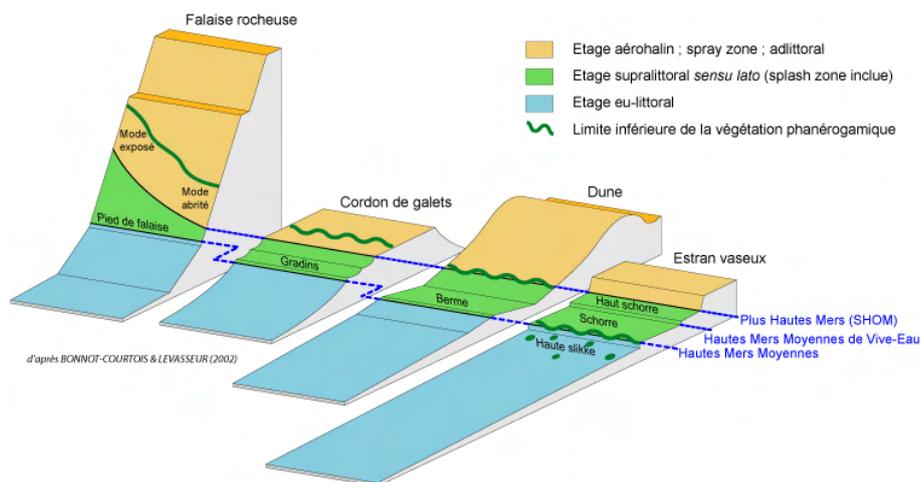


Figure 5 : répartition des étages littoraux selon les types morphologiques de côtes

Le système estuarien

Estuaires et marais maritimes sont fréquemment étudiés simultanément, car leurs caractéristiques sont proches, tant du point de vue sédimentologique que botanique. En effet, les estuaires sont presque toujours bordés par des marais maritimes nés du colmatage latéral. On y retrouve le développement de schorres semblables à ceux rencontrés en fond de baie, colonisés par une végétation adaptée au milieu salé, et de plus en plus terrestre à mesure que l'on s'éloigne du chenal. Cependant, les espèces d'eau saumâtre et d'eau douce peuvent s'y développer plus largement, et deviennent de plus en plus fréquentes vers l'amont, jusqu'à devenir dominantes.

Contexte physique

Les différents types d'embouchures correspondent à des stades plus ou moins avancés du remblaiement du cours inférieur des fleuves. Le stade initial de l'embouchure est une vallée submergée, du type ria ou fjord, ou un rentrant de la côte en eau profonde. Le fleuve commence l'édification d'une plaine alluviale et d'un delta sous-marin. Au fur et à mesure du colmatage de la plaine alluviale, des méandres se forment et des marais maritimes s'y développent latéralement sur de grandes étendues de sable ou de vase qui découvrent à marée basse. Si la dérive littorale transporte le sable à l'embouchure ou remodèle en cordon les apports du fleuve, l'estuaire se transforme en une lagune derrière le cordon et les eaux sortent par une ou plusieurs passes. Si le remblaiement se poursuit, la lagune tend également à se combler. S'il ne se forme pas de cordon, en revanche, les sédiments arrivant à la mer encombrant le lit qui se divisera en plusieurs bras, formant un delta qui prograde vers la mer.

Les rias et estuaires sont donc une zone de mélange entre les eaux douces s'écoulant vers l'aval et les eaux salées remontant vers l'amont. Pour Pritchard (1955), un estuaire est « un plan d'eau côtier, partiellement confiné, qui a une connexion libre avec la mer ouverte et dans laquelle l'eau de mer est diluée d'une façon mesurable par l'eau douce dérivée de ruissellements terrestres ». Pritchard (1955) a proposé une classification de la circulation estuarienne, où il distingue les estuaires à coins salés, avec ou sans marées, et les estuaires mélangés à homogènes. En réalité, cette classification est plus complexe car tous les stades intermédiaires se rencontrent suivant le rapport qui existe entre les apports d'eau douce et le prisme d'eau salée introduit par la marée.

Les sédiments estuariens proviennent de trois origines : les apports marins de la plate-forme continentale, les apports fluviaux en provenance du bassin-versant, et les berges mêmes de l'estuaire.

Les apports fluviaux et marins sont transportés et déposés différemment par les processus estuariens. Les apports marins sont plus sableux, souvent riches en débris calcaires biogènes, et cheminent essentiellement sur le fond du chenal vers l'amont, par roulage et saltation, n'atteignant les berges qu'à la faveur des remaniements liés aux fortes crues (construction de levées naturelles). Les apports de sédiments fluviaux, au contraire, ont presque partout connu des transformations importantes au cours du XX^e siècle (variation de la nature et du volume des apports sédimentaires, liée aux changements de l'usage du sol dans les bassins-versants, ou réduction des débits de crue en liaison avec la construction de barrages). La fraction fine vaseuse des sédiments estuariens a une origine ubiquiste (Pinot, 1998).

La sédimentation estuarienne se fait au niveau du bouchon vaseux dans le fond des chenaux, mais aussi sur les parties hautes des berges par décantation des particules fines. La décantation a lieu essentiellement durant les étales de pleine mer, vers l'amont en période d'étiage, vers l'aval lors des crues (Guilcher, 1954). Les relations entre la morphologie, la dynamique et les faciès sédimentaires d'un estuaire s'inscrivent dans un système très large, allant de la partie amont du cours d'eau jusqu'au bord de la plate-forme continentale (Allen & Klingebiel, 1974).

On évoque fréquemment les notions de marée de salinité et de marée dynamique, ces deux marées remontant parfois très loin dans les terres, mais leur limite amont ne coïncide généralement pas.

Le chenal est la forme essentielle de l'estuaire. Il prend la suite du lit mineur à l'amont, et part du calibre de ce lit. L'estuaire proprement dit commence là où l'influence de la marée devient assez grande pour que la section du chenal augmente (Pinot, 1998). La rencontre des systèmes fluvial et marin est dictée par le rapport de force entre le débit du fleuve et le volume oscillant qui y pénètre à chaque marée.

Les formes héritées de la sédimentation estuarienne sont de deux ordres :

- d'une part, à l'amont de l'estuaire, le chenal est bordé de levées constituées de sédiments assez grossiers apportés par les fleuves lors des fortes crues,

tandis que sur la plaine inondable se décantent les matériaux fins. Vers l'aval, l'importance relative du fleuve diminuant, les levées deviennent plus étendues sur les rives convexes du chenal. Près de l'embouchure, les zones marécageuses en cours de colmatage par des vases d'origine marine sont colonisées par la végétation halophile.

- d'autre part, les fleuves au régime contrasté présentent des îles submersibles lors des fortes crues. Ces îles sont constituées essentiellement de sable, d'origine fluviale à l'amont et marine à l'aval, avec une fraction vaseuse plus ou moins importante selon les lieux.

L'évolution des estuaires tend vers le colmatage progressif des zones exondables. À l'amont, l'estuaire prend peu à peu des caractères de vallée fluviale, le chenal se réduit, les levées latérales prennent de l'ampleur à chaque forte crue, les prairies inondables sont exhausées par alluvionnement. On passe donc du remblaiement latéral et marginal de l'estuaire à un remblaiement quasi généralisé de part et d'autre du chenal. À l'aval, la réduction du volume d'eau oscillant permet à des bancs sableux de s'aligner en travers de l'estuaire. Cet étranglement se produit lorsqu'il y a abondance de matériaux grossiers apportés soit par le fleuve, soit par la dérive littorale.

La morphologie complexe et variable des estuaires traduit la tendance inéluctable au remblaiement, modulée dans le temps par les variations du niveau marin, les fluctuations climatiques, les changements de débit et de régime du fleuve. La rencontre entre les deux milieux eaux douces/eaux salées est une zone turbide oscillant entre l'amont et l'aval en fonction du rapport entre le débit fluvial et le volume oscillant de la marée. La circulation résiduelle estuarienne se traduit par un double gradient granulométrique, avec passage des sédiments grossiers aux sédiments fins à la fois transversalement depuis le chenal jusqu'aux parties hautes des berges et longitudinalement d'aval en amont.

Contexte botanique

Den Hartog (1959) a plus spécifiquement étudié les estuaires des Pays-Bas, en particulier le devenir de la végétation algale de leurs berges lorsque ceux-là sont barrés, modifiant par là-même le régime des marées en deçà du barrage alors que le régime antérieur était le principe même de l'organisation altitudinale de la végétation des berges. Quoique cet auteur considère en première analyse que les limites entre les ceintures de végétation sont à déterminants surtout biologiques, il ne dénie pas qu'il existe une relation serrée entre la situation de ces ceintures et les mouvements de la marée. Cependant, les Balanes, Littorines et Laminaires, dans les parties

rendues saumâtres et même douces des estuaires, ne peuvent plus servir de marques de reconnaissance des différentes ceintures. Dans ces estuaires protégés, où le facteur d'exposition aux vagues est secondaire, Den Hartog (1959) considère que les niveaux hydrographiques dans l'estuaire correspondent approximativement, dans leurs effets, aux niveaux marégraphiques à l'extérieur des barrages, avec cependant un marnage plus réduit.

Comme pour les sédiments, un double gradient floristique, transversal et longitudinal, s'observe notamment dans les parties aval et médiane des estuaires (Beeftink, 1965 ; Wolff, 1973). Le premier gradient, transversal, est classiquement un gradient d'inondation des berges du fleuve ; le second, longitudinal, varie en fonction de la circulation des masses d'eaux douce et salée, de leur mélange et de leur stratification. Ce gradient longitudinal de salinité agit jusqu'à la limite de remontée de la marée de salinité. Plus en amont, où persiste la marée dynamique, seul le gradient transversal d'inondation influence la répartition des populations végétales.

D'une manière schématique, la *figure 6* résume les modalités de passage de la végétation halophile du secteur aval, marin, d'un estuaire à la végétation de caractère continental du fleuve ou de la rivière qui le précède en amont. Il existe d'un secteur intermédiaire, mixohalin ou saumâtre, qui assure la transition entre les deux précédents.

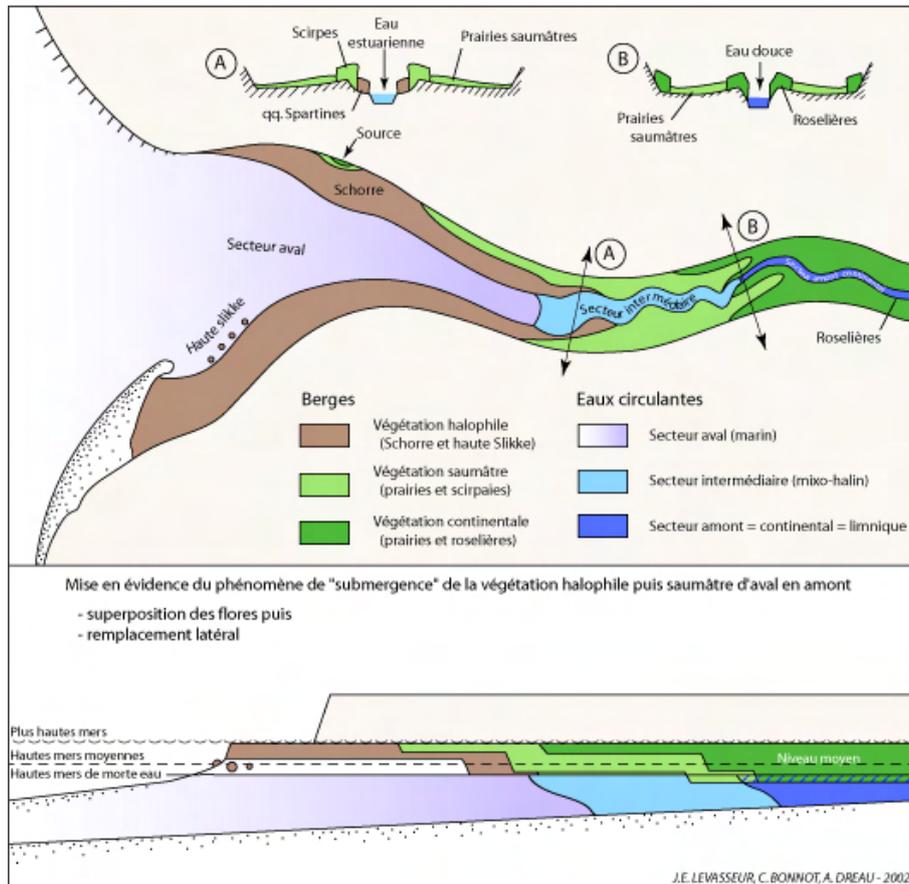


Figure 6 : modalités de passage entre végétations halophile et continentale en milieu estuarien

La principale caractéristique écologique de cette interface eaux douces–eaux salées découle du positionnement supralittoral des espaces situés un peu au-dessus des hautes mers moyennes, niveau analogue à celui des terrains relevant du lit majeur dans les hydrosystèmes continentaux. Les limites amont des secteurs marin et intermédiaire, reconnues à partir des gradients de salinité et de submersion, ne coïncident pas avec la répartition des différents groupes écologiques caractéristiques des berges. Le phénomène le plus important est la « submergence » de la végétation halophile et halo-tolérante vers l’amont, cette dernière précédant la végétation à caractère plus continental des berges. À l’inverse, la végétation continentale va avoir tendance à se développer à des niveaux de plus en plus élevés vers l’aval

(phénomène d'« émergence »), pour se cantonner finalement au voisinage des sources ou des zones de décharge des nappes d'eau douce, le long des rives où, pour les mêmes raisons, se cantonne la végétation « saumâtre » dans le secteur aval de l'estuaire (*figure 6*, coupes A et B).

En milieu estuarien, il n'existe pas de relais brutal intersecteur, mais plutôt une disposition emboîtée des différentes végétations, ouverte vers l'aval. Ainsi, dans le domaine supralittoral de l'estuaire, on observe non seulement un gradient floristique longitudinal, mais aussi, au niveau des zones de transition entre secteurs, un étagement hétérogène qui s'écarte de la zonation fondamentale propre à chaque secteur.

Par ailleurs, vers la mer, l'espace situé en dessous des pleines mers moyennes est de moins en moins colonisable par une végétation continue et il présente les caractéristiques d'un habitat de « haute-slikke ». À niveau équivalent vers l'amont, l'habitat analogue est le domaine d'une végétation de grandes herbes (roselières et scirpaies) dont l'apparition signale le passage effectif du secteur intermédiaire au secteur amont de l'estuaire.

Marais maritimes et lagunes côtières

Organisation générale des estrans vaseux

Les marais maritimes ou marais salés se développent dans les fonds de baie et les échancrures du rivage, abritées des houles, en arrière des flèches sableuses dans les lagunes côtières et dans les estuaires, par colmatage latéral. Deux zones sont classiquement distinguées dans les marais maritimes : la *slikke* (encore dénommée localement *tidal flats*, *wadden* (au sens strict), *tanguaie*, *vasière* selon les régions), et le *schorre* (*salt marshes*, *herbus*, *mollières*, ou *pré-salé*).

L'habitat « schorre » désigne à la fois une couverture végétale spécialisée (plantes halophiles) et le substrat sur lequel elle se développe. Ces deux entités indissociables forment un ensemble original qui occupe la frange supérieure de l'étage littoral. D'un point de vue écologique, il s'agit d'un espace amphibie, pouvant alternativement, partiellement ou totalement, selon les cycles de marée, être submergé ou émergé. L'étendue de cette interface entre domaine terrestre et domaine marin est directement fonction de la morphologie locale de l'estran et de l'amplitude du marnage.

Guilcher (1954) a clairement décrit les différents éléments constitutifs de ces marais et distingue de bas en haut les éléments suivants :

- le chenal de marée, toujours en eau,
- la slikke inondée deux fois par jour quel que soit le coefficient de marée,
- la haute-slikke, inondée régulièrement car elle correspond à l'étage des hautes mers les plus fréquentes, là où se fait la sédimentation maximale (Jacquet, 1949 ; Paskoff, 1993) et qui est le siège d'une amorce de colonisation végétale,
- la microfalaise ou talus du schorre ou talard, pas toujours présent, d'importance variable et siège d'une dynamique intense,
- le schorre enfin, surface régulièrement végétalisée, parcouru par un réseau complexe de chenaux, fréquemment creusé de cuvettes à fond plat dont la partie sommitale jouxte des éléments très variés, falaises rocheuses ou limoneuses, dunes, digues, perrés ou même landes.

Soulignant qu'il n'existe pas une définition simple des schorres, Verger (1968) propose une définition, intégrant les paramètres physiques et biologiques de ces espaces :

- pour la slikke, les critères de reconnaissance sont :
 - . hydrographiques, la slikke s'étend à l'intérieur de la zone intertidale, sans en atteindre la limite supérieure,
 - . sédimentologiques, les sédiments constitutifs sont fins, vase, tangué, sable vaseux, sans évolution pédologique.
- pour le schorre, les critères sont les suivants :
 - . hydrographiques, le schorre est obligatoirement dans la zone inondable par les eaux marines ou fluvio-marines, soit pendant les vives eaux, soit pendant les tempêtes,
 - . botaniques, il possède une couverture végétale halophile dense, en dehors des chenaux et des petites mares,
 - . pédologiques, son substrat, composé de matériel fin (tangué ou vase plus ou moins sableux) souvent lité, est plus cohésif que celui de la haute slikke.

La slikke

Cet espace intertidal inférieur se présente comme une vaseuse dépourvue de végétation (exception faite des herbiers de *Zostères* bien sûr), constituée de sédiments fins (vase, tangué, sable vaseux) fortement imprégnés d'eau. Sa pente est très faible. Cette zone est inondée à chaque marée haute, même lors des mortes-eaux, et connaît un colmatage progressif. Les taux de sédimentation sont variables dans le temps et dans l'espace (Paskoff,

1993), allant de quelques millimètres à quelques centimètres par an. La slikke est parcourue par un réseau de chenaux de tailles diverses, mobiles et peu encaissés, souvent anastomosés ou dendritiques plus ou moins denses, parfois accompagnés de petites levées latérales. Certains sont empruntés de préférence par le flot, d'autres par le jusant.

La limite slikke / schorre

Entre la slikke, inondée à chaque marée haute même de mortes-eaux, et le schorre, atteint par les pleines mers de vives-eaux moyennes à exceptionnelles, la limite est plus ou moins nette et peut être soulignée par une microfalaise de hauteur décimétrique à métrique. Lorsque cette rupture de pente n'existe pas, la limite slikke/schorre correspond à une progradation du schorre sur la haute slikke ou à l'absence d'un facteur d'érosion comme la divagation d'un chenal majeur d'estran. Cette haute slikke, de pente toujours faible mais variable, s'étend jusqu'au niveau des pleines mers les plus fréquentes (hautes mers moyennes, MHW *Mean High Water* des Anglo-Saxons). Les sédiments s'accumulent ainsi préférentiellement sur la bordure externe du schorre, la plus fréquemment couverte par les hautes mers moyennes. Celle-ci va s'exhausser à un rythme plus élevé que celui affectant les zones plus internes du schorre et forme une sorte de bourrelet en front d'herbu. Le même phénomène est également à l'origine de la formation des levées de rive, de part et d'autre des chenaux d'estran.

Vers le moyen estran, la zone jouxtant immédiatement le front de schorre, et qui n'est pas systématiquement inondée deux fois par jour, est appelée haute-slikke. Si les conditions le permettent, une végétation non continue, saisonnière ou non, encore appelée végétation pionnière ou colonisatrice va tenter d'occuper cet espace libre au départ de toute concurrence biologique, donc de compétition interspécifique pour l'espace.

Le schorre

Le schorre, qui occupe la partie supérieure du domaine intertidal, s'étend de la haute slikke jusqu'au sommet de la zone inondable par les marées de vives-eaux. D'un point de vue hydrographique, le schorre s'inscrit toujours dans la zone inondée par les eaux marines ou fluvio-marines, comme dans le cas des estuaires (Verger, 1968).

Les schorres sont caractérisés par la présence d'une végétation halophile continue, basse mais dense, qui s'étend, en dehors des chenaux et des petites mares, sur de vastes surfaces planes ou subhorizontales dans les fonds de baie et les lagunes côtières ainsi que sur les berges des estuaires

(Claustres & Lemoine, 1980). La pente du schorre est très faible (de l'ordre de 1 ‰), soit conforme inclinée vers la mer, soit en pente contraire, en raison de l'accrétion plus importante sur sa bordure externe. Les chenaux de marée, qui entaillent profondément le schorre, dessinent des méandres et présentent des levées de rives hautes de quelques décimètres. Dans la partie supérieure du schorre, la densité des chenaux diminue car ils sont colmatés à mesure que la sédimentation progresse. Le réseau de chenaux laisse peu à peu sa place à de petites dépressions isolées ou en groupes, de taille métrique et de profondeur décimétrique, aux parois verticales, de forme plus ou moins régulière. L'eau salée s'y concentre ce qui inhibe la colonisation par la végétation et aboutit à la formation de petits déserts salés.

Lors des grandes marées, les eaux de submersion qui atteignent les parties hautes du schorre sont moins turbides, ayant déposé leur charge de matières en suspension (MES) plus en avant (Bonnot-Courtois & Levasseur, 2000). Cette faible pente du schorre va magnifier le rôle de la microtopographie. En effet, les halophytes du schorre ont chacune une tolérance particulière vis-à-vis du régime d'inondation et les plantes du schorre *sensu stricto* sont sensibles à de plus faibles variations des conditions de submersion que celles de la haute-slikke. De ce fait, la végétation se présente localement sous un aspect plus mosaïqué que zoné en ceintures bien délimitées. En milieu estuarien, les schorres présentent dans leur partie médiane des étagements d'autant plus lisibles qu'ils sont étroits car les pentes sont plus fortes, donc plus contraignantes en terme de submersion, les facteurs physiques induisent une efficace discrimination entre espèces.

Slikke et schorre sont « génétiquement liés » et correspondent à deux processus successifs de mise en place :

- un processus d'accrétion sédimentaire qui présente la plus forte intensité en avant du schorre sur la haute slikke (Bonnot-Courtois *et al.*, 1997; Bonnot-Courtois & Levasseur, 2000),
- un processus de progradation où les plantes colonisatrices de la slikke précèdent l'installation d'un tapis végétal secondairement continu. L'élévation du niveau de base de la mer aura évidemment des incidences sur la dynamique des schorres.

La *progradation* d'un schorre désigne un processus d'extension horizontale de la végétation sur une slikke nue au départ alors que l'*accrétion* verticale représente le rehaussement de sa surface. Au cours de la

genèse et de l'évolution d'un schorre, ces deux processus agissent simultanément, mais à des échelles radicalement différentes (figure 7).

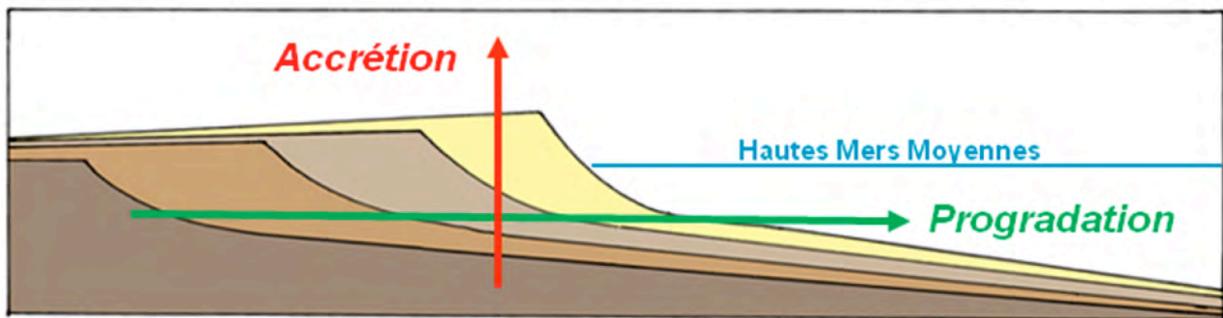


Figure 7 : processus d'accrétion sédimentaire et de progradation du schorre

Zonation végétale des marais salés

Le développement de la végétation des marais salés nécessite une série d'adaptations morpho-anatomiques et surtout physiologiques des plantes pour leur permettre de supporter des alternances d'émersion-submersion et des salinités variables. Les rythmes de ces deux facteurs sont de moins en moins réguliers au fur et à mesure que l'on va vers le domaine terrestre. En particulier, les salinités sont élevées mais peu variables au niveau de la slikke et au contraire très variables et peu prédictibles vers le haut schorre. Au contact de la haute slikke, les plantes pionnières devront en outre résister soit au déchaussement, soit à l'ensevelissement par les apports sédimentaires.

À ce gradient complexe (submersion-émersion ; salinité ; instabilité relative du substrat), correspond un gradient floristique, sorte de séquence spatiale adaptative de différentes populations. Les moins armées parmi ces espèces halophiles se positionnent plus haut sur la pente, les plus spécialisées, c'est-à-dire, les plus totalement adaptées aux contraintes environnementales multiples régnant aux niveaux bas, se situent en « première ligne ». C'est ces dernières que l'on nomme plantes pionnières ou colonisatrices de l'estran nu.

Cette séquence adaptative est fondamentalement ce que l'on nomme zonation ou, plus justement, ce qu'on reconnaît, s'agissant d'une pente, comme un étage. Celui-ci se traduit par une organisation particulière propre aux milieux totalement contrôlés par des facteurs mésologiques (en-

vironnements dits physiquement déterminés). Sur le terrain, les communautés végétales s'organisent en bandes ou ceintures parallèles au rivage. La richesse floristique décroît depuis le trait de côte jusqu'à la haute slikke, car peu d'espèces sont capables de s'adapter au niveau de l'estran nu. On passe ainsi de sept à 12 espèces présentes dans les communautés du haut schorre à deux à trois espèces (essentiellement des annuelles) dans les végétations pionnières de la haute-slikke.

La zonation fondamentale (qui reste théorique) décrit la séquence de communautés qui s'étagent de haut en bas du marais salé. Chaque espèce présente montre un degré de tolérance propre au facteur submersion, en même temps que des équipements (stolons, rhizomes) et des stratégies spécifiques de dissémination ou d'extension, qui la rendent plus ou moins compétitrice vis-à-vis des autres espèces. Certaines dominent à des niveaux précis et peuvent ainsi être utilisées pour les caractériser.

Pour une région donnée, les côtes atlantiques par exemple, il existe une zonation fondamentale des estrans vaseux, qui n'est pas obligatoirement caractérisée par les mêmes espèces dans d'autres régions biogéographiques. Dans les secteurs internes, saumâtres à doux, de la Baltique, le Roseau commun *Phragmites australis* se tient en avant de ce qui correspondrait physiographiquement aux schorres de nos régions, le facteur limitant pour les plantes « continentales » qu'est la salinité, ne jouant plus ou jouant moins, pour écarter cette espèce des zones frontales du schorre (Gravesen, 1972). Les paysages végétaux littoraux sont évidemment différents. Le facteur déterminant longitudinalement les remplacements de flore est la salinité, en même temps que les facteurs marégraphiques s'atténuent comme en régime microtidal.

Corillion (1971) propose le système suivant de zonation fondamentale des marais salés (bien adapté notamment le long des côtes armoricaines).

*Herbiers à *Zostera* spp. et végétation pionnière de la slikke*

Zostera marina et *Z. noltii*, sont les seules phanérogames hydrophytes halophiles de nos côtes (à comparer avec sa vicariante méditerranéenne *Posidonia oceanica*). La première forme, à la limite de l'étage infralittoral, des herbiers en populations monospécifiques denses qui s'étendent jusqu'au niveau de mi-marée. Plus haut sur l'estran, une autre espèce *Zostera noltii* (= *Zostera nana*) lui succède jusqu'à la limite supérieure de l'étage médiolittoral. Plus récemment une Rhodophycée importée du Japon

(*Gracilaria vermiculiphylla*) colonise avec succès la partie moyenne des slikkes et se mêle fréquemment aux herbiers à *Zostera noltii*, modifiant les conditions de sédimentation en même temps que les caractéristiques de l'habitat. Son caractère invasif est avéré et son extension est à suivre.

La végétation pionnière de la haute slikke se répartit en deux groupes : les communautés *vivaces* à Spartines (*Spartina maritima* indigène, *Spartina anglica*, espèce néophyte hybride qui tend à envahir de nombreux sites atlantiques, et *Spartina alterniflora*, localisée essentiellement en rade de Brest et en quelques points des côtes d'Aquitaine) et les communautés d'annuelles. La végétation graminéenne pérenne à Spartines peut jouer un rôle dans la rétention des sédiments dans les lieux qu'elle colonise, en particulier pour ce qui concerne *Spartina anglica*. Toutes les hautes slikkes ne sont pas colonisées par les Spartines alors que les communautés végétales dominées par des Salicornes annuelles envahissent saisonnièrement la haute slikke dans tous les estrans à pente très faible et dans les secteurs protégés. Le genre *Salicornia* a une répartition très large sur nos côtes et il est représenté par de nombreuses espèces assez strictement localisées le long de la toposéquence des berges, ce qui leur donne une bonne valeur indicatrice de niveau. Une Salicorne vivace (*Arthrocnemum perenne* = *Salicornia radicans*), marque fréquemment, en mode exposé et sur substrat un peu plus sableux, la limite entre haute-slikke et schorre, au voisinage du niveau moyen des hautes mers. *Puccinellia maritima* joue aussi un rôle certain de précurseur dans la progradation des schorres, particulièrement en l'absence de microfalaise marquée, sur les pentes très peu déclives. Il s'agit d'une espèce-pivot dans le processus successional ou, plus précisément, une espèce « édificatrice » car elle contribue, par sa présence, à l'accrétion du substrat d'une manière au départ ponctuelle, au même titre que les Spartines génère des microreliefs.

Végétation du schorre

La zonation de la végétation des schorres est remarquable, compte-tenu de l'amplitude des marées et a depuis longtemps été étudiée en particulier par Géhu (1975, 1979). De la limite slikke-schorre jusqu'à la bordure continentale, on distingue :

- *Le bas-moyen schorre*. Les prairies salées à *Atriplex* (= *Obione* = *Halimione*) *portulacoides* (sous-arbrisseau bas à feuillage argenté) et *Puccinellia maritima*. Dans les prés-salés pâturés, lorsque l'*Atriplex* subit le fréquent passage de brebis, cette espèce fragile cède la place à la graminée rampante *Puccinellia maritima*, générant ainsi des paysages « secondaires » fréquents en baie du Mont-Saint-Michel (par exemple, Lefeuvre *et al.* 1996, 2009).

Cette végétation caractérise le schorre inférieur et moyen, espace compris entre les hautes mers moyennes (*Mean High Water = MHW*) et les hautes mers moyennes de vives-eaux (*Mean High Water Spring Tides = MHWS*) (figure 8).

- le schorre supérieur « normal », c'est-à-dire méso-xérophile, supporte deux types de végétation :

- * une végétation de *pelouse* où les graminées sont faiblement représentées, mais qui est dominée par différentes espèces du genre *Limonium* (Lavande de mer), par *Armeria maritima* et *Plantago maritima*. Sous cette formation, le substrat est formé de sédiments très compactés, compte-tenu de son altimétrie et de l'ancienneté de sa mise en place, ce qui permet indirectement de reconnaître ce niveau,

- * une végétation très dense, quasi monospécifique, de *prairie basse* dominée par une Fétuque, (*Festuca rubra v. littoralis*) (Beeftink, 1965 ; 1966 ; 1977). Cette communauté peut se limiter à une zone de transition étroite (pentes raides, rives concaves d'estuaire) ou s'étaler sur de grandes superficies dans le cas de plates-formes subhorizontales. Par sa faible amplitude verticale, cette végétation a l'intérêt de marquer plus nettement la limite des plus hautes eaux moyennes que le groupement suivant à Chiendent piquant qui déborde assez nettement sur le domaine continental.

Lorsque le schorre est en contact avec une dune, un groupement très particulier de pelouse ouverte signale le niveau moyen des plus hautes eaux. Sa valeur indicatrice est très forte car il se présente sous la forme d'une bande qui jouxte, tout en étant légèrement séparée, les végétations des ceintures basses de la dune. Il s'agit du peuplement à Bruyère de mer *Frankenia laevis* et *Statice Limonium lychnidifolium*, *Limonium dodartii* et *Limonium binervosum*.

D'un point de vue physiologique, la véritable transition entre le domaine maritime et le domaine terrestre est assurée par une prairie ou un simple liseré, selon la pente ou la configuration des lieux. C'est le groupement de transition à Chiendent piquant (*Elymus = Agropyron pungens = Elytrigia atherica*). Là, les espèces des niveaux inférieur et moyen du schorre ont disparu et les espèces compagnes halotolérantes constituent un lot sensiblement équivalent à celui des halophytes strictes. Le Chiendent marque ainsi la limite supérieure de l'étage supralittoral au sens strict et les lasses de grandes marées se déposent naturellement à ce niveau. De nombreuses espèces halo-nitrophiles, déjà citées par ailleurs, se développent

saisonnement sur ces dépôts, les semences dérivantes de ces plantes y ayant été transportées et déposées là par les grandes marées précédentes.

Selon la situation des schorres par rapport aux zones de polders, de dunes et/ou de falaises, la zonation se poursuit différemment. Sur les hautes digues des polders, apparaissent des boisements clairs à *Tamarix anglica*. En bas de falaise, la prairie à Chiendent se mélange aux premiers buissons de Prunelier *Prunus spinosa* mêlé de rejets d'Orme *Ulmus campestris*. Sur les rivages atlantiques, la limite des plus hautes eaux est marquée plus fréquemment par la présence de Chénopodiacées ligneuses *Arthrocnemum fruticosum*, *Suaeda fruticosa*, en disposition linéaire. Il s'agit bien là de la limite externe du domaine terrestre (base de l'étage aérohalin ou adlittoral).

Les espèces capables de coloniser les différents niveaux du haut estran ont une amplitude verticale de distribution très variable. Ainsi, les espèces pionnières de la haute slikke ont une aptitude à coloniser une plus large gamme de niveaux que les espèces du schorre supérieur. Par exemple, en baie du Mont-Saint-Michel, les espèces de haut schorre se rencontrent à des cotes comprises entre 7 mètres et 6,50 mètres IGN alors que la colonisation de la haute slikke et de bas schorre s'effectue entre 4,5 mètres et 6 mètres (*figure 5*) (Bonnot-Courtois & Levasseur, 2000).

Les espèces pionnières, à large distribution verticale, sont aptes à coloniser une plus grande variété d'habitats que les espèces du haut schorre, strictement inféodées à leur niveau (submersion cumulée annuelle inférieure à 6 %). La signification écologique de ces espèces, spécialistes d'un niveau bien déterminé de l'estran est plus précise pour caractériser l'habitat élémentaire proprement dit. Inversement, dans la nomenclature phytosociologique, les espèces à large spectre sont utilisées pour caractériser les niveaux supérieurs de la classification des phytocoénoses (ordres et classes, par exemple).

Autres types de transition schorre supérieur-continent

Au-dessus de cette limite, débute le schorre supérieur. L'originalité de cet horizon est que, selon le type de contact de l'estran avec le domaine terrestre qui le limite, les conditions écologiques régnaient au niveau de cette zone de transition introduisent une variété certaine dans la végétation. En fait, par rapport à une berge « normale », qui devrait être mésologiquement plus sèche que les niveaux inférieurs du schorre, ici, l'arrivée d'eaux douces venant du continent (sources bien localisées au bas de falaise ou écoulements en nappe) va développer, ponctuellement ou sur de plus larges espaces, des conditions marécageuses favorables à l'apparition

d'une végétation caractéristique de systèmes saumâtres tels qu'on peut en rencontrer dans les parties médianes des estuaires, ou dans certains secteurs de lagunes sénescents, en bordures internes d'étangs de barrage (Levasseur, 1970 ; 1971).

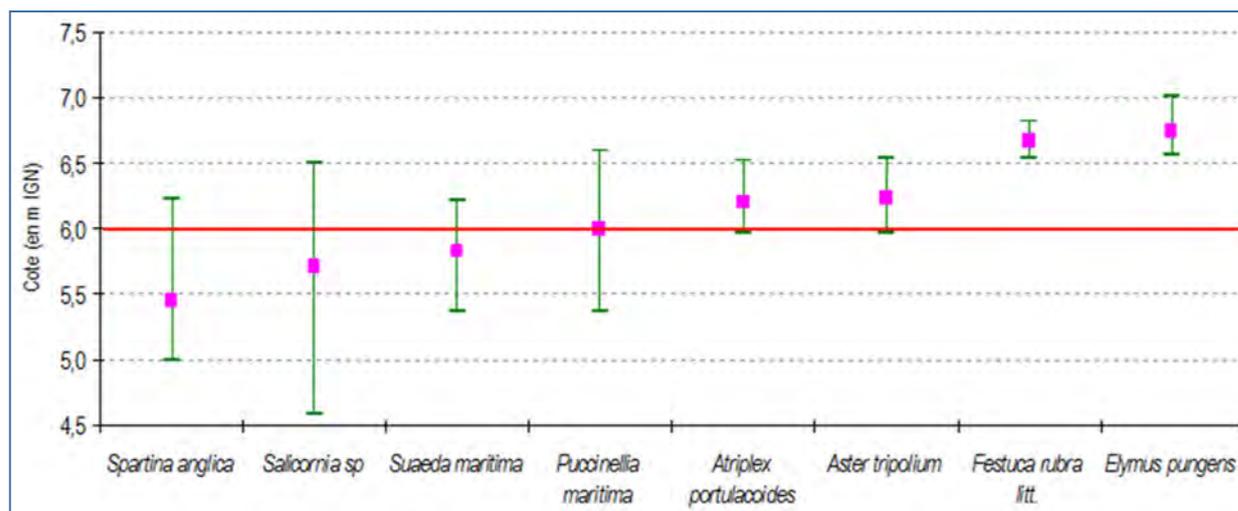


Figure 8 : variation de l'amplitude verticale de distribution de quelques espèces de prés-salés (d'après Bonnot-Courtois & Levasseur, 2000)

Valeurs minimales, moyennes et maximales des cotes altimétriques limites établies à partir de données recueillies en baie du Mont-Saint-Michel où les hauteurs de pleine mer de vives-eaux exceptionnelles atteignent 8 mètres IGN (soit 14,7 mètres CM) (Roux, 1998)

Les imprégnations permanentes d'eaux douces, lorsqu'elles sont assez abondantes, favorisent le développement de prairies à Jonc marin *Juncus maritimus* très visibles, par leur port, dans le paysage. Cette espèce est souvent accompagnée de *Carex extensa*, seul *Carex* pouvant supporter des submersions épisodiques par de l'eau de mer. Quand l'hydromorphie du sol devient plus forte et constante, des roselières saumâtres sont présentes (*Scirpus maritimus*) tout comme dans les sites marécageux arrière-littoraux où cette espèce est fréquente et dominante dans les fossés de drainage. De même, à l'amont des estuaires, les berges sont fréquemment bordées par de grandes roselières, là où les eaux de surfaces deviennent douces. Au voisinage des résurgences et des sources, le Roseau *Phragmites australis*

peut former soit des îlots bien circonscrits, soit de larges bandes au pied des falaises et ce sur des centaines de mètres. Dans les lieux humides, mais non continûment saturés, une association de prairie moyenne à rase devient omniprésente, comme dans les secteurs surpâturés des schorres mésophiles exploités par l'homme. Il s'agit d'une Jonçaie à *Juncus gerardii*, accompagnée souvent par *Agrostis stolonifera*, qui peut remonter loin en amont le long des fleuves côtiers où elle peut surplomber un liseré végétal continu, présent au niveau de la haute-slikke, et caractérisé par de grandes formes de deux halophytes du schorre, *Suaeda maritima*, espèce annuelle et *Aster tripolium*, plante vivace.

L'exemple de la baie du Mont-Saint-Michel

Les figures 9 et 10 illustrent la répartition des grandes unités et formations végétales aux abords du Mont-Saint-Michel, qui correspondent à la distribution de diverses catégories d'habitats recensées dans la baie (cf. aussi CBNB, 2008).

Dans la Baie, le schorre supérieur est fréquemment caractérisé par des prairies de physionomies diverses :

- prairies hautes à Chiendent (*Elymus* = *Agropyron pungens* = *Elytrigia atherica*),
- prairies moyennes à Fétuque *Festuca rubra* v. *littoralis*, ces deux formations sont fréquemment et localement imbriquées et quelquefois fauchées annuellement,
- prairies rases à *Agrostis stolonifera* ou, dans les zones intérieures mal drainées à caractère saumâtre, présence de faciès à *Juncus gerardii*, *Glaux maritima*, *Trifolium fragiferum*. La Fétuque peut d'ailleurs encore s'y rencontrer.

Le schorre moyen est le domaine d'une végétation basse, sous-arbustive, souvent monospécifique quand elle n'est pas altérée par le pâturage, dominée par l'Obione (= *Halimione* = *Atriplex portulacoides*). Il s'agit d'une végétation « primaire », par opposition aux paysages locaux qui en dérivent lorsqu'il y a déstructuration de ce couvert végétal et que la graminée stolonifère basse *Puccinellia maritima* (la plante que consomment les brebis) la remplace (Géhu, 1975).

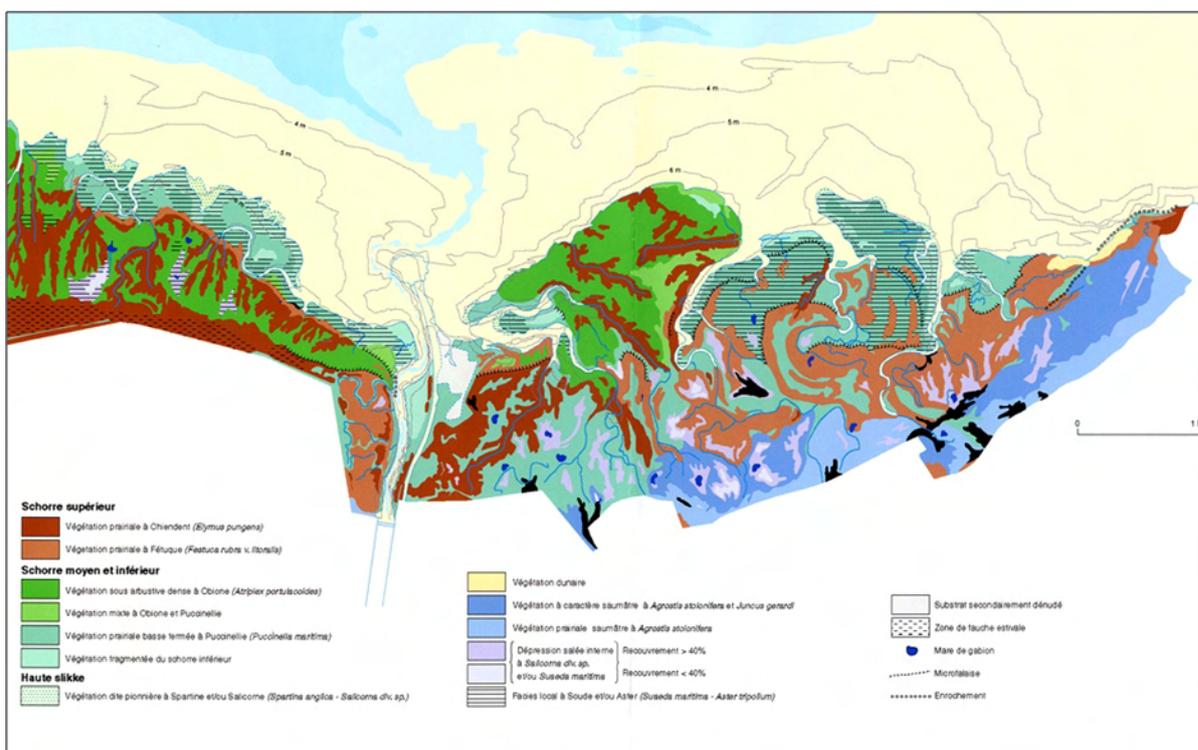


Figure 9 : carte de répartition des principales formations végétales aux abords du Mont-Saint-Michel, état 1999 (Bonnot-Courtois & Levasseur, 2000)

Vers le bas de cet étage et, compte tenu des limites inférieures que peut atteindre cette dernière espèce, l'Obione est remplacée par la Puccinellie. Celle-ci caractérise en fait plus précisément le schorre inférieur, paysage bosselé où le sommet des bosses est occupé par de l'Obione, les creux par des Puccinellies et même par des plantes de la haute-slikke voisine (*Suaeda maritima*, *Salicornia* div. sp., et même *Spartina anglica*). La Puccinellie y forme des prairies souples et elle continue à se développer même pendant l'hiver. Ce qu'on nomme « herbu » désigne en fait un paysage secondaire, celui qui se substitue à l'Obione dans les secteurs où le pâturage est chronique. Il caractérise de très vastes espaces présents dans tous les secteurs de la Baie (Danais & Legendre, 1994) sous la forme d'un groupement de substitution extrêmement ras, dont la richesse spécifique est cependant plus forte que celle du peuplement à Obione, celle-ci, par son port, monopolisant quasi-totalement l'espace.

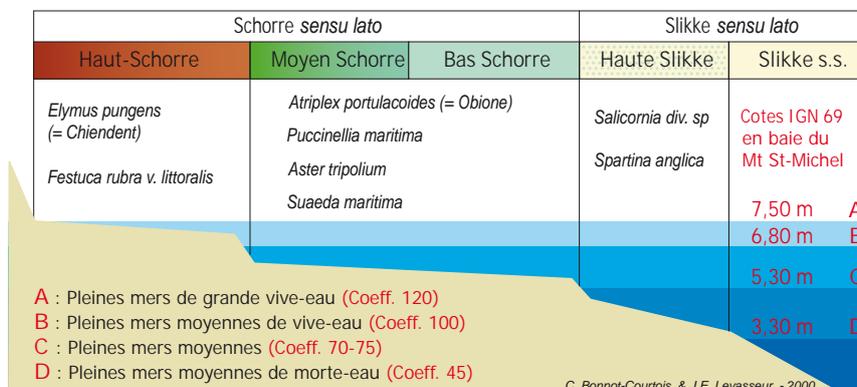


Figure 10 : subdivision bionomique du haut estran aux abords du Mont-Saint-Michel et correspondance avec les niveaux de marée (Bonnot-Courtois & Levasseur, 2000)

Au contact du bas schorre (ou schorre inférieur), la diversité de la haute slikke est faible, le recouvrement de la végétation n'étant plus continu. La présence de plantes pionnières vivaces comme *Spartina anglica* (autrefois dénommée à tort *Sp. townsendi*, forme stérile de la précédente), entraîne avec le temps la formation de buttes d'accumulation. Leur nombre et le diamètre de certaines s'accroissant, ces buttes, que peuvent également générer des pieds de Puccinellie, deviennent coalescentes et transforment l'habitat initialement plan de la haute slikke en une formation composite à deux habitats imbriqués (buttes et creux). C'est le bas schorre dont l'édification doit ainsi partiellement aux plantes. Les plantes de la haute-slikke et du bas-schorre ont une bien plus grande tolérance à la submersion que les espèces du schorre supérieur. C'est ce qui, fondamentalement, explique la zonation que l'on constate. Ainsi, une variation altitudinale de quelques centimètres suffit à ce qu'une espèce en remplace une autre, ce qui souligne le rôle fondamental joué par la microtopographie. Celle-ci peut conduire à une différenciation intrazonale mosaïquée de peuplements à l'intérieur d'un ensemble fondamentalement zoné. La présence fréquente de pentes inverses, dans ces schorres très étendus, explique que des végétations du schorre supérieur puissent s'établir directement sur le bourrelet frontal du schorre. Les altitudes relatives atteintes dans ces lieux suffisent à les déclasser mésologiquement, puisqu'ils sont, par leur élévation même, moins fréquemment inondés que les espaces situés en arrière. Les espèces du schorre inférieur ne peuvent plus s'y maintenir et en sont éliminées au fur et à mesure des progrès de l'accrétion sédimentaire. Des rideaux de Fétuque ou

de Chiendent peuvent surplomber directement la haute-slikke, même dans les situations de schorre en progradation continue. Ces avant-postes jouent un rôle très important dans les successions secondaires affectant les schorres matures, dans la mesure où les espèces prairiales responsables de ces modifications, par extension rétrogressive, suivent les levées de rive du réseau de drainage du schorre, jusqu'à rejoindre les peuplements des mêmes espèces, venues, quant à elles, du haut-schorre, et qui utilisent les mêmes voies pour leur extension vers les parties déprimées entre les chenaux.

Plusieurs espèces, souvent des annuelles, peuvent former des faciès saisonniers qui couvrent de vastes espaces. C'est ainsi que, selon l'altitude relative des lieux, on note la présence de sortes de voiles saisonniers s'étendant sur des végétations pérennes, qui deviennent très visibles en automne, du fait de leur dessèchement, dans les schorres pâturés très ras (ces espèces ne sont pas consommées). Ces plantes constituent également d'excellents indicateurs topographiques ; de haut en bas, par ordre de tolérance, on notera : *Hordeum maritimum* et *H. secalinum* ; *Parapholis strigosa* ; *Sagina maritima* ; *Suaeda maritima* (forme des niveaux moyens) ; *Salicornia ramosissima* et *S. disarticulata* ; *S.* et *S. obscura* ; *S. dolichostachya*.

Dans les secteurs plus hygrophiles du schorre supérieur, se développe une espèce vivace clonale à rhizomes courts, qui peut former des taches de plusieurs m² : *Triglochin maritima*, souvent accompagnée de *Juncus gerardii*. Une mention spéciale doit être faite pour *Aster tripolium*, seule plante à dispersion anémochore (= par le vent) de ses fruits, ce qui explique sa large distribution, surtout dans le secteur à l'ouest du Mont, dans la partie supérieure du schorre inférieur. L'espèce est souvent accompagnée d'une grande forme peu ramifiée de *Suaeda maritima*. On considère que ces deux plantes, dont l'extension a été très forte dans la baie ces dix dernières années, ont un comportement d'espèces rudérales. Leur très grande abondance dans toutes les formations du schorre inférieur doit être mise en relation avec l'enrichissement progressif des eaux de la Baie.

On notera enfin la présence de trois espèces protégées à divers titres, présentes dans le secteur de Roche-Torin : *Halimione pedunculata*, petite plante grêle annuelle, confinée dans les charrières humides des zones pâturées par les bovins, ainsi que deux *Limonium* : *L. occidentale*, en petit nombre et *L. normanicum*, très abondant, qui peuplent les dunes sableuses sèches, restes d'une ancienne flèche sableuse plus étendue, ancrée sur la pointe de Roche-Torin. Cette flèche a été amputée de plus des deux tiers de

sa surface primitive, du fait de l'érosion initiée par le dérasement de la digue de Roche-Torin en 1984.

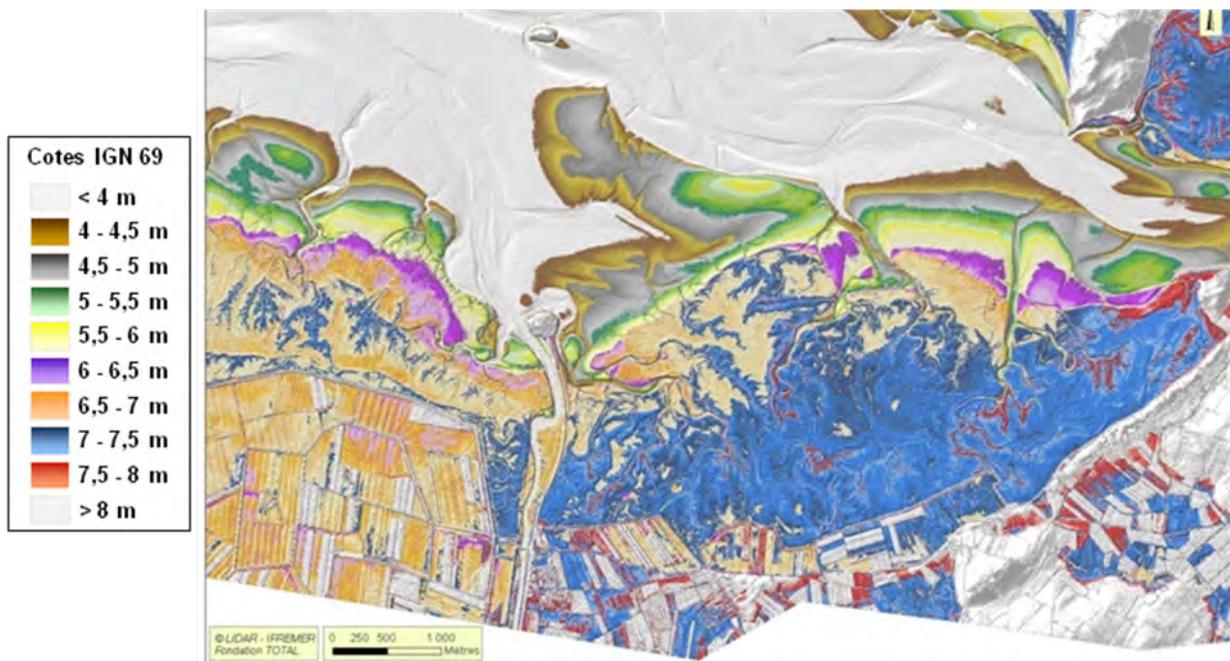
Chaque espèce végétale s'installant en fonction de sa tolérance à la submersion, la répartition des formations végétales du schorre peut être directement reliée à la topographie, tirée du levé Lidar, et donc aux niveaux de marée (Bonnot-Courtois *et al.*, 2007 ; 2009). Le traitement des données topographiques du levé Lidar de 2002, couplé à l'analyse statistique des niveaux de marée sur 50 ans, permet de corréliser l'altimétrie fine des schorres avec les niveaux moyens des pleines mers pour différents coefficients de marée (*figure 11*).

De part et d'autre du Mont-Saint-Michel, la microtopographie contrastée du schorre reflète la répartition des formations végétales, liée aux niveaux de submersion. À l'est, le niveau du haut schorre est 50 centimètres à 1 mètre plus élevé qu'à l'ouest du Mont. Les zones pionnières, visibles sur la haute slikke, sont comprises entre les cotes 4,5 mètres et 6 mètres IGN. Ces cotes altimétriques correspondent à des niveaux de submersion pour différents coefficients de marée dont les plus élevés à 7 mètres IGN correspondant au Chiendent ne sont couverts que par 3 % des marées dans l'année (Roux, 1998). Le Lidar fournit ainsi un levé topographique précis de l'ensemble de l'estran permettant d'établir une prospective des secteurs d'accumulation sédimentaire de la haute slikke potentiellement colonisables à court et moyen terme.

Conclusion : phases d'évolution du schorre (*figure 12*)

Phase 1 : initiation ou édification

Lorsque des conditions mésologiques deviennent favorables à l'installation des plantes pionnières (celles possédant les plus forts degrés de tolérance à la fréquence et à la durée des submersions mais aussi à la hauteur relative de la tranche d'eau qui les recouvre), des espèces spécialisées germent et se développent sur la haute-slikke qui reste un espace à conquérir car non saturé par la végétation. Parmi celles-ci, on trouve, d'une part, chez les annuelles *Salicornia dolichostachya*, et *Suaeda maritima*, d'autre part, chez les vivaces à rhizome *Spartina anglica*, *Spartina maritima* ou, très localement, *Spartina alterniflora*, caractérisées par un fort développement latéral de type clonal. S'y ajoute en contact avec le bas schorre *Puccinellia maritima*, graminée stolonifère réputée comme piège à sédiments.



Cotes IGN	Coeff. marée	% de dépassement du coefficient sur l'année
< 4 m		
4 - 4,5 m	60 (4m)	65%
4,5 - 5 m	70	50%
5 - 5,5 m	75	42%
5,5 - 6 m	80	36%
6 - 6,5 m	90	20%
6,5 - 7 m	100	8%
7 - 7,5 m	110	3%
7,5 - 8 m	115 (7,5m)	1%
> 8 m		

Figure 11 : topographie des schorres de part et d'autre du Mont-Saint-Michel mise en relation avec les pleines mers pour différents coefficients de marée

Ces espèces agissent comme point de départ de la succession primaire. Physiquement, leur présence induit l'édification de petites buttes, car l'appareil végétatif épigé des espèces vivaces bloque le transit des sédiments. Plus on remonte vers la bordure du schorre *s.s.*, plus ces buttes sont rapprochées. Leur coalescence, dans le cas d'une transition topographique sans solution de continuité avec le schorre voisin comme dans les situations de progradation marquée, aboutit à l'édification du schorre proprement dit.

Pour que le processus de colonisation primaire s'engage, il est nécessaire que deux conditions mésologiques soient réunies :

- une cote altimétrique compatible avec la survie des espèces, après leur germination,
- un degré d'exposition à l'hydrodynamisme qui ne remette pas en cause, dès le départ, le développement des jeunes plantules.

Le recouvrement de la végétation de la haute-slikke varie de 5 à 40 %. Il n'est ainsi jamais total et c'est ce qui le différencie du schorre, même inférieur, où le recouvrement de la végétation dépasse 75 %.

Phase 2 : consolidation

Le substrat du bas schorre est bosselé (*figure 9*), buttes et creux formant deux éléments aux caractéristiques écologiques contrastées. Les buttes peuvent être colonisées, aux altitudes plus basses, par *Puccinellia maritima*. Sur le sommet des buttes, l'espèce *Atriplex portulacoides*, dont les semences proviennent des peuplements situés un peu plus haut en arrière, utilise ces surélévations pour se développer en « avant-garde » du schorre lui-même. Les creux plus importants, que l'on pourrait encore considérer comme des enclaves de la haute-slikke, sont occupés par la Puccinellie, mais aussi et surtout par des populations d'annuelles comme *Salicornia obscura* et *S. fragilis*, *Suaeda maritima*, par *Aster tripolium* et même par *Spartina anglica*. Cette dernière espèce, caractéristique de la végétation de la haute slikke, se maintient là en taches isolées, dont la pérennité est fonction du degré de colmatage des creux par les sédiments.

Le schorre inférieur est en réalité une zone de transition, au sens strict un écotone, dont les limites sont quelquefois difficiles à définir. La limite inférieure du schorre *sensu lato* est fixée un peu au-dessus du niveau des hautes-mers moyennes.

Phase 3 : maturation

L'accrétion sédimentaire se poursuivant, l'élévation de la surface du marais est accompagnée par le remplissage des creux et une sorte d'homogénéisation de sa surface topographique. Un réseau hydrographique complexe se développe à partir du réseau primitif établi sur la haute-slikke. Celui-ci induit une hétérogénéité globale intra-zonale particulière.

La moindre fréquence des submersions marines permet à des espèces moins tolérantes à ce facteur de s'installer, de se développer, et même de monopoliser l'espace. C'est le cas d'*Atriplex* (= Obione ; = *Halimione*) *portulacoides*, plante sous-ligneuse génératrice de faciès étendus de fourrés bas, caractéristiques du schorre moyen et des bordures de criches, là où le drainage est meilleur (figure 12).

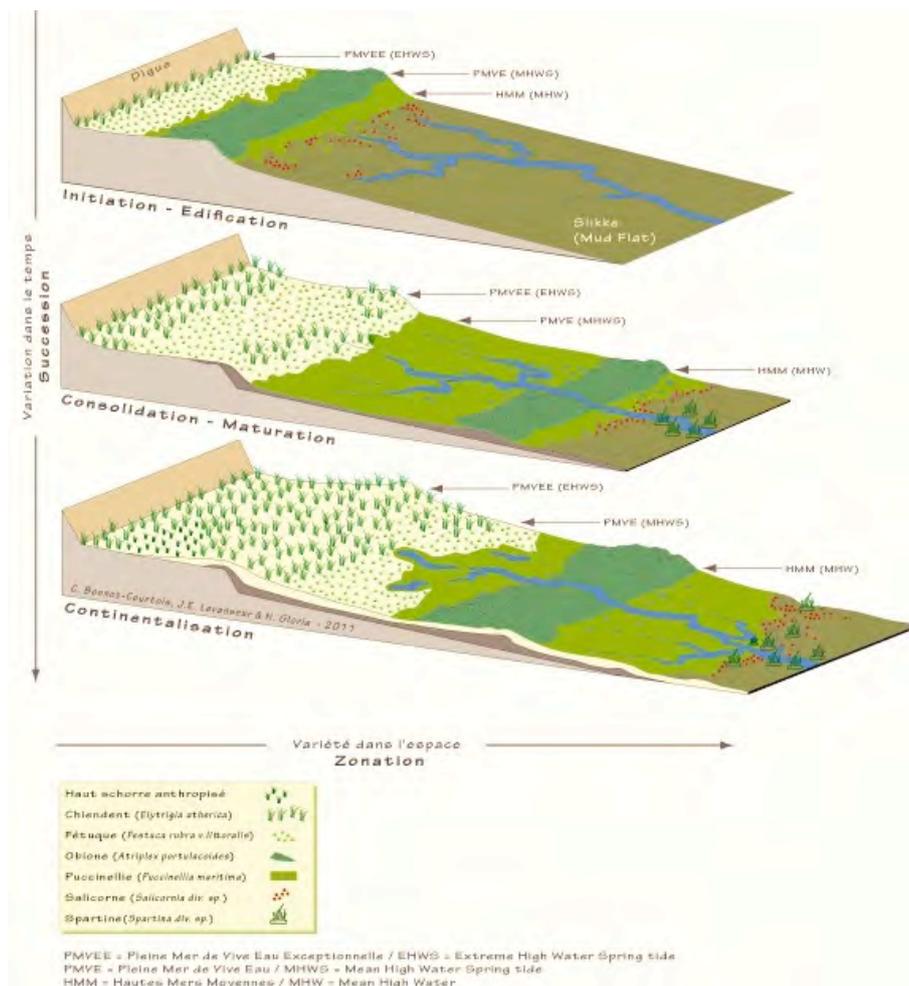


Figure 12 : les différentes phases d'évolution d'un schorre (réal. C. Bonnot-Courtois, J. Levasseur et H. Gloria)

Quand la dominance de l'Obione (espèce climacique du schorre moyen très sensible au piétinement) est amoindrie notamment par

l'ouverture de clairières au sein du couvert végétal, elle disparaît au profit des habituelles plantes « opportunistes » du schorre : *Salicornia ramosissima*, *Suaeda maritima* et *Aster tripolium*, toutes espèces pouvant former de larges faciès qui se superposent saisonnièrement à la végétation indigène. Dans le même temps, une espèce comme *Puccinellia maritima* que la compétition pour l'espace avec l'Obione avait repoussée vers le bas schorre, recolonise les espaces libérés dans un processus de succession secondaire régressive.

Phase 4 : continentalisation

L'étape suivante de la succession végétale primaire, se prépare par l'arrivée dans le peuplement à Obione du schorre moyen de deux graminées caractéristiques du schorre supérieur : *Elytrigia atherica* (= *Elymus pungens* Chiendent) et *Festuca rubra* v. *litoralis* (Fétuque rouge), qui se propagent dans l'espace du schorre moyen en suivant les surélévations des levées de rive des chenaux, celles-ci servant de corridors de transit pour ces espèces, point de départ de nouvelles colonisations latérales.

Le schorre moyen devient supérieur lorsque les espèces dominantes des niveaux moyen et inférieur ne sont plus représentées, alors que des graminées vivaces, caractéristiques en baie du Mont-Saint-Michel des niveaux supérieurs et dont la dynamique d'extension végétative est très marquée, ont déplacé les premières. Les espèces indigènes deviennent moins compétitrices car les nouvelles conditions (très rares submersions marines) résultant de l'élévation du niveau du schorre, ne sont plus limitantes pour empêcher l'arrivée de ces graminées sociales.

Ce nouvel état marque, dans ses caractéristiques et par sa végétation (des plantes strictement continentales s'y rencontrent déjà d'une manière épisodique), le terme ultime de l'évolution des marais, juste avant qu'ils ne n'aient été, dans nos régions, poldérisés. C'est à ce stade qu'autrefois étaient entrepris le plus fréquemment les travaux d'endiguement. La série halophile comporte en outre, au niveau des plus hautes mers, des peuplements plurispécifiques, où annuelles et bisannuelles nitrophiles (*Beta officinalis* v. *maritima*, *Atriplex hastata*) forment des rideaux saisonniers à l'emplacement des lignes de dépôts de laisses de marée.

Ce processus général, qui conduit dans le temps *un même lieu* à passer d'un statut de haute-slikke à un statut de schorre mature, se traduit par des changements à la fois dans la qualité du substrat, dans son élévation relative, donc dans la fréquence et la durée de submersion qui l'affectent. Ce

mouvement est accompagné par plusieurs turn-over de la couverture végétale initiale, celle discontinue et pauvre de la haute-slikke. Toutefois, lorsqu'un de ces stades est altéré dans son développement par l'impact de facteurs anthropiques, la dynamique de restauration du couvert végétal relève d'une succession dite secondaire. L'exploitation du schorre supérieur par l'homme conduit typiquement au déclenchement d'une succession secondaire alors que les premières phases de progradation se rattachent à une succession primaire vraie.

Phase 5 : sénescence (phase « de déviation » facultative)

On peut cependant localement observer que certaines successions ne suivent pas cette sorte de parcours théorique. Les stades atteints s'écartent notablement du scénario précédent. Il faut pour cela que certaines conditions géomorphologiques soient réunies. Ainsi, dans des délais assez courts (de 3 à 7 ans) des espaces à Obione dense, situés entre deux criches importantes, se trouvent hydrauliquement isolés de ces criches, du fait de l'élévation progressive des levées de rive qui les bordent. La présence de ces barrages naturels ralentit la vidange du marais. L'eau se maintient plusieurs jours dans ces secteurs déprimés. Comme aucune des plantes de marais salés ne peut supporter physiologiquement une submersion continue trop prolongée, progressivement, le couvert végétal s'altère, s'étiole, se fragmente jusqu'à disparaître. Dans un stade ultime d'évolution, cet espace devient nu, seulement colonisé par des cyanobactéries encroûtantes qui forment des plaques sombres qui se desquament durant les assecs. Cette situation, totalement régressive, reste cependant transitoire dans sa phase la plus avancée (3 à 5 ans). Bientôt, le pourtour de ces cuvettes incluses sera de nouveau occupé par une végétation qui simulera celle de la haute slikke, y compris la présence de pieds de Spartines, issus de semences auparavant piégées dans ces creux après le retrait de la marée (il en est de même pour les semences d'Aster, de Soudes et de Salicornes).

Dans des secteurs suivis depuis longtemps en baie du Mont-Saint-Michel, le retour de l'Obione a nécessité 8 à 10 ans, mais la structure de la formation antérieure, point de départ de cette évolution locale, n'a pas été retrouvée au terme de ce délai. La limite moyenne des eaux stagnantes est marquée par un rideau continu de Chiendent qui, entre-temps, a pris la place des Obiones indigènes du schorre moyen.

Cette évolution régressive est directement liée à la dynamique sédimentaire fondamentale des schorres et implique que leur frange maritime se surélève plus rapidement que les secteurs internes (*figure 13*).

Ceci s'exprime dans le secteur ouest de l'herbu aux abords du Mont-Saint-Michel alors que ce processus s'était développé antérieurement dans le secteur est, où les traces de ces structures en « caissons » restent encore nettement visibles sur le terrain. Ces espaces contribuent, d'autre part, à augmenter pour un temps la biodiversité du schorre moyen, voire du schorre supérieur, car ils introduisent une hétérogénéité secondaire dans un moyen schorre, autrefois issu de la transformation *in situ* d'une haute slikke.



Figure 13 : vidange du schorre aux abords du Mont-Saint-Michel une heure après la pleine mer de grandes vives-eaux

Les levées de rives du réseau de criches et le front de l'herbu sont émergés alors que les dépressions interfluves sont toujours en eau.

Les évolutions et la maturation d'un pré-salé ne suivent pas nécessairement un modèle linéaire, dans sa réalisation locale. Cette évolution est en quelque sorte « contractuelle, contextuelle ». Il reste que les deux moteurs de l'évolution d'un marais, le couple « accrétion-progradation » secondairement conforté par l'action différenciée de la végétation, ne sont opérationnels que dans les situations de non remise en cause des premiers stades établis. Les perturbations ne doivent être ni trop fréquentes, ni trop intenses.

Le substrat, base des peuplements

Sophie LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU & Patrick TRIPLET¹

La nature d'un sédiment est la résultante de l'interaction entre de nombreux facteurs, comme la structure géologique du bassin versant et des rivages voisins, qui déterminent sa composition géochimique et l'hydrodynamisme qui détermine la taille des particules et les conditions de leur dépôt. Cette taille et cet arrangement déterminent eux-mêmes la dimension des interstices occupés par l'eau ou l'air, jusqu'aux phénomènes de bioturbation et de biodéposition qui peuvent également remanier le sédiment (Bachelet *et al.*, 1997). Ainsi, si le sédiment influence directement la composition du peuplement macrobenthique, celui-ci influence également directement les propriétés chimiques du sédiment (Aller, 1982). Ces phénomènes de biodéposition peuvent être provoqués par les invertébrés dépositores comme le bivalve *Macoma balthica* (Kennedy, 1980).

De nombreuses caractéristiques permettent de décrire un sédiment. Les trois paramètres les plus couramment utilisés, qui sont d'ailleurs liés, sont la granulométrie, la teneur en matière organique et le pourcentage d'eau. La taille des particules est fondamentale pour la distribution des espèces benthiques (Bachelet *et al.*, 1997). La granulométrie conditionne la porosité, la circulation de l'eau et sa rétention ainsi que l'oxygénation du substrat. La biocœnose benthique est donc étroitement liée à ce facteur, en particulier au pourcentage de pélites (particules de petit diamètre). L'oxygénation des sédiments chute rapidement quand le pourcentage de particules de moins de 200 μm est supérieur à 30 % (Boaden & Seed, 1985).

Influence de la granulométrie

Globalement la granulométrie des sédiments influence la distribution des communautés benthiques, notamment la répartition et l'abondance des invertébrés. Dans le Wash (Royaume-Uni), la densité des principales espèces d'invertébrés servant de proies aux oiseaux est liée à la proportion de quatre types de particules dans le substrat : sable grossier, sable fin, limon et

¹ Texte repris de Le Dréan-Quénéc'h du S., Triplet P. (2004) Influence des caractéristiques sédimentaires des substrats meubles intertidaux sur le comportement alimentaire des limicoles. *Alauda*, 71 : 11-21.

argile. En raison de la forte influence du sédiment sur la densité de la plupart des espèces d'invertébrés, Yates *et al.* (1993), concluent que la distribution des tailles de particules peut être utilisée pour prédire directement les densités d'oiseaux, sans avoir besoin au préalable de connaître les densités d'invertébrés.

La granulométrie a également un effet sur l'accessibilité des proies. Par exemple, les annélides polychètes du genre *Nereis* sont enfouis plus profondément dans les sédiments lorsque les particules fines sont peu présentes (Esselink & Zwarts, 1989). De plus, le déplacement vers le bas des invertébrés est plus probable dans les sédiments grossiers que dans les sédiments fins en raison de la plus faible rétention d'eau dans les premiers que dans les seconds (Kalejta & Hockey, 1991). Dans les sédiments grossiers, les grains de sable de diamètre similaire aux annélides peuvent réduire l'accessibilité des invertébrés en raison des difficultés rencontrées par les oiseaux pour détecter les proies (Quammen, 1982).

Le type de sédiments explique la distribution de différents assemblages d'espèces d'oiseaux dans l'estuaire du Tage, au Portugal (Moreira, 1993). Un premier groupe d'espèces comprenant la Mouette rieuse *Larus ridibundus*, le Goéland brun *Larus fuscus*, le Bécasseau sanderling *Calidris alba*, le Tournepietre *Arenaria interpres*, l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* et le grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, est trouvé sur des zones au sédiment grossier : sables, graviers ou rochers. Le second groupe comprend toutes les autres espèces et occupe les zones sablo-vaseuses (Avocette *Recurvirostra avosetta*, Barge à queue noire *Limosa limosa* sur les secteurs plutôt vaseux, Bécasseau maubèche *Calidris canus*, Bécasseau variable *Calidris alpina* et Barge rousse *Limosa lapponica*).

En baie de Somme, les Huîtriers-pies s'alimentent avec une plus grande efficacité sur les substrats sablo-vaseux que sableux où la granulométrie élevée provoque un assèchement rapide du substrat et une diminution de la détectabilité des bivalves. Les zones les plus vaseuses sont délaissées car elles n'offrent pas d'appui pour ouvrir les bivalves (Triplet, 1994). Les coques vivant dans les zones vaseuses sont également moins faciles à digérer que celles des zones sableuses en raison de la présence de vase dans le manteau (Speakman *in* Goss-Custard, *in litt.*).

Influence de la pénétrabilité

La pénétrabilité se mesure à l'aide d'un pénétromètre, appareil de mesure utilisé habituellement en pédologie (Quénec'hdu, 1994). Suivant la composition et la fermeté du substrat, la pression nécessaire pour l'enfoncer d'une profondeur fixe (que l'on peut déterminer, par exemple, en fonction de la taille des becs des limicoles) varie.

La pénétrabilité influence la capture en conditionnant l'accès aux invertébrés. Myers *et al.* (1980) montrent expérimentalement que, quand la pénétrabilité du sédiment augmente, le Bécasseau sanderling peut sonder le substrat sur une plus grande profondeur. À substrat équivalent, quand la profondeur d'enfouissement de la proie augmente, le Bécasseau diminue ses chances de capturer une proie (Myers *et al.*, 1979). La pénétrabilité du substrat affecte à la fois le « risque pour la proie » (c'est-à-dire la probabilité pour qu'une proie soit trouvée par un oiseau sondant le sédiment au hasard) et le rythme de captures de proies (Myers *et al.*, 1980), ce même résultat étant également obtenu chez le Bécasseau variable *Calidris alpina* (Mouritsen, 1994).

La dureté du sédiment ou sa pénétrabilité peuvent jouer sur la densité d'invertébrés. Par exemple, dans la partie danoise de la mer des Wadden, la pénétrabilité du sédiment est significativement plus élevée sur les sites à *Corophium* sp., proie du Bécasseau variable, que sur les autres sites (Mouritsen, 1994).

En baie du Mont-Saint-Michel, les Huîtres-pies et les Bécasseaux variables évitent les zones les plus meubles mais également les plus fermes : la fréquentation et la densité de ces deux espèces est inversement corrélée à la dureté du sédiment (Quénec'hdu, 1994 ; Le Dréan-Quénec'hdu, 1999).

Influence de la teneur en eau

Le rythme d'activité des invertébrés benthiques est influencé par la teneur en eau du sédiment qui dépend du temps d'immersion (durée par rapport à la précédente marée) et de la granulométrie du sédiment. La proie doit être détectable et accessible, en particulier pour les limicoles à comportement de prospection de type visuel et auditif (pluviers, gravelots) ou être présente dans les premiers centimètres du sédiment, pour les limicoles à comportement de type tactile comme les Bécasseaux (Pienkowski, 1981).

Il existe des adaptations comportementales des invertébrés en fonction de la teneur en eau, elle-même fonction de la marée pour les sédiments

intertidaux. C'est le cas notamment des hydrobie et des arénicoles. Ces comportements sont liés à la recherche de nourriture et à la conservation d'un taux d'humidité important, indispensable à la respiration chez les annélides. Les hydrobie vont ainsi devenir plus mobiles en présence d'eau et les arénicoles vont s'enfouir davantage dans leur terrier au fur et à mesure de l'écoulement de l'eau à marée basse : hydrobie et annélides seront donc plus détectables et plus accessibles pour les limicoles dans des sédiments juste découverts par la mer.

Pienkowski (1981) montre aussi que le degré d'imbibition et la température du substrat ont une influence considérable sur l'activité des annélides *Arenicola marina* et *Notomastus latericeus* et que le rythme de captures d'annélides par le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* est positivement corrélié à la température du substrat.

De nombreux auteurs ont également éclairé le lien existant entre le rythme d'ingestion des proies et l'humidité du sédiment qui conditionne le comportement de ces proies et donc de leurs prédateurs (voir, par exemple, Goss-Custard, 1985). Les invertébrés peuvent être moins présents en surface quand le sédiment se dessèche au cours du cycle tidal. Ainsi, Smit (1980) montre que, en mer des Wadden, certaines zones restent humides plus longtemps au cours de la marée descendante : ceci conditionne la disponibilité des invertébrés et donc la dispersion des limicoles en recherche de nourriture.

Influence de la teneur en matière organique

La matière organique peut être directement accessible aux invertébrés benthiques sous forme particulaire, en particulier pour les détritivores. Elle peut également être minéralisée et ingérée par les diatomées, base de l'alimentation de nombreux suspensivores (Collignon, 1991 ; Snelgrove & Butman, 1994). Elle influence donc la densité potentielle de proies et peut ainsi constituer un indice de « richesse macrofaunistique ». Par exemple, les Avocettes fréquentent les bassins des marais salants de Guérande riches en matière organique qui permet le développement important d'invertébrés détritivores comme les larves de chironomidae (Le Dréan-Quénech'du *et al.*, 1999). En revanche, l'Huîtrier-pie qui s'alimente principalement de bivalves (Hulscher, 1996) préfère les sédiments plutôt pauvres en matière organique. Ces milieux sont peuplés en particulier de coques trouvant ici leur optimum écologique (Dauvin, 1997). Toutefois, dans les traicts du Croisic caractérisés par une forte densité de coques, il n'est pas mis en évidence de relation significative entre la teneur en matière organique du sédiment et le pourcen-

tage de sable (Le Dréan-Quénez'hdu, 1999). En revanche, les Huîtres pies fréquentent majoritairement la zone centrale des traicts, dont le sédiment est plutôt grossier, ferme, et globalement pauvre en matière organique. Dans certains sites, les coques se développent dans des vases riches en matière organique et très molles (cas du golfe du Morbihan) : les Huîtres pies y sont peu nombreux (Triplet & Mahéo, 2000).

Influence de la température du sédiment

La température du sédiment montre des variations non seulement saisonnières mais également au cours de l'alternance jour/nuit et du balancement des marées. Elle peut influencer le cycle de vie des invertébrés benthiques (De Wilde & Berghuis, 1979). Ainsi, Pienkowski (1981) montre que l'activité de la plupart des invertébrés de surface est hautement dépendante de la température du sédiment : plus elle augmente plus les signes visibles (d'enfouissement par exemple pour *Arenicola* spp.) sont nombreux.

Pour les oiseaux, l'accessibilité des proies mobiles dépend de leur activité. Par exemple, Goss-Custard (1970) montre que pour des températures inférieures à 6°C, le rythme de captures est très modifié chez le Chevalier gambette (*Tringa totanus*) en relation avec un changement d'activité de sa proie principale, *Corophium volutator*.

Influence de la mobilité des sédiments

Les estuaires sont soumis à un hydrodynamisme élevé qui conduit à un tri mécanique des sédiments soumis à une variabilité spatiale en rapport avec les épisodes de crues, de tempêtes, etc. Outre le processus progressif de colmatage qui concerne plusieurs estuaires français, il existe des phases d'accumulation et d'érosion à caractère saisonnier. Ferns (1983) a décrit les modifications intervenant dans les peuplements benthiques à la suite d'une tempête responsable d'une très forte érosion de sédiments dans l'estuaire de la Severn (Royaume-Uni). La diminution des stocks d'invertébrés benthiques sur les zones érodées a conduit à une diminution des limicoles qui se sont reportés sur les zones n'ayant pas subi d'érosion. Cette simple observation a servi de base à une analyse plus complète sur cinq années, qui montre que les effectifs d'oiseaux sont moins élevés que ceux prévus par un modèle log-linéaire après chaque épisode venteux ayant conduit à une modification du sédiment.

Ainsi, un estuaire peut ne pas s'avérer accueillant pour des oiseaux, même si les conditions trophiques (c'est-à-dire la présence d'invertébrés en

particulier) semblent satisfaisantes, dans la mesure où les conditions sédimentaires ne sont pas compatibles avec le mode d'alimentation des oiseaux.

De même une modification des conditions sédimentaires seules peut s'avérer préjudiciable en terme de capacité d'accueil d'un site pour des limicoles. Par exemple, le tassement dû au passage d'engins de pêche ou de véhicules de loisir (char à voile, moto) peut provoquer une diminution de la qualité de la zone d'alimentation par le simple fait que le sédiment est devenu trop dur. Il est donc important de prendre en considération ces paramètres quand on envisage une activité modifiant les paramètres sédimentaires, même si cette activité a lieu en dehors de la période de fréquentation maximale des oiseaux.

Prélever et analyser le sédiment

**Alain PONSERO, Anthony STURBOIS
& Patrick TRIPLET**

Pour quelle utilisation ?

Le substrat, qu'il soit meuble ou rocheux, joue un rôle déterminant dans la répartition du benthos et influence donc directement la répartition de l'avifaune. Il apparaît donc essentiel de mieux connaître les relations qui lient le benthos à son biotope. La nature d'un sédiment est la résultante de l'interaction de nombreux facteurs, tels que la structure géologique du bassin versant et des rivages voisins qui déterminent sa composition géochimique, l'hydrodynamisme qui détermine la granulométrie du sédiment meuble (Le Dréan-Quénech'hdu & Triplet, 2004) ou la structure de l'habitat rocheux (Le Hir, 2002).

De nombreuses caractéristiques permettent de décrire un sédiment meuble. Les trois paramètres, intimement liés, les plus couramment utilisés sont la granulométrie, la teneur en matière organique et la teneur en eau (Dauvin, 1997).

Comment procéder ?

Prélèvements de terrain

L'échantillonnage peut être effectué avec un carottier gradué, ce qui permet de prélever à des profondeurs déterminées. Généralement, les prélèvements de sédiments sont réalisés avec un carottier de diamètre 5 centimètres sur une profondeur de 5 centimètres et sont stockés en sac puis mis au congélateur. Il peut être utile de réaliser deux prélèvements, l'un pour la granulométrie et le second pour mesurer la teneur en eau et en matière organique présente dans le sédiment.

Traitement des prélèvements

Les prélèvements peuvent être analysés directement ou stockés au congélateur en attendant de pouvoir les traiter. Cette pratique permet d'éviter les pertes d'eau par évaporation (importante pour les mesures de la teneur en

eau du sédiment) et de couper les réactions métaboliques pouvant modifier les teneurs en matière organique.

Analyse granulométrique

On peut analyser la proportion des différents grains d'un prélèvement de sédiment en fonction de la taille des grains ou de leurs masses.

L'analyse par diffraction laser

L'analyse de la granulométrie des sédiments par diffraction du laser (diffraction de Mie et de Fraunhofer) est fondée sur la mesure de l'angle de diffraction du laser qui est inversement proportionnel à la taille de la particule (Syvitski, 1991). L'analyse est rapide et les résultats sont précis.

L'analyse pondérale par tamisage

Le prélèvement destiné à une analyse granulométrique est rincé sur un tamis maillé à 40 microns en vue de séparer les particules fines du reste du sédiment. Le lixiviat est stocké en récipient pendant 24 heures pour que les particules fines puissent sédimenter. Le recours à plusieurs récipients est parfois nécessaire pour bien rincer le prélèvement. L'eau est ensuite siphonnée et les particules fines sont placées à l'étude à 60°C pendant 48 heures, avec le reste du refus conditionné séparément.

Une fois sec, le refus est calibré sur une colonne vibrante composée de tamis de mailles de plus en plus petites du haut vers le bas. Les tamis sont vibrés mécaniquement pendant une période de temps et une amplitude variables, à évaluer en fonction du passage des sédiments d'un tamis à l'autre (généralement durant 15 à 30 minutes, permettant la séparation des particules selon leur taille). Les particules fines et les refus de chaque tamis de la colonne sont enfin pesés sur une balance de précision (10^{-3} gramme). La pesée est réalisée en deux fois, tamis plein et tamis vidé au pinceau. La différence entre les deux résultats donne la masse précise de la fraction de sédiment retenu par le tamis. Pour les particules fines, qui adhèrent souvent à la paroi du récipient, il est parfois nécessaire de peser le récipient, de le laver/sécher, puis de refaire la pesée.

Avantages de la méthode

Cette méthode (la plus ancienne) est aussi la plus utilisée car elle est la plus économique (en termes d'équipement). Il faut souligner le fait que les résultats de ces deux méthodes ne sont pas comparables. Il est en effet difficile de comparer une distribution pondérale et volumétrique lorsque les densités des particules ne sont pas homogènes.

Tableau II : classe de sédiment (selon la typologie EUNIS in Davies *et al.*, 2004), description de la colonne à tamis, correspondance des tailles de mailles réelles, mailles carrées, et référence AFNOR

classe (UNIS 2004)	maille réelle mm	maille carrée Mm	AFNOR no
Pebbles	20,000	-	(41)
Gravels	10,000	-	(40)
	8,190	6,300	39
	6,500	5,000	38
	5,200	4,000	37
Coarse sand	4,100	3,150	36
	3,250	2,500	35
	2,600	2,000	34
	2,080	1,600	33
	1,630	1,250	32
	1,300	1,000	31
Medium sand	1,040	0,800	30
	0,819	0,630	29
	0,650	0,500	28
	0,520	0,400	27
	0,410	0,315	26
	0,325	0,250	25
Fine sand	0,260	0,200	24
	0,208	0,160	23
	0,163	0,125	22
	0,130	0,100	21
	0,104	0,080	20
	0,082	0,063	19
Mud	0,065	0,050	18
	0,052	0,040	17

Tableau III : dénomination des sédiments selon la granulométrie utilisée dans la plupart des études (selon Wentworth, 1922)

	Argiles	<	39 μ m
39 μ m <	Silt	<	63 μ m
63 μ m <	sables très fins	<	125 μ m
125 μ m <	sables fins	<	250 μ m
250 μ m <	sables moyen	<	500 μ m
500 μ m <	sables grossiers	<	1 mm
1 mm <	sables très grossiers	<	2 mm
2 mm <	Graviers	<	4 cm
4 cm <	Cailloux	<	64 cm
64 cm <	Galets	<	256 cm
256 cm <	blocs		

Période et fréquence

Dans des zones stables, une seule analyse est nécessaire pour caractériser le sédiment. Cependant, dans les estuaires en voie d'ensablement, il peut être nécessaire de répéter l'opération à plusieurs reprises, chaque année, par exemple. Parfois aussi, la sédimentation est saisonnière et les éléments fins sont évacués à l'automne avec l'arrivée de marées plus fortes qu'en été. La connaissance des variations saisonnières ou de la composition du sédiment avant et après une tempête peut être importante à analyser

Conditions de réalisation/restriction

Il est indispensable de comparer des échantillons qui ont été prélevés à la même profondeur.

Résultats/types de données recueillies

Les résultats sont exprimés en pourcentage de la masse totale de l'échantillon.

Analyse granulométrique									
Site	BSB			Nbre de prélèvement analysés: 2 (Granulo, MO-Humidité)					
Etude	OLLMB			surface (cm²)		14,52			
Date prév.				Profondeur (cm)		5			
Station	3			Type de sédiment					
Colonne à renseigner									
Maille réelle	Maille Carrée	Module AFNOR	poids plein	poids vide	Sédiment tamisé				
					Poids	%	poids cum	%cum	
2,0	2	34	441,88	440,98	0,0	0,00%	0,9	100,00%	
2,08	1,8	33	425,08	424,97	0,08	0,09%	0,99	99,10%	
1,63	1,25	32	403,55	403,43	0,12	0,12%	1,11	99,01%	
1,3	1	31	399,98	399,82	0,13	0,13%	1,24	98,89%	
1,04	0,8	30	382,02	381,0	0,12	0,12%	1,36	98,76%	
0,85	0,5	28	366,54	366,24	0,3	0,30%	1,66	98,64%	
0,52	0,4	27	356,33	356,12	0,23	0,23%	1,89	98,34%	
0,41	0,315	26	349,74	349,26	0,46	0,46%	2,35	98,11%	
0,28	0,2	24	351,00	343,0	7,28	7,28%	9,63	97,65%	
0,183	0,125	22	410,86	334,84	78,02	76,05%	85,65	90,37%	
0,13	0,1	21	342,13	330,05	12,08	12,08%	97,73	14,32%	
0,104	0,08	20	325,41	323,97	1,44	1,44%	99,17	2,23%	
0,082	0,063	19	327,22	326,89	0,33	0,33%	99,5	0,79%	
0,069	0,05	18	322,88	322,74	0,14	0,14%	99,64	0,46%	
0,052	0,04	17	324,66	324,56	0,1	0,10%	99,74	0,32%	
Fds col			426,98	426,98	0,02	0,02%	99,76	0,22%	
Sec à part (pélites)					0,2	0,20%	99,96	0,20%	
total									
Remarques:									
Matière organique									
Poids creuset	Poids total	H Pd tot sec	Pd tot brûlé	% MO	% H2O				
98,26	258,92	221,6	220,77	0,00993	0,85586				
Particules fines									
Poids total plein	Poids total v	Poids Part fine							
434,69	434,79	0,2							
mediane	quartile25	quartile75	indice trISO	l. dissimétrie	l. d'asymétrie				
0,112	0,104	0,120	1,247	0,00000	0,994590				

Figure 14 : exemple de feuille de calcul de la granulométrie

Analyse des données/exploitation statistique des résultats

À partir de la donnée granulométrique obtenue, on peut calculer plusieurs paramètres caractéristiques de la station :

- la médiane (Md), diamètre égal à celui de la moitié pondérale des grains),
- les modes principaux (classes granulométriques les plus fréquentes),
- la moyenne qui est calculée entre les premier et troisième quartiles,
- le premier quartile (Q1, diamètre égal à celui de 25 % des grains),
- le troisième quartile (Q3, diamètre égal à celui de 75 % des grains),
- le taux de pélites (pourcentage de particules inférieures à 63 mm),
- l'indice de Task, ou indice de dispersion, $So = Q1/Q3$, qui caractérise la dispersion des grains par rapport à la médiane. Plus ce rapport est proche de 1, plus le sédiment est trié, plus il augmente, plus la dispersion des tailles est grande).
- la dissymétrie, $Sk = (Q1 + Q3)/2 - Md$, qui mesure le degré d'asymétrie de la dispersion,

- l'étalement dimensionnel tient compte des dimensions de la particule la plus grande et la plus petite. L'indice est d'autant plus grand que le sédiment est composé de particules de tailles très différentes.
- le classement ajoute une notion de tri sélectif des particules, dont les formes et tailles sont liées à l'hydrodynamisme,
- la normalité des distributions (Kurtosis) est un indice de classement. Plus les valeurs sont fortes, plus l'histogramme de fréquences est étroit, mieux les valeurs sont classées.
- le tri est également un indice de classement, qui permet d'apprécier le rôle de la fraction grossière ou de la fraction fine,
- la symétrie (Skewness) est positive s'il y a prépondérance des éléments grossiers, négative dans le cas contraire,
- le facteur hydrodynamique (Weydert, 1973) caractérise l'aptitude au transport. Les valeurs positives concernent les sédiments en transport, les valeurs négatives affectent les sédiments peu mobiles, stables.

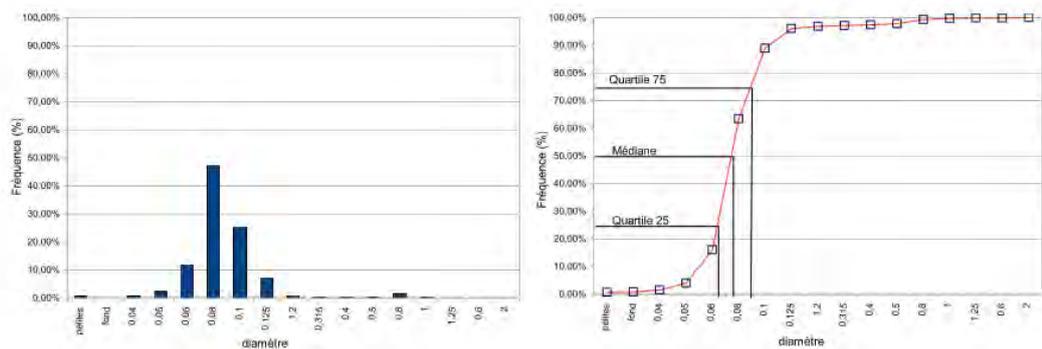


Figure 15 : représentation graphique d'une analyse granulométrique d'un sable fin ; et histogramme de fréquence des classes granulométrique et courbe cumulative pondérale

Tableau IV : classement des sédiments selon l'indice de Trask

S_0 de Trask $(Q75/Q25)^{1/2}$	Classement
1 à 1,17	très bien classe
1,17 à 1,2	bien classé
1,2 à 1,35	assez bien classé
1,35 à 1,87	Moyennement bien classé
1,87 à 2,75	Mal classé
> 2,75	Très mal classé

Tableau V : valeurs de l'indice de symétrie

indice de symétrie Sk	Symétrie
1 à 0,3	très asymétrique vers les particules fines
0,3 à 0,1	asymétrique vers les particules fines
0,1 à -0,1	Symétrique
-0,1 à -0,3	asymétrique vers les particules grosses
-0,3 à -1	très asymétrique vers les particules grosses

Teneur en matière organique

La matière organique du sédiment provient de la production primaire benthique et des apports continentaux (Riera & Richard, 1996). La méthode de la perte au feu est utilisée pour calculer cette teneur en matière organique du sédiment. Le prélèvement est tout d'abord pesé humide pour déterminer son taux d'humidité, puis placé à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Il est ensuite pesé avant son passage au four à 450°C pendant 4 heures. La différence de poids avec le poids avant passage au four indique la quantité de matière organique présente dans le sédiment qui a brûlé.

Il est considéré par IFREMER que pour Marennes-Oléron, le pertuis Breton, la baie de Bourgneuf et l'estuaire de Loire, cette méthode (perte au feu) entraîne la perte de l'eau de constitution des argiles et donc une surestimation possible du taux de matière organique. Un coefficient de correction pour chaque site existe et doit être appliqué (Barillé-Boyer *et al.*, 2003).

Teneur en eau

De nombreux auteurs ont mis en évidence un lien entre le rythme d'ingestion des proies et l'humidité du sédiment (Goss-Custard, 1984). La teneur en eau est une mesure facile à réaliser (par une différence entre le prélèvement frais et après passage à l'étuve) et est exprimé en % par rapport au sédiment sec. Néanmoins l'interprétation des résultats reste souvent délicate, car les prélèvements sont rarement effectués dans les mêmes conditions vis-à-vis de la marée (même temps après son exondation).

Autres variables mesurables

D'autres paramètres peuvent être mesurés à partir des prélèvements de sédiments. Le taux de CaCO₃ peut être mesuré par la méthode du calcimètre Bernard. Cette technique peut se pratiquer sur un échantillon brut ou sur des fractions séparées du même échantillon (fraction fine inférieure à 40µm, fraction sableuse, dont la fraction grossière – supérieure à 1 milli-

mètre – a été éliminée afin de réduire l'hétérogénéité du sédiment, liée à la présence de débits coquilliers).

La salinité est un paramètre important dans la répartition des espèces de benthos. Pour ces espèces, c'est le niveau de salinité de l'eau interstitielle qui importe. Ce paramètre peut être mesuré au sein du sédiment en creusant le sédiment et en mesurant la salinité de l'eau de remplissage du trou.

La pénétrabilité du sédiment influence non seulement la densité et la composition en espèces de benthos, mais également le taux de succès de capture par les limicoles (Myers *et al.*, 1980). Cette variable se mesure à l'aide d'un pénétromètre, appareil utilisé en pédologie, qui mesure la pression nécessaire (en fonction de la composition et de la fermeté du substrat) pour s'enfoncer d'une profondeur donnée (que l'on peut fixer par exemple en fonction de la taille des becs des limicoles).

Liste du matériel minimum de terrain nécessaire (cas d'un estran meuble accessible à pied)

- GPS,
- appareil photo numérique
- planche de terrain, fiche de relevés, crayon,
- carottier de diamètre 15 cm marqué à 25 cm de profondeur d'enfouissement,
- carottier de diamètre 5 cm marqué à 5 cm de profondeur d'enfouissement, équipé d'un système de piston pour faciliter l'extraction de la carotte de sédiment,
- tamis maillé 1mm,
- pinceau,
- flacons rigides et opercules d'un volume variable pour différents volumes de refus,
- sacs congélation,
- marqueur,
- étiquettes d'identification des prélèvements.

Conseils de prélèvements :

- veiller à ne pas marcher sur la zone à échantillonner,
- rincer le carottier et le tamis entre chaque répliat,
- attention aux sorties et/ou entrées d'eau par le haut du tamis pendant le tamisage,
- utiliser des outils adaptés au transfert des refus de tamis vers les flacons, sans détérioration de la macrofaune benthique (pinceau, petite cuillère, pipette d'eau, entonnoir),
- double étiquetage des contenants (intérieur & extérieur) : date, identifiant de la station et n° du répliat.

Filtrer l'eau de mer entrant dans la préparation de la solution formolée afin de ne pas introduire d'organisme dans les prélèvements.

Références bibliographiques

- ADAM P. (1990) *Saltmarsh Ecology*. Cambridge University Press ed., Cambridge, 461 p.
- ALLEN G. P. & KLINGELBIEL A. (1974) La sédimentation estuarienne : exemple de la Gironde. *Bull. Centre Rech. Pau*, SNPA, 8 : 263-293.
- ALLER R. C. (1982) The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In MCCALL P. L. & TEVESZ M. J. S. (eds.) *Animal-Sediment relations, the biogenic alteration of sediments*. Plenum Press, New York & London: 53-104.
- ANTHONY E. J. (2000) Marine sand supply and Holocene coastal sedimentation in northern France between the Seine estuary and Belgium. In: PYE K. & ALLEN J. R. L. (eds) *Coastal and Estuarine Environments - Sedimentology, Geomorphology and Geoarchaeology. Special Publications of the Geological Society of London*, 175: 87-97.
- ANTHONY E. J. & ORFORD J. (2002) Between wave- and tide-dominated coasts: the middle ground revisited. *Journal of Coastal Research*, Special Issue, 36: 8-15.
- ANTHONY E. J. & HEQUETTE A. (2005) The role of shoreface sand supply in a eolian dune development on the North Sea coast of France. In BAETEMAN C. (ed.) *Late Quaternary coastal changes: sea-level, sedimentary forcing and anthropogenic impact*. Joint INQUA-IGCP project 495 Conference, Dunkerque:12-13.
- ANTHONY E. J., DOLIQUE F. & REICHMÜTH B. (2002) La cellule sédimentaire : application à une plage mégatidale mixte de galets et de sables. *Journal de Recherche océanographique*, 27 : 242-245.
- ANTHONY E. J. (2009) *Shore Processes and their Palaeoenvironmental Applications*. Developments in Marine Geology Volume 4. Elsevier Science, Amsterdam, 519 p.
- BACHELET G., BOUCHER G. & HILY C. (1997) Principales caractéristiques des substrats meubles. In DAUVIN J.-C. (éd.) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*. Laboratoire de biologie des invertébrés marins et malacologie-IEGB / MNHN, Paris : 49-57.
- BARDAT J., BIORET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GÉHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G., TOUFFET J. (2004) *Prodrome des végétations de France*. Publications scientifiques du MNHN, Paris, 171 p.
- BARILLÉ-BOYER A. L., BARILLÉ L., MASSÉ H., RAZET D. & HÉRAL M. (2003) Correction for particulate organic matter as estimated by loss on ignition in estuarine ecosystems. *Est., Coast. & Shelf Sc.*, 58: 147-153.
- BASTIDE J. (2011) *Morphodynamique et enjeux d'aménagement des franges littorales d'un estuaire macrotidal tempéré : la baie de Somme, Picardie, France*. Thèse de doctorat de géographie physique, Université de Dunkerque, 333 p.
- BEAUCHAMP P. de (1914) *Les grèves de Roscoff*. Paris, Éd. L'Homme Moderne, 270 p.

- BEEFTINK W. G. (1965) De zoutvegetatie van Z.W.-Nederland, beschouwd in Europees verband. *Landbouwhogeschool Wageningen*, 65: 1-167.
- BEEFTINK W. G. (1966) Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the south-western parts of the Netherlands. *Wentia*, 15: 83-108.
- BEEFTINK W. G. (1977) The coastal saltmarshes of Western and Northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In CHAPMAN V. J. (ed.) *Ecosystems of the World*. 1, *Wet coastal ecosystems*. Amsterdam, Elsevier Scientific Publishing Company: 109-155.
- BISSARDIN M. & GUIBAL L. (1997) *CORINE Biotopes – Types d’habitats Français*. ENGREF, 217 p.
- BOADEN P. J. S. & SEED R. (1985) *An introduction to coastal ecology*. Tertiary Level Biology, Blackie USA, Chapman & Hall, New York, 218 p.
- BONNOT-COURTOIS C., LE RHUN J. & LEVASSEUR J.-E. (1997) *Études complémentaires pour le modèle hydrosédimentaire des abords du Mont-Saint-Michel. Évolution géomorphologique des herbues entre La Chapelle-Sainte-Anne et la pointe de Roche-Torin*. Mission Mont Saint-Michel. DDE Manche/ Lab. de Géomorphologie EPHE, Rapport, 58 p.
- BONNOT-COURTOIS C. & LEVASSEUR J.-E. (2000) *Contribution à la connaissance de la dynamique des herbues*. Projet de rétablissement du caractère maritime du Mont-Saint-Michel, Études en environnement, 5. Rapport final, EPHE, Dinard/université Rennes 1/UMR Prodig, Paris/DDE 50, 196 p.
- BONNOT-COURTOIS C. & LEVASSEUR J.-E. (2002) *Reconnaissance de la limite terrestre du domaine maritime. Intérêt et potentialités de critères morphosédimentaires et botaniques*. Rapport ministère de l’Équipement des Transport & du Logement/CETMEF/RIVAGES, 160 p.
- BONNOT-COURTOIS C., POPULUS J., LI X., PANIZZA A. & TOUPOINT N. (2007) Actualisation de la cartographie morpho-sédimentaire de l’estran en baie du Mont Saint-Michel. *11^{ème} Congrès français de sédimentologie, Caen, Publ. ASF*, 57 : 35.
- BONNOT-COURTOIS C., CALINE B., LIVAS B., GUERIN O., WEILL P., TESSIER B. & MOUAZE D. (2009) Niveaux de submersion et dynamique des cordons coquilliers en baie du Mont-Saint-Michel. *12^{ème} Congrès français de sédimentologie, Rennes, Publ. ASF.*, 64 : 46.
- BONNOT-COURTOIS C., LIVAS B., DESGUEE R., GUERIN O. & LEVASSEUR J.-E. (2009) Accrétion sédimentaire et progression des schorres aux abords du Mont-Saint-Michel. *12^{ème} Congrès français de sédimentologie, Rennes, Publ. ASF*, 64 : 47.
- BRAY M. J., CARTER D. J. & HOOKE J. M. (1995) Littoral cell definition and budgets for central southern England. *J. of Coast. Res.*, 11: 381-400.
- Cahiers d’habitats Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaire*. (2001-2005) Paris, La Documentation française, 6 vol., <http://natura2000.environnement.gouv.fr/habitats/cahiers.html>
- CHAPMAN V. J. (1974) *Salt marshes and Salt deserts of the World*. Lehre, Von J. Cramer ed., 392 p. + suppl. 102 p.

- CLAUSTRES G. & LEMOINE C. (1980) *Connaître et reconnaître la flore et la végétation des côtes Manche-Atlantique*. Rennes, Éd. Ouest-France, 332 p.
- CLEMENTS F. E. (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institute of Washington, 242, 453 p.
- COLLIGNON J. (1991) *Écologie et biologie marines, introduction à l'halieutique*. Bibliothèque de l'Institut français d'aide à la formation professionnelle maritime, Masson, Paris, 298 p.
- CORILLION R. (1971) *Notice détaillée des feuilles armoricaines. Phytogéographie et végétation du Massif armoricain. Carte de végétation de la France au 200 000^{ème}*. Paris, Éd. CNRS, 197 p.
- DALRYMPLE R. W., ZAITLIN B. A. & BOYD R. (1992) Estuarine facies models: conceptual basis and stratigraphic implications. *Journal of Sedimentary Petrology*, 62: 1130-1146.
- DALRYMPLE R. W. & CHOI K. (2007) Morphologic and facies trends through the fluvial-marine transition in tide-dominated depositional systems: A schematic framework for environmental and sequence-stratigraphic interpretation. *Earth-Science Reviews*, 81: 135-174.
- DANAIS M. & LEGENDRE C. (1994) *Domaine Public Maritime. Charte de gestion des herbues de la baie du Mont-Saint-Michel*. Caen, Association régionale pour la promotion de l'environnement et de l'architecture, 70 p.
- DAUVIN J.-C. (1997) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*. Laboratoire de biologie des invertébrés marins et algacologie–Service du patrimoine naturel / IEGB / MNHN, Paris, 376 p.
- DAVIES C. E., MOSS D. & HILL M. O. (2004) *EUNIS habitat classification revised 2004*. European Environment Agency, 310 p.
- DE WILDE P. A. W. J. & BERGHUIS E. M. (1979) Cyclic temperature fluctuations in a tidal mud-flat. In NAYLOR E. & HARTNOLL R.G. (eds.) *Cyclic phenomena in marine plants and animals*. Pergamon Press Ltd, New York: 435-442.
- DECROCK E. (1914) *Esquisse phytogéographique d'un coin de Provence*. Marseille, Encyclopédie du département des Bouches-du-Rhône, XII.
- DEN HARTOG C. (1959) The epilithic algal communities occurring along the coasts of Netherlands. *Wentia*, 1: 1-241.
- DU RIETZ G. E. (1932) Zur Vegetationökologie der ostswedischen Küstenfelsen. *Beiheft zum Botanische Zentralblatt*, 49: 61-112.
- ESSELINK P. & ZWARTS L. (1989) Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress*, 56: 243-254.
- FELDMANN J. (1937) Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. *Revue Algologique*, 10 : 1-339.
- FERNS P. N. (1983) Sediment mobility in the Severn Estuary and its influence upon the distribution of shorebirds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 331-340.

- GÉHU J.-M. (1975) Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français. In *Colloque phytosociologique*, IV, *La végétation des vases salées*, Lille, Éd. Cramer : 395-462.
- GÉHU J.-M. (1979) *Étude phytocoenotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés salés et saumâtres de la façade atlantique française. Rapport de synthèse*. Ministère de l'Environnement et du Cadre de vie. M.E.R., convention n° 7729. Faculté de pharmacie, université de Lille 2, station de phytosociologie Bailleul, 514 p. 2 cartes.
- GILLNER V. (1960) Vegetations – und standorts – untersuchungen in den strandwiesen der schwedische westküste. *Acta Phytogeographica Suecica*, 43: 1-198 + pl. h.t.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1970) Factors affecting the diet and feeding rate of the Redshank (*Tringa totanus*). In WATSON A. (ed.) *Animal populations in relation to their food resources*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh: 101-110.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L. (ed.) *Shorebirds: migration and foraging behavior. Behavior of marine animals*, 6: 233-270.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1985) Intakes rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L. (eds.) *Shorebirds: Migration and Foraging Behavior*. Behavior of Marine Animals Series, 6: 233-270.
- GRAVESEN P. (1972) Plant communities of salt-marsh origin at Tipperne, Western Jutland. *Saertry af Botanisk Tidsskrift*, 64: 1-32.
- GUILCHER A. (1954) *Morphologie littorale et sous-marine*. Paris, PUF., 216 p.
- HOLLAND M. M. & RISSER P. G. (1991) The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments. In HOLLAND M. M., RISSER P. G. & NAIMAN R. J. (éd.) *Ecotones*. New-York, Chapman et Hall: 1-7.
- HULSCHER J. (1996) Food and feeding behaviour. In GOSS-CUSTARD J. D. (ed.) *The Oystercatcher, from individuals to populations*. Oxford University press, Oxford: 7-29.
- Interpretation manual of European Union Habitats*. (2003) Version EUR 27. Commission européenne, DG Environnement, 127 p.
- JACQUET J. (1949) *Recherches écologiques sur le littoral de la Manche. Les prés salés et la Spartine de Townsend. Les estuaires. La Tangue*. Encyclopédie biogéographique et écologique, Paris, Éd. Lechevalier, 374 p.
- KALEJTA B. & HOCKEY P. A. R. (1991) Distribution, abundance and productivity of benthic invertebrates at the Berg River Estuary, South Africa. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 33: 175-191.
- KENNEDY V. S. (1980) *Estuarine perspective*. Academic Press, London, 533 p.
- KYLIN H. (1918) Svenska Västkustens algregioner. *Svensk Botanik Tidsskrift*, 12: 65-90.
- LAMOUROUX J. V. F. (1825) Distribution géographique des productions aquatiques : hydrophytes des eaux salées. In BORY de SAINT-VINCENT de, *Dictionnaire classique d'Histoire naturelle*, VII, Paris : 245-251.

- LAMOUREUX J. V. F. (1826) Mémoire sur la géographie des plantes marines. *Annales de sciences naturelles*, VII : 60-82.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (1999) *Paramètres influençant la répartition spatiale des limicoles en hivernage : sédiment et parasites*. Thèse de biologie de l'université de Rennes 1, 371 p.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S., CHÉPEAU Y. & MAHÉO R. (1999) Choix des sites d'alimentation nocturne par les Avocettes de la presqu'île guérandaise (France). *Alauda*, 67 : 1-13.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. & TRIPLET P. (2004) Influence des caractéristiques sédimentaires des substrats meubles intertidaux sur le comportement alimentaire des limicoles. *Alauda*, 72 : 11-21.
- LE HIR M. (2002) *Les champs de blocs intertidaux à la pointe de Bretagne (France). Biodiversité, structure et dynamique de la macrofaune*. Brest, université Bretagne occidentale.
- LEFEUVRE J.-C. (1996) Effects of environmental change on european salt marshes. Rapport final, vol. 2, *Laboratoire d'Evolution des systèmes naturels et modifiés. Université de Rennes 1, Muséum National d'Histoire Naturelle* 251 p.
- LEFEUVRE J.-C., MOUTON J.-P. & MAUXION A. (2009) *L'Histoire de la baie du Mont-Saint-Michel et de son abbaye*. Éd. Ouest France, Rennes, 287 p.
- LEONARD L. A. & CROFT A. L. (2006) The effect of standing biomass on flow velocity and turbulence in *Spartina alterniflora* canopies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69: 325-336.
- LEVASSEUR J.-E. (1970) Végétation hygrophile de la Palue de Tréguennec. Note préliminaire sur les étages et les séries de végétation. *Botanica Rhedonica*, A, 7 : 73-106.
- LEVASSEUR J.-E. (1971) Évolution d'une végétation littorale dans le centre-ouest de la baie d'Audierne. *Botanica Rhedonica*, A, 10 : 251-292.
- LEVOY F., ANTHONY E. J., MONFORT O. & LARSONNEUR C. (2000) The morphodynamics of megatidal beaches in Normandy, France. *Marine Geology* 171: 39-59.
- LEWIS J. R. (1964) *The Ecology of Rocky Shores*. London, The English Universities Press Ltd. ed., 323 p.
- MARION C. (2007) *Processus de sédimentation fine en milieu estuarien macrotidal: approche trans-disciplinaire et pluri-échelle ; application à l'estuaire de l'Authie, Nord de la France*. Thèse de doctorat, université du Littoral Côte-d'Opale, Dunkerque.
- MASSART J. (1907) Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. *Bulletin Société Royale Belge*, XLIV : 59-73.
- MAY J. P. & TANNER W. F. (1973) The littoral drift power gradient and shorelines changes. In COASTES D. R. E (ed.) «*Coastal geomorphology* ». University of New York, Bringhampton: 43-60.
- MOREIRA F. (1993) Macrohabitat selection by waders in the Tagus estuary (Portugal). *Portugaliae Zoologica*, 2: 1-15.
- MOURITSEN K. N. (1994) Day and night feeding in Dunlins *Calidris alpina*: choice of habitat, foraging technique and prey. *J. Avian Biol.*, 25: 55-62.

- MYERS J. P., WILLIAMS S. L. & PITELKA F. A. (1979) Methods and preliminary results for experimental studies of foraging shorebirds. *Wader study Group Bulletin*, 26: 41-43.
- MYERS J. P., WILLIAMS S. L. & PITELKA F. A. (1980) An experimental analysis of prey availability for Sanderlings (Aves: *Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Canadian J. of zoology*, 58: 1564-1574.
- MYERS J. P., WILLIAMS S. L. & PITELKA F. A. (1980) An experimental analysis of prey availability for Sanderlings (Aves : *Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Can. J. Zool.*, 58: 1564-1574.
- NIENHUIS P. H. (1975) *Biosystematics and ecology of Rhizoclonium riparium (Roth) Harv.* (Chlorophyceae, Cladophorales). *In the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt*. Thèse, univ. Groningen, 240 p.
- PASKOFF R. (1993) *Les littoraux : impact des aménagements sur leur évolution*. Paris, Masson, 256 p.
- PENTECOST A. (1990) Lichen and moss communities on rocky coasts. *In VAN DER MAAREL E. (ed.) Ecosystems of the World; Dry coastal ecosystems; Polar regions and Europe*. Amsterdam, Elsevier, 2A: 195-205.
- PERES J.-M. (1961) *Océanographie biologique et biologie marine*. t. I. *La vie benthique*. Paris, PUF, 541 p.
- PIENKOWSKI M. W. (1981) How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. *In JONES N. V. & WOLFF W. J. Feeding and survival strategies of estuarine organisms, Marine science*, 15: 179-192.
- PINOT J.-P. (1998) *La gestion du littoral*. 2 vol. t. I, *Littoraux tempérés : côtes rocheuses et sableuses* ; t. II, *Littoraux tempérés : littoraux vaseux et embouchures*. Paris, Institut océanographique, 759 p.
- PRITCHARD D. W. (1955) Estuarine circulation patterns. *Proc. Americ. Soc. Civ. Engin.*, 81: 1-11.
- PRUVOT G. (1894) Essai sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banyuls de la plaine du Roussillon au golfe de Rosas. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 3^{ème} sér., II : 599-672.
- QUAMMEN M. L. (1982) Influence of subtle substratum differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Mar. Biol.*, 71: 339-343.
- QUÉNEC'H DU S. (1994) *Répartition spatio-temporelle des limicoles hivernants de la baie du Mont-Saint Michel*. Thèse de doctorat vétérinaire, faculté de médecine de Nantes.
- RANWELL D. S. (1972) *Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes*. London, Chapman and Hall ed., 258 p.
- RIERA P. & RICHARD P. (1996) Isotopic Determination of Food Sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the Estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42: 347-360.
- ROUX P. (1998) *Rapport sur les niveaux de la mer aux abords du Mont-Saint-Michel. Données de 1884 à 1998*. Mission Mont-Saint-Michel DDE Manche, Rapport mars 1998. 69 p.
- RUSSELL G. (1973) The « litus » line: a re-assessment. *Oikos*, 24: 158-161.

- SERNANDER R. (1917) De Nordeuropeiska Hafvens Växtreioner. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 11: 72-124
- SJÖSTEDT L. G. (1928) Littoral and supralittoral studies on the Scanian shores. Undersökningar över Öresund. *Lunds Univ. Arsskr.*, 24: 1-36.
- SMIT C. J. (1980) Production of biomass by invertebrates and consumption by birds in the Dutch Wadden Sea area. In SMIT C. J. & WOLFF W. J. (eds), *Birds of the Wadden Sea*: 290-301.
- SNELGROVE P. V. R. & BUTMAN C. A. (1994) Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and marine biology: an annual review*, 32: 111-177.
- STEPHENSON T. A. & STEPHENSON A. (1949) The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 38: 289-305.
- SYVITSKI J. P. M. (1991) *Principles, Methods and Application of Particle Size Analysis*. New York, Cambridge University Press.
- TRIPLET P. (1994) Stratégie alimentaire de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage*, 11 : 235-248.
- TRIPLET P. & MAHÉO R. (2000) L'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* hivernant en France : évolution des effectifs et modalités d'occupation de l'espace. *Alauda*, 68 : 109-122.
- VAILLANT L. (1891) Nouvelles études sur les zones littorales. *Annales de sciences naturelles (Zoologie)*, série 7, 12 : 39-50.
- VERGER F. (1968) *Marais et wadden du littoral français*. Bordeaux, Biscaye Frères, 541 p.
- WENTWORTH C. K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30: 377-392.
- WEYDERT P. (1973) Morphologie et sédimentologie de la partie méridionale du grand récif de Tuléar (SW Madagascar) : les ensembles sédimentaires de la pente interne. *Tethys supp.*, 5 : 133-156
- WOLANSKI E. (2007) *Estuarine Ecohydrology*. Elsevier, 157 p.
- WOLFF W. J. (1973) The estuary as an habitat. An analysis of data of soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zoologische Verhandelingen Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden*, 126: 1-242.
- YATES M. G., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S., LAKHANI K. H., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CLARKE R. T., RISPIN W. E., MOY I., YATES T., PLANT R. A. & FROST A. J. (1993) Sediment characteristics, invertebrate densities and shorebirds densities on the inner banks of the Wash. *J. Appl. Ecology*, 30: 599-614.

Chapitre II : Les invertébrés, proies des limicoles

Les invertébrés des estrans meubles et rocheux Alain PONSERO & Anthony STURBOIS	85
Les crustacés, proies des oiseaux Mustapha AKSISSOU & Younes SAOUD	101
Stratégies d'échantillonnage du benthos Alain PONSERO & Anthony STURBOIS	103
Prélever le macrobenthos Alain PONSERO & Anthony STURBOIS	107
Localiser les stations de prélèvements Alain PONSERO & Anthony STURBOIS	113
Connaître la profondeur d'enfouissement des annélides et des bivalves Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET	119
Procéder aux mesures des invertébrés benthiques Alain PONSERO & Anthony STURBOIS	123
Déterminer la biomasse des individus Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET	125
Traiter les données Alain PONSERO & Anthony STURBOIS	131
Établir une cartographie des espèces benthiques Patrick TRIPLET, Stéphanie VILAIN & Alain PONSERO	135

Les invertébrés des estrans meubles et rocheux

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Le benthos

Le terme benthos regroupe l'ensemble des organismes vivant en relation étroite avec les fonds subaquatiques (marins ou dulcicoles). Il regroupe notamment le phytobenthos (végétaux, dont les algues et les phanérogames) et le zoobenthos (animaux) (Dauvin, 1997). Il est possible de distinguer l'épibenthos, qui vit en surface, de l'endobenthos qui se situe dans la couche de sédiment.

Les organismes benthiques sont classés en fonction de leur taille. Les limites de classes sont déterminées et standardisées en fonction des mailles de tamis utilisés pour leur récolte. On distingue :

- le microbenthos, de taille inférieure à 63 μm ,
- le macrobenthos, de taille supérieure à 1 mm,
- le méiobenthos, de taille comprise entre 1 mm et 63 μm (0,063 mm).

Le microphytobenthos est l'une des principales composantes de la production primaire des vasières intertidales (Colijn & de Jonge, 1984 ; Blanchard & Cariou-Le Gall, 1994 ; Guarini *et al.*, 2000) et des estuaires (Moderan, 2010). Les microalgues benthiques constituent le biofilm à la surface des sédiments (algues eucaryotes photosynthétiques, essentiellement diatomées). Elles sont capables de migrer à la surface pour photosynthétiser durant l'émersion (Serôdio *et al.*, 1997). Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études se sont intéressées à la quantification de la production primaire benthique et à son devenir dans le réseau trophique (Riera *et al.*, 1996 ; Guarini *et al.*, 2000 ; Leguerrier *et al.*, 2003 ; Leguerrier, 2005).

Si le sujet est mieux connu pour les macroinvertébrés et les poissons, la consommation du biofilm par les limicoles a, jusqu'à présent, été peu étudiée. D'importants volumes ont pourtant été observés dans l'estomac de certaines espèces de bécasseaux (Mathot *et al.*, 2010), ce qui pourrait fournir jusqu'à 50 % des ressources (Kuwaé *et al.*, 2008).

Le méiobenthos comprend les protozoaires et de petits métazoaires. Il colonise l'eau interstitielle des particules de sédiments. Il joue un rôle important et maintenant reconnu dans le fonctionnement des écosystèmes marins. On différencie la méiofaune vraie ou permanente composée d'espèces qui appartiennent durant tout leur cycle de vie à la méiofaune, du méiobenthos temporaire qui est composé des stades juvéniles du macrobenthos (Bachelet, 1987). Le méiobenthos comprend 22 des 33 phylums du règne animal (protozoaires, cnidaires, turbellariés, crustacés...) et constitue un véritable réservoir de biodiversité. Les nématodes peuvent constituer jusqu'à 85 % de la densité moyenne de la méiofaune (Montagna *et al.*, 1995) et présentent des productivités (rapports P/B) relativement élevées (Warwick & Price, 1979). Dans la baie de Marennes-Oléron, l'interaction trophique microphytobenthos-nématodes a pu être définie comme l'une des voies privilégiées dans les transferts de matière et d'énergie vers les échelons supérieurs (Riera *et al.*, 1996). Outre sa contribution aux flux d'énergie et à la dégradation de la matière organique, le méiobenthos constitue une source de nourriture pour de nombreuses espèces dépositives du macrobenthos (Coull *et al.*, 1979) ou des poissons, notamment des poissons plats (Leguerrier, 2005).

Le macrobenthos est un élément clef du fonctionnement des écosystèmes estuariens ou intertidaux. Sa contribution aux cycles trophique et biogéochimique est essentielle au fonctionnement des écosystèmes littoraux (Dame, 1996). De nombreux auteurs ont mis en évidence le rôle prépondérant du macrobenthos dans les réseaux trophiques benthiques et pélagiques (Goss-Custard, 1980 ; Baird *et al.*, 1985 ; Goss-Custard, 2006), et en particulier son importance nutritionnelle pour l'avifaune. En regard de la part occupée par le macrobenthos dans l'alimentation des limicoles, la suite de ce chapitre lui sera entièrement consacrée.

Les caractéristiques des peuplements macrobenthiques

La zone intertidale, zone de balancement des marées, ou encore estran, est la zone du littoral qui subit l'alternance du flux et du reflux de la mer. Elle est donc limitée par les niveaux de hautes et basses mers des plus fortes marées de vives-eaux. Si le milieu marin est connu pour être un milieu de vie relativement stable par rapport au milieu terrestre, la zone intertidale peut, en revanche, être vue comme un milieu de vie extrême, du fait de son instabilité à différentes échelles de temps. Un simple cycle de marée entraîne notamment, sur 12 heures, des variations de la salinité, du taux d'humidité, de la température, de l'accessibilité à l'oxygène. L'ampleur et le sens de ces

variations dépendent du cycle saisonnier. En hiver, le retrait de la mer expose l'estran au gel et à de fortes baisses de salinité par les précipitations. En été, la forte évaporation augmente la salinité. Les élévations de température y sont importantes et le retour de l'onde de marée peut provoquer un choc thermique. Face à ces contraintes, les espèces d'estran meuble ont la possibilité de s'enfoncer dans le sédiment. Les espèces des estrans rocheux ont également développé des adaptations morphologiques et physiologiques.

De nombreux facteurs d'origine naturelle influent sur la composition des communautés benthiques : type de substrat, profondeur, exposition à la houle et aux courants, température, turbidité et conditions de lumière, composition chimique de l'eau... L'action de ces multiples contraintes s'exprime par l'étagement des communautés benthiques qui a été décrit aussi bien en milieux rocheux (Fischer-Piette, 1932) qu'en substrats meubles (Salvat, 1964). Le type de substrat détermine très largement la composition spécifique des peuplements de la macrofaune intertidale.

Les peuplements des substrats meubles

La distribution des biocénoses des substrats meubles intertidaux résulte essentiellement de l'influence conjointe de deux facteurs : l'hydrodynamisme et le niveau hypsométrique par rapport à la marée. L'exposition aux agents dynamiques (houle, courants, vents dominants) détermine directement la dimension des particules sédimentaires. Ainsi, à un fort hydrodynamisme sont associés des sédiments grossiers, propres, à porosité élevée et à dessiccation potentielle rapide. À l'opposé, à un hydrodynamisme faible correspond des sédiments fins, vaseux, riches en matière organique, colmatés et bien humectés.

La présence (ou non) de particules fines entraîne une cohésion plus ou moins élevée du sédiment, ce qui peut avoir des conséquences sur la composition benthique. La présence de particules fines permet la construction de terriers ou de galeries, propices à une endofaune tubicole. À l'opposé, l'envasement limite l'enfouissement d'espèces vagiles.

Les systèmes estuariens : reliant les fleuves à la mer, les estuaires représentent la forme la plus classique de transition entre le domaine continental et le domaine marin. C'est une zone de mélange entre les eaux marines salées et les eaux douces fluviales. Le gradient de salinité joue ici un rôle prépondérant dans le zonage des biocénoses. En effet, dans les estuaires, les espèces doivent être capables de résister à de larges gammes de salinité. Ainsi, la présence d'espèces typiquement marines ou typiquement dulçaquicoles est généralement accidentelle et le cortège faunistique est typiquement estuarien (Ysebaert, 2000).

Selon leur degré d'exposition aux agents dynamiques, les estrans sont dits de mode battu, semi battu ou abrité (Salvat, 1964). Cette exposition peut être également différente selon le niveau de marée et un gradient d'affinement du sédiment s'observe généralement du haut vers le bas de l'estran. Sur le plan biologique, le passage du mode battu au mode abrité (comme celui du haut vers le bas estran) se traduit généralement par une augmentation de l'abondance et surtout de la biomasse du macrobenthos en raison :

- d'un accroissement de la disponibilité en nourriture,
- d'un enrichissement spécifique correspondant au passage de biocénoses dominées par des espèces opportunistes (crustacés amphipodes ou isopodes) au régime détritivore ou carnivore,
- de biocénoses plus stables dominées par des annélides polychètes et des mollusques bivalves au régime suspensivore ou dépositivore.

La répartition des peuplements benthiques suit généralement une distribution en ceintures. Les principales biocénoses littorales de la Manche, de la mer du Nord et de l'océan Atlantique sont décrites, par exemple, dans Dauvin (1997).

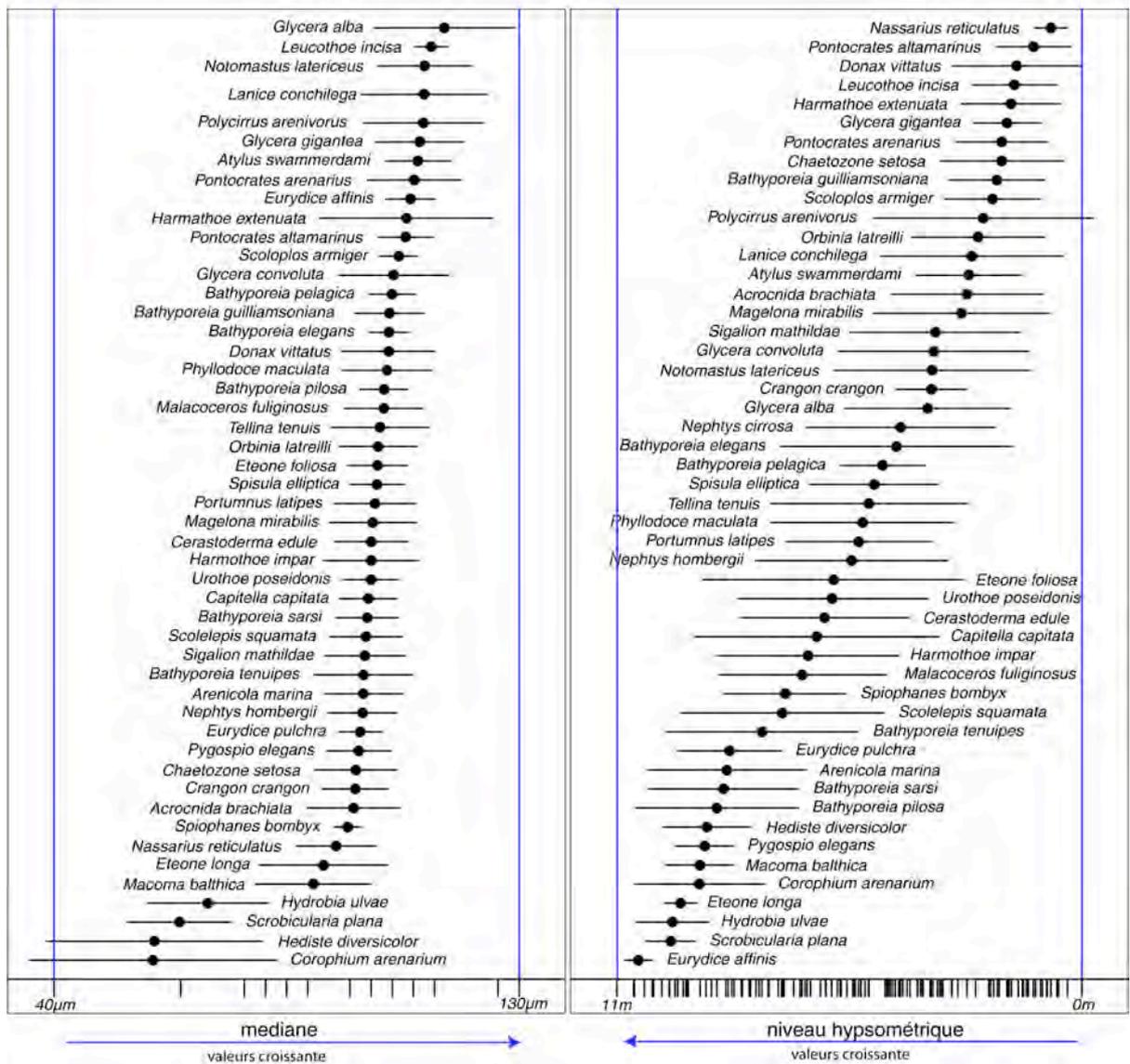


Figure 1 : exemple de préférendum des espèces benthiques de la baie de Saint-Brieuc, en fonction de niveau hypsométrique et de la granulométrie (ici, la mesure de la médiane)

La particularité d'un sédiment meuble est qu'il influence directement la composition du peuplement macrobenthique qui influence les propriétés physico-chimiques du sédiment (Aller, 1982 ; Ciutat *et al.*, 2007). L'ensemble des activités générées par les organismes benthiques modifie les propriétés physiques, chimiques et biologiques des sédiments. Ainsi, les altérations physiques induites par les organismes benthiques se caractérisent par des modifications :

- de la topographie,
- de la granulométrie et de la stratigraphie,
- de la stabilité et de la perméabilité des sédiments,
- de la concentration en oxygène,
- du potentiel redox,
- de la concentration de matière,
- des flux de nutriments,
- de l'enfouissement et du devenir des polluants.

La bioturbation peut se présenter sous différentes formes (Dauwe *et al.*, 1998 ; Gibson *et al.*, 2001), cependant, elle a toujours un rôle qui déstabilise les couches sédimentaires. À l'inverse, la présence de tubes, issus des espèces tubicoles (*Ampeliscidae*, *Chaetopteridae*, *Oweniidae*, *Terebellidae*...) et la présence d'espèces rampantes, souvent productrices de mucus (gastéropodes) auront un rôle de maintien des particules entre elles et donc de stabilisation du sédiment. La stabilité d'un substrat est donc le résultat d'un équilibre entre les espèces qui, par leur comportement, le stabilisent ou le déstabilisent ce qui, à terme, influence l'érosion sédimentaire d'une zone (Garcia, 2010).

Certaines activités anthropiques modifient, par ailleurs, les biocénoses de la frange côtière en agissant sur la masse d'eau et/ou sur le fond : extractions de sédiments, conchyliculture, effets de certaines pratiques de pêche, introduction d'espèces, rejet de polluants... Il est toutefois difficile de dissocier l'impact respectif des facteurs naturels et anthropiques (Trigui, 2009).

Les peuplements des substrats durs

En milieu rocheux, on peut distinguer la roche en place des champs de blocs. Ces derniers, par leur hétérogénéité structurelle, sont susceptibles d'offrir plus de microbiotopes accessibles à la faune de l'estran. À ces deux

entités rocheuses, il faut ajouter les galets, physiquement plus instables et moins aptes à être colonisés par la faune et la flore sessiles.

Si le zonage des espèces et des biocénoses dans l'espace intertidal est peu visible sur les substrats meubles, il apparaît plus évident sur les substrats durs (rendu visible par les différentes ceintures algales) ; il est décrit dans de nombreux ouvrages.

Le benthos des substrats durs présente généralement une plus forte abondance par unité de surface et une plus grande diversité d'espèces. Cette différence s'explique notamment par le fait que de nombreux organismes benthiques abritent une deuxième communauté variée d'animaux et de végétaux épibiontes (qui vivent sur la surface d'autres organismes). Même dans les eaux tempérées, les communautés vivant sur des substrats durs intertidaux colonisent souvent près de 100 % de la superficie du substrat disponible.

Les traits biologiques des espèces benthiques

Les organismes de la macrofaune benthique présentent des stratégies biologiques et démographiques variées : développement direct ou développement avec des stades larvaires planctoniques (pour environ 70 % des espèces), avec des durées de vie comprises entre quelques mois et plusieurs années. Les polychètes sont majoritairement carnivores, les crustacés sont essentiellement omnivores ou dépositivores, alors que les mollusques sont préférentiellement suspensivores (Garcia, 2010).

Population, communauté, peuplement, faciès, assemblage... autant de termes qu'il est nécessaire de redéfinir clairement, afin d'assurer une pleine compréhension des concepts écologiques (Dauvin *et al.*, 2008 ; Bioret *et al.*, 2009).

Population : ensemble des individus d'une même espèce qui vivent et se reproduisent sur un même territoire donné à un moment donné.

Peuplement ou **communauté** : se rapporte à un ensemble de populations d'espèces appartenant à un groupe taxonomique proche et qui occupent le même habitat, à un moment donné.

Assemblage : terme utilisé en analyse statistique qui désigne les espèces ou les stations caractérisant un groupe et qui montrent une forte similitude statistique, (faunistique ou biocénotique), lors d'une ou plusieurs campagnes de prélèvements.

Groupes trophiques

Les organismes benthiques sont capables de trouver leur source de nourriture dans trois principaux types d'environnement :

- le sédiment,
- à l'interface eau-sédiment,
- la colonne d'eau au-dessus du sédiment.

Il est possible de discriminer les espèces en considérant la nourriture qu'elles ingèrent. Hily & Bouteille (1999) définissent neuf catégories : carnivores, nécrophages, herbivores, suspensivores (qui se nourrissent par filtration), dépositives sélectifs (qui se nourrissent de particules organiques qui se déposent sur le sédiment), dépositives non sélectifs (qui ingèrent le sédiment dans lequel ils prélèvent la matière organique), microbrouleurs et autres (chémoautotrophes, parasites, etc.). À noter que certaines espèces comme *Macoma balthica* ou *Scrobicularia plana* sont anatomiquement capables de se nourrir, à marée haute, d'éléments en suspension et, à marée basse, d'éléments déposés sur le sédiment.

On observe une prédominance des dépositives (*Peringia ulvae*, *Abra* sp.,...) dans les sédiments vaseux et des suspensivores (*Donax vittatus*, *Cerastoderma edule*,...) dans les sédiments sableux (Beukema, 1976 ; Bachelet, 1987 ; Sauriau *et al.*, 1989 ; Wanink & Zwarts, 1993).

Biomasse et production

La biomasse est la masse totale de matière organique contenue dans les êtres vivants rapportée à l'unité de surface (en g de matière organique par mètre carré). La production désigne la quantité de biomasse produite par unité de temps (en g de matière organique par mètre carré et par an). Le rapport P/B traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse de la population par unité de temps.

La biomasse du benthos dépend de plusieurs facteurs, dont le substrat, la profondeur de l'eau, la salinité et l'hydrodynamisme. Les substrats vaseux, par leurs caractéristiques sédimentaires et chimiques, sont considérés comme étant les milieux les plus productifs de la frange côtière (*tableau I*).

Les mollusques bivalves peut représenter jusqu'à 80 % de la biomasse du benthos (Ramon, 2003) et jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes intertidaux (Beukema & Dekker, 2006).

Tableau I : biomasses et productions dans quelques estuaires et baies de la Manche et de la mer du Nord

Site	auteurs	biomasse benthique gAFDW/m ²	production gAFDW/m ² /an	productivité P/B
Wadden (NL)	Sea Beukema, 1976	27,6	39,6	1,43
Forth (GB)	estuaries Mc Lusky & Elliott, 2004	16,9 15,0 10,49	18,20 20,65 12,97	1,08 1,38 1,24
Humber (GB)	estuaries Desprez, 1994	24,8	28,2	1,14
baie de Somme (F)	Sueur <i>et al.</i> , 2003	28,97	41,46	1,43
baie du Mont-Saint-Michel (F)	Arbach Leloup <i>et al.</i> , 2007	12,3	16,05	1,3
baie de Saint-Brieuc (F)	Ponsero & Le Mao, sous presse	11,95		

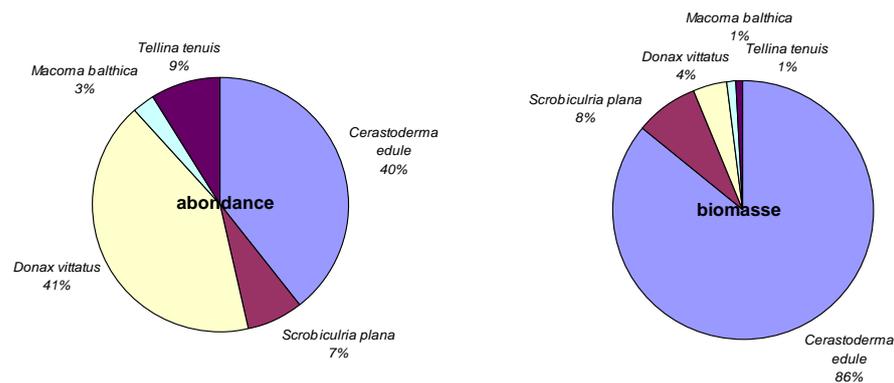


Figure 2 : abondance des mollusques bivalves et de leurs biomasses en baie de Saint-Brieuc (données personnelles)

Recrutement

On appelle recrutement (*settlement* en anglais), l'installation des larves planctoniques dans le sédiment. La température semble être un facteur primordial pour les possibilités de survie des larves planctoniques (Baggerman, 1953), surtout au moment de leur implantation dans le substrat. Le sédiment doit présenter des caractéristiques granulométriques favorables à la fixation de l'individu. On observe pour un certain nombre d'espèces une sélection active du site de recrutement (Montaudouin, 1997 ; Huxham & Richards, 2003). Par exemple, pour la Coque, la granulométrie du sédiment doit être comprise entre 50 et 200 μ m en baie de Somme (Lemoigne *et al.*, 1988), avec un taux d'humidité du sédiment suffisant pour permettre la survie des jeunes post larves (Dabouineau & Ponsero, 2009). Pour plusieurs espèces de bivalves (*Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*...). L'importance du phénomène de recrutement est liée à la suite d'un hiver rigoureux (Beukema *et al.*, 2001 ; Strasser *et al.*, 2003).

Croissance

Différents facteurs affectent la croissance des organismes benthiques, la saison, la localisation géographique (Hancock, 1967 ; Ducrotoy *et al.*, 1991), la température de l'eau (Smaal *et al.*, 1997 ; Dekker & Beukema, 1999), la disponibilité en nourriture ou la compétition intra et interspécifique (Flach, 1993 ; Jensen, 1993 ; Montaudouin & Bachelet, 1996 ; Williams *et al.*, 2004), les taux de parasitisme (Montaudouin & Bachelet, 1996 ; Montaudouin *et al.*, 2009). Pour de nombreuses espèces, la croissance est dépendante du temps d'immersion. Wanink & Zwarts (1993) ont montré que pour les bivalves *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis* et *Scrobicularia plana* et les polychètes *Arenicola marina*, *Nephtys hombergii* et *Nereis diversicolor* la croissance est corrélée au temps d'immersion. En baie de Saint-Brieuc, le doublement de la durée d'immersion explique environ 30 % de l'augmentation de la croissance pour les coques de première année, 20 % pour les coques de 2 ans et 10 % pour les individus de 3 ans (Ponsero *et al.*, 2009).

Mortalité

La densité de population des différentes espèces de macrofaune benthique dépend de leur taux de survie pendant tout leur cycle de vie, de la phase larvaire à la phase de recrutement, puis de la phase post-larvaire (Armonies, 1994), à la phase adulte (Dekker & Beukema, 1999). Les taux de survie du macrobenthos dépendent des concentrations en ressources trophiques (Kendall *et al.*, 1995), de l'impact parasitaire (Jonsson & André,

1992 ; Montaudouin, 1996 ; Montaudouin *et al.*, 2000) et de la pression de prédation par les limicoles, les poissons ou les crustacés (Sanchez-Salazar *et al.*, 1987; Richards *et al.*, 1999 ; Hiddink *et al.*, 2002). Dans les principales baies et estuaires européens, la consommation par l'avifaune représente entre 15 et 25 % de la biomasse (Meire *et al.*, 1994).

De même, la structure de taille ou d'âge des populations de macrofaune dépend non seulement de la réussite des recrutements (Bachelet, 1987), mais aussi du taux de survie par cohortes ou classes de taille (Bachelet, 1982), notamment en fonction de la sélectivité de leurs prédateurs (Zwarts & Blomert, 1992 ; Moreira, 1994). Les espèces benthiques montrent une importante variation interannuelle et inter-sites dans le succès de recrutement, les taux de croissance et de mortalité (Bourget & Brock, 1990 ; Coosen *et al.*, 1994).

L'impact de la pêche à pied de loisir ou pratiquée par des professionnels reste difficile à évaluer, mais peut s'avérer non négligeable sur la dynamique de population de certaines espèces. La gestion durable de l'exploitation de ces ressources passe obligatoirement par la connaissance des paramètres de structure démographique. En baie de Saint-Brieuc, un travail a, par exemple, été mené sur la Coque (*Cerastoderma edule*) afin de gérer durablement l'activité de pêche à pied professionnelle (Ponsero *et al.*, 2009 ; Dabouineau & Ponsero, 2009).

Tableau II : comparaison des flux trophiques entre le benthos et l'avifaune sur quelques sites de la Manche et de la mer du Nord (d'après Ponsero & Le Mao, sous presse).

site	groupe d'espèces	auteurs	biomasse benthique gAFDW/m ²	consommation gAFDW/m ² /an
Wadden Sea (NL)	limicoles, anatifés, laridés	Scheiffarth & Nehls, 1997	50	6,6
Wadden Sea (D) Sylt-Romo	limicoles, anatifés, laridés	Scheiffarth & Nehls, 1997	50	8,7
Wadden Sea (D) Königshafen	limicoles, anatifés, laridés	Scheiffarth & Nehls, 1997	65	17,6
baie de Somme (F)	huit espèces : limicoles et Tadorne de Belon	Sueur <i>et al.</i> , 2003	28,97	7,14
baie du Mont-Saint-Michel (F)	Limicoles, anatifés, laridés	Le Mao <i>et al.</i> , 2006 Arbach Leloup <i>et al.</i> , 2007	12,3	2,15 1,1g pour les limicoles
baie de Saint-Brieuc (F)	neuf espèces : limicoles et Tadorne de Belon	Ponsero & Le Mao, sous presse	11,95	1,9 1,6 g pour les limicoles

Connaître les principales espèces benthiques exploitées par l'avifaune

De nombreuses études ont été consacrées aux relations entre les limicoles et leurs proies, afin de déterminer la liste précise de celles-ci, (voir en particulier Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Goss-Custard, 2006 ; West *et al.*, 2007), les densités de proies disponibles (Dias *et al.*, 2009 ; Santos *et al.*, 2009), les différentes techniques de captures (Rosa *et al.*, 2007) ainsi que leurs besoins alimentaires journaliers (voir en particulier Kersten & Piersma, 1987 ; Goss-Custard, 2006).

La distribution des limicoles est fortement liée à celle de leurs proies (Evans *et al.*, 1984 ; McLusky & Elliott, 2004), notamment au cours de leurs migrations pré- et post-nuptiales (Piersma & Jukema, 1990) et pendant

l'hivernage (Piersma *et al.*, 1993). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité spécifique des oiseaux dépendent de la biomasse en producteurs et consommateurs benthiques (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998). Les ressources alimentaires doivent donc être suffisantes pour subvenir aux besoins énergétiques durant l'hiver, après la migration post-nuptiale ou avant la migration pré-nuptiale (Piersma, 1990 ; Degré, 2006).

L'analyse de la composition du benthos et l'évaluation des biomasses et éventuellement de la productivité sont donc essentielles. Cependant, seule une fraction de ce stock peut être consommée par les oiseaux en fonction de son accessibilité (profondeur d'enfouissement en fonction de la longueur du bec, granulométrie, teneur en eau...), de sa consommabilité (taille ingérable) et détectabilité (Quammen, 1982 ; Zwarts & Wanink, 1991 ; Zwarts & Wanink, 1993 ; Degré, 2006 ; Granadeiro *et al.*, 2006 ; Rosa *et al.*, 2007).

Le benthos bioindicateur

La faune macrobenthique est un bon bio-indicateur des conditions écologiques qui règnent à l'interface eau-sédiment. Les organismes et communautés benthiques se révèlent être particulièrement adaptés à l'évaluation de l'état des écosystèmes dans lesquels ils se développent (Gray & Pearson, 1982 ; Pearson & Rosenberg, 1978 ; Warwick, 1986 ; Dauer, 1993) :

- sa mobilité limitée l'empêche de fuir les perturbations et permet de donner une illustration fiable des conditions du site où les invertébrés se sont développés et où ils ont été récoltés, contrairement aux poissons ou aux autres espèces mobiles,
- les organismes benthiques ayant une durée de vie assez courte, les effets d'une pollution ponctuelle disparaissent d'une année sur l'autre. Cette durée de vie reste cependant suffisamment longue pour que les effets des perturbations cumulées sur une saison puissent être observés,
- les peuplements se composant de multiples espèces ayant des sensibilités spécifiques et des réponses différentes aux perturbations, leur structure reflète directement le stress subi par les organismes.

Les relations entre pollution organique et benthos ont été mises en évidence depuis les premières études de répartition des peuplements benthiques autour d'émissaires urbains dans les années 1965-1966 (Bellan-Santini, 1968). À la fin des années 1970, Pearson & Rosenberg (1978) ont en évidence les relations entre richesse spécifique, abondance, biomasse. Ces études reprises par Glémarec & Hily (1981) montrent que ces patrons de

dynamique de perturbation et de restructuration sont peu différents les uns des autres, quelle que soit la perturbation. Ceci a permis de constituer des groupes fonctionnels caractéristiques des niveaux de perturbation (Hily, 1984). Les indices biotiques marins sont fondés sur l'utilisation de cinq groupes écologiques de polluosensibilités différentes, identifiés par Hily (1984).

Tableau III : exemple de relation entre quelques espèces de benthos et d'oiseau (liste établie d'après 1. Sueur *et al.*, 1999 ; 2. Annezo & Hamon, 1989 ; 3. Ponsoer *et al.*, 2008 ; 4. Henry & Monnat, 1981 ; 5. Triplet, 1984 ; 6. Triplet *et al.*, 1998)

	annélides					mollusques										crustacés								N proies par un prédateur	références
	<i>Arenicola marina</i>	<i>Nephtys hombergii</i>	<i>Hediste diversicolor</i>	<i>Pygospio elegans</i>	<i>Lanice conchilega</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Crassostrea gigas angulata</i>	<i>Crassostrea gigas gigas</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Scrobicularia plana</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Tellina tenuis</i>	<i>Corophium arenarium</i>	<i>Bathyporeia elegans</i>	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	<i>Bathyporeia pelagica</i>	<i>Bathyporeia pilosa</i>	<i>Bathyporeia sarsi</i>	<i>Bathyporeia tenuipes</i>	<i>Crangon crangon</i>	<i>Carcinus maenas</i>		
<i>Limosa lapponica</i>	0	0	0										0	0	0	0	0	0	0	0	0			12	1,2
<i>Calidris canutus</i>			0			0					0		0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	13	1,2
<i>Calidris alpina</i>	0		0			0					0		0		0	0	0	0	0	0	0			12	1,2
<i>Tringa tonatus</i>			0												0									2	2
<i>Numenius arquata</i>	0	0	0			0				0			0										0	7	3
<i>Larus fuscus</i>					0			0	0	0						0	0	0	0	0	0	0	0	12	1,4
<i>Haematopus ostralegus</i>	0		0			0	0	0	0	0	0	0											0	10	1,2,5,6
<i>Pluvialis squatarola</i>	0	0	0																					3	2
<i>Arenaria interpres</i>			0	0		0		0		0		0		0									0	8	1
nombre de prédateurs d'une proie	5	3	8	1	1	4	1	1	3	2	6	1	5	3	5	4	4	4	4	4	4	4	3	6	

Tableau IV : Taille des proies (en mm) en fonction de la taille de quelques espèces de limicoles (d'après Stillman *et al.*, 2005).

	Annélide polychète	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Corophium spp</i>
<i>Calidris alpina</i>	3-60		0-8	0-5	0-12
<i>Calidris canutus</i>	3-60	5-15	8-17	0-5	
<i>Tringa totanus</i>	10-80		5-14	0-5	0-12
<i>Limosa limosa</i>	20-80		8-20	0-5	
<i>Limosa lapponica</i>	20-80		8-20		
<i>Haematopus ostralegus</i>	40-80	15-30	10-20		
<i>Numenius arquata</i>	40-80	8-20	8-20		

Tableau V : groupes écologiques de polluo-sensibilités d'après Hily (1984)

groupes	Types d'espèces	Caractéristiques	groupes trophiques
I	sensibles à une hypertrophisation	- largement dominantes en conditions normales - caractérisent l'état de référence d'un peuplement non perturbé - disparaissent les premières lors de l'enrichissement du milieu - dernières à se réinstaller	suspensivores, carnivores sélectifs, quelques déposivores tubicoles de surface
II	indifférentes à une hypertrophisation	- espèces peu influencées par une augmentation de la quantité de matière organique - espèces souvent peu abondantes et relativement stables dans le temps	carnivores et nécrophages peu sélectifs
III	tolérantes à une hypertrophisation	- naturellement présentes dans les vases, mais leur prolifération étant stimulée par l'enrichissement du milieu, elles sont le signe d'un déséquilibre du système	déposivores, tubicoles de surface profitant du film superficiel de chargé de matière organique (<i>spionidae</i>)
VI	opportunistes de second ordre	- cycle de vie court (souvent <1 an) proliférant dans les sédiments réduits	déposivores de surface (ex : <i>Cirratulidae</i>)
V	opportunistes de premier ordre	- prolifération dans les sédiments réduits sur l'ensemble de leur épaisseur jusqu'à la surface	déposivores (ex : <i>Capitellidae</i>)

Divers indices, résumant en une valeur unique représentative d'une somme importante d'informations écologiques sur les communautés benthiques, ont donc été développés (Grall & Glémarec, 2003). La directive cadre sur l'eau ainsi que des programmes internationaux de surveillance de la qualité de l'eau mettent aujourd'hui l'accent sur l'importance de leur utilisation (Borja *et al.*, 2008) dont une synthèse en milieu marin a été établie (Grall & Coïc, 2005). Tous reposent sur des connaissances approfondies de l'écologie des espèces. Même si leur application a été largement testée et validée, ils font toujours l'objet de critiques du fait de leur subjectivité.

Les crustacés, proies des limicoles

Mustapha AKSISSOU ET Younes SAOUD

Les invertébrés benthiques jouent un rôle primordial dans la caractérisation et le fonctionnement des écosystèmes littoraux et constituent un bon indicateur de leur état de santé (Barbault, 1981). Des crustacés amphipodes de la zone supralittorale, comme, par exemple, l'Amphipode Talitridae *Orchestia gammarellus*, constituent une source d'alimentation des limicoles (Aksissou & Elkaïm, 1994 ; 1997). Cette espèce joue par ailleurs un rôle écologique dans la dégradation de la matière organique (Aksissou & Elkaïm, 1994).

Rôle des facteurs physiques et biologiques

La variation saisonnière d'abondance est généralement corrélée avec les facteurs abiotiques (température, photopériode, hydrographie) et biotiques (nourriture, prédation) du milieu (Aksissou, 1997).

Chez *Orchestia gammarellus*, le froid hivernal inhibe la reproduction et provoque la mort des individus âgés et les plus fragiles (Aksissou & Elkaïm, 1994). Chaleur et sécheresse estivales provoquent une forte mortalité au sein des adultes désavantagés par rapport aux juvéniles de petite taille dans la recherche de refuges (fentes de dessiccation) (Amanieu, 1970 ; Wildish, 1988).

Chez certains talitridae comme *Talorchestia spinifera* au Maroc et *Talorchestia capensis* en Afrique du Sud, les femelles ovigères vivent à une profondeur de 20 centimètres à 40 centimètres et sont, par conséquent, inaccessibles aux limicoles (Van Senus & Mc Lachlan, 1986 ; Aksissou, 1989). La température et l'humidité du substrat sont déterminantes pour l'abondance des crustacés dans la zone supralittorale (Aksissou & Elkaïm, 1994).

Cycle de vie

Les cycles de vie des crustacés sont variables (semi-annuels à bisannuels) en fonction des zones géographiques et sont influencés par les facteurs climatiques (température, humidité du substrat et photopériode). *Or-*

Orchestia gammarellus a un cycle de vie semi-annuel (environ 10 mois) au Maroc (Aksissou, 1989) et au Portugal (Sprung & Machado, 2000 ; Dias & Sprung, 2004) et annuel à biennuel (15 à 24 mois) en France (Amanieu, 1970), au Royaume-Uni (Wildish, 1988) et en Suède (Dahl, 1946 ; Persson, 1999). Ces différences de longévité de l'espèce en Europe paraissent être en relation avec la température qui, plus élevée, accélère le métabolisme, permet l'entrée précoce en reproduction et réduit la durée de vie moyenne de la population. Au sud, les cohortes qui naissent en été se reproduisent en automne, et celles naissant en automne se reproduisent en hiver, etc. (Aksissou & Elkaïm, 1994 ; Louis, 1977a et b) alors qu'au nord, les cohortes qui naissent au printemps ou en été – voire à l'automne ne se reproduisent que l'année suivante : en Europe occidentale, *Orchestia gammarellus* présente une activité reproductrice de mars à octobre – se reproduit le printemps suivant (Wildish, 1988 ; Amanieu, 1969, 1970 ; Dahl, 1946 ; Ingólfsson *et al.*, 2007 ; Persson, 1999).

Si l'évolution de l'activité reproductrice est liée essentiellement à la température et à l'humidité (Amanieu, 1970 ; Louis, 1977a et b ; Sprung & Machado, 2000 ; Goncalves *et al.* 2003), la photopériode joue aussi un rôle dans l'entrée en reproduction comme en Islande (Ingólfsson *et al.*, 2007). La fécondité, ou nombre d'œufs par portée, est généralement corrélée avec la taille de la femelle et avec la saison (Aksissou & Elkaïm, 1994 ; Amanieu, 1970 ; Wildish, 1988).

Stratégies d'échantillonnage du benthos

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

La distribution des espèces de canards et de limicoles est fortement liée à celle de leur nourriture (Evans *et al.*, 1984 ; McLusky & Elliott, 2004), notamment au cours des migrations pré- et postnuptiales (Piersma & Jukema, 1990) ou de l'hivernage (Piersma *et al.*, 1993), périodes pendant lesquelles les ressources alimentaires doivent être suffisantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques accrus en particulier en cas de vague de froid (Kersten & Piersma, 1987 ; Piersma, 1990 ; Degré, 2006). Durant ces phases, l'abondance et la diversité spécifique des oiseaux présents sur la zone intertidale dépendent, d'une part, de la biomasse en invertébrés benthiques disponibles et accessibles (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998) et, d'autre part, de l'existence de sites de repos ou de remise à proximité (Triplet *et al.*, 2003 ; Granadeiro *et al.*, 2007 ; Le Corre, 2009). La connaissance détaillée du macrobenthos apparaît donc essentielle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes littoraux des baies et estuaires, en particulier pour comprendre la structuration des peuplements d'oiseaux en relation avec les habitats bio-sédimentaires et les peuplements macrobenthiques et pour caractériser ou évaluer les relations trophiques entre ces deux maillons.

Pour quelle utilisation ?

Les techniques d'échantillonnage permettent d'étudier le benthos en considérant que des individus prélevés de manière aléatoire comportent la même probabilité d'être inclus dans l'échantillon. Le choix d'un plan d'échantillonnage doit être défini en fonction de la problématique, mais ne peut se faire sans tenir compte des informations collectées en amont sur la structure et le fonctionnement du système échantillonné. Une pré-étude est souvent nécessaire (Frontier, 1983), pour bien délimiter la zone d'étude, définir le plan d'échantillonnage en fonction des objectifs de l'étude et du niveau de finesse souhaité. Du point de vue pratique, cela correspond à deux éléments distincts : l'amplitude du domaine échantillonné et la densité des observations sur ce domaine.

Schématiquement, on peut distinguer deux grands types d'études qui peuvent nécessiter des stratégies d'échantillonnage différentes :

- les études à caractère descriptif qui ont pour objectif de donner une image de la nature et de l'extension des biotopes, de la structure des populations, des unités faunistiques et de leur organisation,
- les études de dynamique d'une population ou d'un peuplement, pouvant déboucher sur les notions de production, de flux de matière ou d'énergie.

Station de prélèvement : emplacement précis où sont recueillis des échantillons de benthos ou de sédiments.

Échantillon : prélèvements effectués dans une station par une technique (carottier, benne...).

Réplikat : série d'échantillons prélevés dans un même cadre temporel, dans la même station de prélèvement et de la même manière à des fins de validité statistique (voir paragraphe « nombre de réplikat »).

Comment procéder ?

Échantillonnage aléatoire simple

La méthode d'échantillonnage aléatoire simple (EAS) est fondée sur le fait que chaque individu et combinaison d'individus de la population comportent la même probabilité d'appartenir à l'échantillon. Cette méthode d'échantillonnage peut être utilisée en présence d'unités bien circonscrites, comme, par exemple, un biotope, une unité morphologique ou un peuplement monospécifique. En réalité, l'étude des peuplements benthiques n'est pratiquement jamais conduite selon un protocole d'échantillonnage aléatoire simple (Frontier, 1983). Les contraintes liées au milieu, aux techniques d'échantillonnage, aux méthodes de traitement des données et aux objectifs de l'étude imposent le recours à un plan d'échantillonnage plus complexe, faisant intervenir une stratification ou une systématisation à un niveau quelconque.

Échantillonnage stratifié

À la différence de l'EAS, l'échantillonnage stratifié permet de prendre en considération l'hétérogénéité du milieu. Cette méthode consiste à diviser l'ensemble étudié en strates ou groupes homogènes en fonction de différents critères (bathymétrie, morphologie...). Des échantillons indépendants sont ensuite sélectionnés au sein de chaque strate, de manière aléatoire ou non. L'échantillonnage stratifié est fréquemment utilisé dans l'étude des peuplements benthiques. Par exemple, le réseau REBENT (Réseau de surveillance des biocénoses benthiques) est fondé sur un échantillonnage stratifié. L'échantillonnage peut, par exemple, être stratifié en fonction de la granu-

lométrie pour les estrans sableux ou vaseux. Pour échantillonner chaque type de substrat avec la même intensité, il faut effectuer un nombre de prélèvements proportionnel à la couverture relative de chaque type de sédiment.

Cette stratégie d'échantillonnage nécessite des connaissances préalables sur la répartition des catégories de la ou des variables environnementales d'où découle la stratification. Il est donc nécessaire de collecter en amont des informations sur la structure et le fonctionnement du système que l'on veut échantillonner (Frontier, 1983).

Échantillonnage systématique

Cette technique est particulièrement intéressante pour mettre en évidence des structures spatiales de peuplements benthiques ou d'ensembles morpho-sédimentaires dans des espaces homogènes (estran meuble). L'échantillonnage systématique consiste à réaliser les prélèvements en des points connus et repérés d'avance (quadrillage, transects...).

Par exemple, le plan d'échantillonnage du benthos en baie de Saint-Brieuc est fondé sur un quadrillage d'environ 131 points espacés de 500 mètres. En baie du Mont-Saint-Michel, le plan d'échantillonnage est de 175 stations espacées d'un kilomètre (mission Benthomont-III 2003).

Cette approche systématique permet de fournir une carte complète de la distribution et de l'abondance des différentes espèces d'invertébrés. Lors d'opérations répétées à des intervalles de temps à préciser, il devient possible de mesurer les changements dans la distribution et l'abondance des différentes espèces d'invertébrés et de comprendre les changements globaux du site (ensablement, élévation du niveau des mers...) et de l'utilisation du site par les limicoles.

La mise en œuvre d'une grille d'échantillonnage régulière et resserrée offre la possibilité d'estimer simplement les stocks sans qu'il soit nécessaire de mettre en œuvre des méthodes plus sophistiquées d'interpolation telles que le krigeage (voir fiche sur la cartographie des ressources benthiques). Ainsi, en première approximation, les biomasses de chaque espèce à l'échelle d'un site peuvent être estimées en additionnant les biomasses calculées en chaque station considérée comme représentative de la surface comprise entre les stations (Trigui, 2009). Néanmoins, du point de vue théorique, par rapport à un échantillonnage aléatoire simple, l'échantillonnage systématique présente des difficultés pour obtenir une estimation fiable de la variance sans utiliser des méthodes géostatistiques comme le krigeage.

Il faut déterminer très précisément les points initiaux en haut d'estran qui vont déterminer le maillage et donc l'approche de la répartition et de l'abondance des espèces.

La distance entre chaque point d'échantillonnage doit tenir compte de la possibilité d'habitats occupant des surfaces faibles et qui peuvent se situer entre deux points. Ceci peut conduire soit à manquer des espèces, soit à sous-évaluer l'abondance des espèces les plus importantes pour l'alimentation des oiseaux. Il est possible de remédier à cela en modifiant l'espacement entre les points d'échantillonnage lorsqu'un habitat de faible surface est traversé. Ainsi, la distance entre deux points d'échantillonnage peut-elle passer de 250 à 50 mètres si nécessaire.

Les prélèvements benthiques peuvent s'effectuer le long de radiales (axes perpendiculaires au rivage ou parallèles à l'axe d'un gradient écologique). On effectue des transects de préférence perpendiculairement à la radiale (cette solution étant la mieux adaptée à l'étude des peuplements qui ont tendance à se répartir en ceinture parallèle à la côte). Mais elle n'est pas adaptée pour l'étude des relations abondance des prédateurs/abondance des proies exprimées par la densité d'oiseaux par unité de surface et la densité d'invertébrés de chaque espèce proie.

Le cas de l'estran rocheux

Compte tenu de l'hétérogénéité de ce type d'habitat, les plans d'échantillonnages des estrans rocheux impliquent une approche particulière de suivi stationnel pour ajuster au mieux les différentes contraintes liées à la distribution spatiale des communautés. Cette répartition étant sous la double influence du niveau d'émersion (visible au travers des différentes ceintures algales) et de l'exposition à l'hydrodynamisme (mode abrité, semi-abrité, battu...), le plan d'échantillonnage doit garantir l'échantillonnage de différentes ceintures algales et des différents niveaux d'hydrodynamisme. Une méthode possible consiste à établir des transects perpendiculaires à la côte, du niveau de marée basse extrême jusqu'au-dessus de la frange supralittorale. Les sous-habitats tels que les cuvettes de marée, les fissures, les saillies, etc. présentent des communautés très différentes, ils doivent être échantillonnés séparément des transects généraux.

Prélever le macrobenthos

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Pour quelle utilisation ?

Dans cette fiche nous ne nous intéresserons qu'aux méthodes de prélèvements du macrobenthos en zone intertidale (lire en particulier pour les protocoles sur le microbenthos Kemp *et al.* [1993]) et pour le méiobenthos Elmgren & Radziejewska (1989) ; Giere (2009).

La méthodologie, l'équipement et l'analyse dépendent des objectifs précis d'une étude, d'un inventaire ou d'un suivi, de la nature de l'habitat étudié, des moyens et des installations disponibles. Toutefois, dans le contexte des programmes d'échantillonnage concertés ou d'ampleur nationale ou régionale portant sur la biodiversité, l'utilisation d'une méthodologie standard ou commune est essentielle quand les résultats obtenus doivent être reliés et comparés.

L'analyse de la macrofaune benthique dans les sédiments meubles a fait l'objet d'une norme internationale (ISO 16665, 2005) à des fins de reproductibilité et de comparaison des résultats pour « que les études puissent être comparées dans le temps les unes aux autres, quels que soient le lieu et les manipulateurs ». Cette norme a été définie pour la normalisation des études de surveillance réalisées avec la directive cadre sur l'eau de l'Union européenne, mais ces lignes directrices peuvent s'appliquer à toutes les études du macrobenthos.

Comment procéder

Type d'engins de prélèvement

Il existe de nombreux types d'outils de prélèvement de la macrofaune benthique. Les plus utilisés sont le carottier à main, le quadrat ou la benne.

Carottier à main

Matériel. Carottier de 15 centimètres de diamètre. Il peut être facilement confectionné dans un tube en PCV muni d'une poignée (*figure 3*).



Figure 3 : carottier composé d'un tube de PCV épais et muni d'une poignée
(cl. P. Triplet)

Méthode. Le prélèvement est réalisé à l'aide du carottier sur 25/30 centimètres de profondeur. Il est possible de faire varier la profondeur de prélèvement pour être en adéquation avec les possibilités d'alimentation d'une espèce ou d'un groupe d'espèces (espèces d'oiseaux à bec plus court...). Ainsi la carotte peut être découpée *in situ* en plusieurs tranches selon la profondeur, afin d'obtenir une répartition verticale exacte des proies (Zwarts & Wanink, 1991 ; Piersma *et al.*, 1994).

La carotte (partielle ou totale) est tamisée à l'eau de mer (généralement maille de 1 millimètre) et le refus est stocké dans un flacon en attendant d'être analysé en laboratoire. Cette étape se répète jusqu'à obtenir le nombre de répliqués désirés en veillant à ne pas piétiner la zone de prélèvement et en rinçant le tamis et le carottier après chaque répliqué.

Avantage. Le carottage est facile et rapide à mettre en œuvre, nécessite peu de matériel et permet une bonne précision des résultats. Il est même possible d'utiliser des carottiers de grande longueur pour les eaux profondes (Frithsen *et al.*, 1983).

Inconvénient. La méthode ne s'utilise que sur substrat meuble fin (ne convient pas aux substrats grossiers, pour lesquels l'enfouissement devient difficile, voire impossible), à proximité d'une source d'eau pour pouvoir tamiser

(après la marée, les points d'eau pour tamiser sont plus fréquents). Il est limité à 30 centimètres de profondeur. Au-delà l'extraction devient plus difficile. Compte tenu de la faible surface échantillonnée, cette technique n'est pas adaptée pour un inventaire de la richesse spécifique ni pour la cartographie d'espèces peu abondantes.

Quadrat

Matériel. Le quadrat peut être réalisé à partir de petits tubes de PCV reliés par une cordelette permettant d'obtenir un outil léger et peu encombrant une fois plié. Il est utilisé sur les estrans rocheux ou meubles (*figure 4*).



Figure 4 : exemples de quadrats (cl. A. Ponsoero)

Méthode. Sur le même principe que les quadrats de suivi de la végétation, ce suivi consiste à poser, sur les estrans meubles, un quadrat, par exemple de 0,25 m², et à gratter le substrat à l'aide d'un râteau. L'ensemble du prélèvement est tamisé directement sur le terrain (maille 1 millimètre). La faune est ensuite stockée pour être analysée au laboratoire.

Cette méthode est particulièrement bien adaptée pour les évaluations de gisement de certaines espèces de bivalves (comme des gisements de coques, par exemple).

Pour les substrats rocheux (roche en place, champs de blocs et galets), l'échantillonnage s'effectue par la méthode des quadrats, par exemple sur 1 m². Les algues de grande taille doivent être coupées et collectées dans un sac afin de récolter la faune qu'elles supportent. L'ensemble de la macrofaune présente dans le quadrat est recueilli manuellement, à l'aide d'une pince fine pour les plus petits organismes, et placé dans un sac ou un pot séparé. Les matériaux ramassés peuvent être groupés pour l'identification et le traitement ultérieur des espèces, mais il faut mieux séparer les spécimens

fragiles dans des flacons. Les animaux et végétaux encroûtants posent un problème particulier : nombre d'entre eux ne peuvent pas être recueillis à partir du substrat dans des conditions assurant une identification précise. Pour prélever ces espèces, il faut donc prendre une portion de la roche sur laquelle elles se trouvent en la taillant au ciseau. Quand on échantillonne une zone intertidale, il ne faut pas oublier que les fissures cachent beaucoup d'espèces non sessiles. Il faut être vigilant quant au sur-échantillonnage de ces microhabitats (Le Hir, 2002).

Il est difficile de mesurer l'importance des espèces dans un milieu où une partie de la communauté est nettement tridimensionnelle et l'autre est encroûtante. La biomasse des espèces encroûtantes est pratiquement impossible à mesurer. Une solution de rechange acceptable est la « superficie occupée », qui peut être estimée à l'intérieur du quadrat. La surface occupée par une espèce encroûtante est évaluée en posant sur elle des carrés de plastique de 25 et 100 cm² et en les comptant (*figure 5*).



Figure 5 : évaluation des surfaces de recouvrement par utilisation d'un carré en plastique transparent (cl. A. Ponsero)

Avantage. Simple et rapide à mettre en œuvre.

Inconvénient. Adaptée seulement à l'étude de certaines espèces (mollusques en particulier).

Benne

Méthode. Lorsque le type de sédiment ne permet pas de prospector l'estran, le recours à des techniques utilisées habituellement en subtidal (bennes) peut permettre de faciliter les relevés.

Matériel. Il existe plusieurs types de bennes en fonction du type de sédiment échantillonné. La benne Van Veen est particulièrement adaptée aux sédiments vaseux peu profonds. Son avantage principal est qu'elle peut être utilisée à partir d'une embarcation de taille moyenne équipée d'un dispositif de mise à l'eau, mais il faut toutefois noter qu'elle pèse 40 kilogrammes au minimum à vide. Elle est par ailleurs moins dangereuse à utiliser que la benne Smith McIntyre. Plus lourde (100 kilogrammes à vide), la benne Smith McIntyre s'utilise sur des sédiments vaseux jusqu'aux sédiments grossiers et est moins perturbée par le courant que le Van Veen. Cette benne impose le recours à un bateau de taille plus importante équipé d'un treuil et d'un bras de levage.

Avantages. Échantillonnage facilement réalisable à partir d'une large gamme de tailles de bateaux ; standardisation des données ; nombre important d'échantillons par campagne.

Inconvénients. Besoin d'un nombre élevé de prélèvements, en raison des variabilités naturelles pour minimiser les variances et détecter les différences statistiquement interprétables ; nécessité d'engins différents, adaptés à chaque type de fond ; sous-estimation de l'épifaune du fait d'une distribution agrégative.

Pour aller plus loin

Sur les différentes méthodes d'échantillonnage du benthos marin : Eleftheriou & McIntyre (2005) ou Brey (2001). On peut également consulter la norme AFNOR ISO 16665, 2005 téléchargeable sur le site de l'IFREMER ou les documents du réseau REBENT téléchargeable : www.rebent.org.

Localiser les stations de prélèvements

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Chaque station est localisée grâce à ses coordonnées GPS. Un suivi photographique couplé à la notation d'informations complémentaires permet d'obtenir une description visuelle globale de la station : indices de bioturbation, hydrodynamisme, échouage, débris coquilliers, conditions particulières influençant ponctuellement la fiabilité d'un prélèvement... Ces éléments permettent de faciliter l'interprétation ultérieure des résultats (*figure 6*).

Informations générales prélèvements benthos										
Manip:										
Date:										
<i>noter + en cas de présence, ++ en cas de forte abondance.</i>										
n° station										
Ripples marks										
Débris coquillier										
Tortillons arénicoles										
Algues vertes										
Algues rouges										
Algues brunes										
Rocher / blocs										
Déchets Vgtx terrestre										
Déchets act. humaines										
Traces chevaux										
Traces véhicules										
Traces pêche à pied										
Oiseaux sur zone										
Forté arrivée eau douce										
n° station \ Obs										

Figure 6 : exemple de fiche de relevé de terrain

Nombre de répliqués

Pour un échantillonnage représentatif de la diversité

Sur une même station, on effectue généralement plusieurs prélèvements pour échantillonner le benthos. Le nombre de prélèvements peut être déterminé en construisant la courbe qui représente la richesse cumulée et le

nombre de reliquats de prélèvements d'échantillons. L'asymptote vers laquelle tend cette courbe correspond à la richesse totale (figure 7).

D'après la forme de la courbe, on peut estimer le nombre de réplicats nécessaires pour obtenir un pourcentage acceptable du nombre total d'espèces présentes. Par exemple, pour l'échantillonnage du macrobenthos par carottage sur les substrats meubles, au moins 3 à 5 prélèvements doivent être effectués (Gray *et al.*, 1992). Il est donc souvent nécessaire d'effectuer une pré-étude (ou prémodèle) qui permette d'établir précisément le protocole à suivre en fonction des objectifs poursuivis et des moyens dont on dispose (Frontier, 1983).

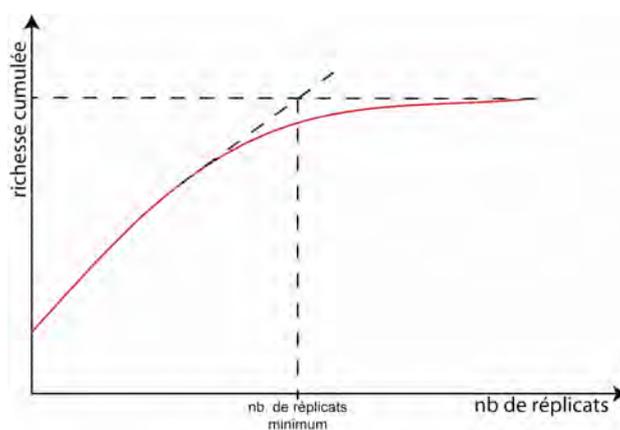


Figure 7 : estimation du nombre de réplicats nécessaires pour obtenir un pourcentage acceptable du total d'espèces présentes. Ce point se trouve à la transition de la pente de la tangente et de l'asymptote (Štirn, 1981)

Échantillonnage représentatif de la densité d'une espèce

La plupart des espèces concernées par ces relevés ont une distribution contagieuse. Le nombre de réplicats nécessaires pour une estimation fiable des densités est donné par la formule suivante :

$$N = (s^2 / D^2 x^2)$$

où D est le degré de précision voulu (par exemple, pour une erreur standard égale à 20 % de la moyenne, D sera égal à 0,2), x est la moyenne et s² la variance.

Cette formule nécessite un premier échantillonnage (dans le cadre d'une pré-étude par exemple, comme le propose Frontier [1983]).

Traitement des échantillons

Dès le retour du terrain, les prélèvements devraient être fixés et colorés sous hotte avec une solution eau de mer/formol dilué à 4 % à 10 %. La coloration est obtenue par ajout de rose de Bengale à cette solution (4 g/l dans la solution de départ de formaldéhyde à 36 % d'après Eleftheriou & Holme [1984]) ou avec de la Phloxine B. Après 48 heures, les prélèvements peuvent être rincés et triés. La solution de formol est filtrée et récupérée pour une utilisation ultérieure. Le tri a lieu dans une cuvette, la coloration rosée de la faune facilite cette opération en permettant de la dissocier plus rapidement de l'ensemble du refus de tamis¹. L'échantillon est ensuite stocké en piluliers dans une solution d'alcool à 70 % (éthanol à 70 % ou isopropanol à 50 %). Le reste du refus est stocké pour être retraité par une filière spécialisée.

Nous attirons cependant l'attention sur la nocivité du formol, souvent remplacé par de l'alcool à 70°. L'alcool n'est pas un fixateur très efficace, il peut entraîner un désagrégement du corps de certaines espèces (les annélides polychètes, par exemple), mais pour une simple étude de densité, où l'identification spécifique précise n'est pas nécessaire, l'éthanol peut être utilisé.

La manipulation du formol ou des échantillons formolés doit donc s'effectuer dans des conditions de bonne aération ou avec un système d'évacuation tel qu'une hotte aspirante munie d'un filtre pour formaldéhyde. Il est également possible de conserver les échantillons au congélateur (mais l'identification des polychètes sera difficile).

Étiquetage

Il est essentiel de bien étiqueter les prélèvements. Les étiquettes, faites de papier lourd chimiquement résistant (type papier calque), doivent être remplies à l'aide d'un crayon carbone qui ne se décolore pas dans le formol. Les étiquettes remplies sont placées dans les bocaux contenant les spécimens. La paroi extérieure des bocaux doit également être identifiée avec un marqueur indélébile. L'identification des pots au préalable à la phase de terrain permet de gagner du temps lors des prélèvements (double étiquetage : papier calque à l'intérieur et marquage au feutre à l'extérieur).

¹ Il est possible de colorer au rose de Bengale ou à la Phloxine B dans un second temps, après un premier tri du refus de tamis non coloré. Ainsi, dans ce cas de figure, on ne colore que pour vérifier que l'on n'a pas oublié d'individus dans la cuvette de tri. La détermination des espèces est souvent plus aisée sur les individus non colorés.

Il est important de veiller à bien reporter les numéros de stations lorsque l'on change de contenant lors des phases de tri et d'identification.

Détermination

La détermination s'effectue sous loupe binoculaire et microscope. Le recours à des ouvrages de référence et à un référentiel taxonomique à jour est indispensable (voir bibliographie). Le niveau d'identification taxonomique dépend des objectifs de l'étude. Lorsque la phase de détermination de l'échantillon est achevée, plusieurs informations peuvent être répertoriées directement (nombre, biométrie...) ou calculées dans un second temps après une autre série de manipulations (biomasse, indice de condition...).

Dans le cas des spécimens morcelés, il convient de recenser les parties du corps pouvant être identifiées sans équivoque telle que la tête des annélides. Les effectifs peuvent être rapportés au m², en fonction de la surface échantillonnée.

Liste non exhaustive d'ouvrages de détermination de la faune (exemple pour la Manche-mer du Nord) :

Les faunes de France

(téléchargeables sur le site de <http://www.faunedefrance.org>)

- BOUVIER E. L. (1940) *Faune de France : 37. Décapodes Marcheurs*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 404 p.
- CHEVREUX E. & FAGE L. (1925) *Faune de France : 9. Amphipodes*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 488 p.
- FAUVEL P. (1923) *Faune de France : 5. Polychètes Errantes*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 488 p.
- FAUVEL P. (1927) *Faune de France : 16. Polychètes Sédentaires, Addenta aux errantes, Archiannelides, Myzostomaires*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles, Office central de faunistique, 494 p.

Les ouvrages synthétiques

- FISH J. D. & FISH S. (2001) *A Student's Guide to the Seashore* (Second edition). Cambridge University press, Cambridge, 564 p.
- HAYWARD P. J. & RYLAND J. S. (2003) *Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe*. Oxford University Press, Oxford, 800 p.
- BARNES R. S. K. (1994) *The Brackish-Fauna of Northwestern Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 287 p.

Les « British Fauna »

- CHAMBERS S. J. & MUIR A. I. (1997) *Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisionoidea and Aphroditoidea*. Synopses of the British Fauna, NS 54, 202 p.
- GEORGE J. D. & HARTMANN-SCHRÖDER G. (1985) *Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida*. Synopses of the British Fauna, NS 32, 221 p.
- GIBBS P. E. (1977) *British Sipunculans : Keys and Notes for the Identification of the Species*. Synopses of the British Fauna, NS 12, 35 p.
- PLEIJEL F. & DALES R. P. (1991) *Polychaetes: British Phyllocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans*. Synopses of the British Fauna, NS 45, 202 p.
- WESTHEIDE W. (1990) *Polychaetes Interstitial Families. Keys and Notes for the Identification of the Species*. Synopses of the British Fauna, NS 44, 150 p.

Sites de référentiels taxonomiques

ERMS (European Register of Marine Species) :
<http://www.marbef.org/data/erms.php>

WoRMS (World Register of Marine Species) :
<http://www.marinespecies.org/>

Connaître la profondeur d'enfouissement des annélides et bivalves

Alain PONSERO, Anthony STURBOIS & Patrick TRIPLET

La détermination des densités et des biomasses des espèces présentes permet d'estimer la quantité de ressources disponibles, mais non de leur accessibilité pour les prédateurs considérés. Ceci peut être fait en mesurant leur profondeur d'enfouissement et en la comparant à la longueur du bec de l'oiseau considéré.

Méthode

On réalise une carotte verticale de 25 à 30 centimètres de longueur, qui est sortie et disposée verticalement. La profondeur d'enfouissement peut être mesurée avec deux méthodes selon le mode de vie de l'animal. Si celui-ci vit dans un terrier en dessous de l'horizon réduit (couche noire dans le sédiment), l'oxygénation du sédiment est particulièrement bien visible, grâce à son terrier, car les parois sont de couleur orange-clair. Il est possible d'assimiler la profondeur d'enfouissement des animaux (tels que les annélides) à la plus grande profondeur de leur terrier. Si l'animal vit enfoui mais qu'il n'a pas de terrier, la profondeur est mesurée à l'aide d'un couteau (*figure 8*). Les bords sont soigneusement coupés en bandes longitudinales, les plus fines possibles, et la distance séparant le haut de la carotte du haut de la coquille est assimilée à la profondeur d'enfouissement. Les mesures de profondeurs sont regroupées en classe de taille de 0,5 millimètres d'intervalle et de 0 à 12 centimètres. Les individus collectés sont regroupés par intervalles de profondeur dans une boîte à compartiments. Les mesures litigieuses sont systématiquement arrondies par excès, puisque la présence d'eau dans le sédiment semble occasionner une sous-estimation de la profondeur d'enfouissement. Les individus situés sur le bord de la carotte (donc visibles sans découpe) ne sont pas pris en compte puisqu'ils peuvent avoir bougé avec le frottement du carottier lors de l'échantillonnage.

Les bivalves présentent des profondeurs d'enfouissement variables dans le temps et dans l'espace. Ces différences sont liées à la taille des individus, à la longueur de leur siphon, à l'importance de la prédation et à la

température (Zwarts & Wanink, 1991). La fréquence des prélèvements dépend des objectifs et une campagne mensuelle semble le minimum.

Le substrat doit être meuble et humide afin de coller dans le carottier et que la carotte puisse être remontée sur le substrat. Par contre, celui-ci ne doit pas contenir trop d'eau afin que la carotte ne s'effondre pas.

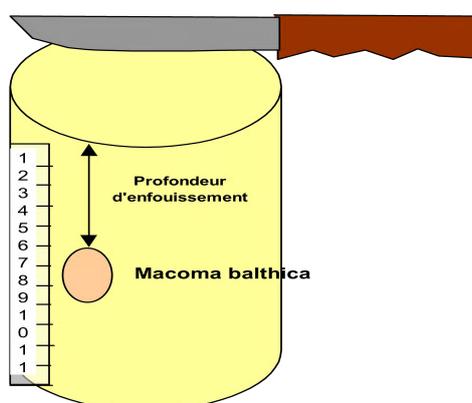


Figure 8 : schéma du protocole d'estimation de la profondeur d'enfouissement des *Macoma balthica*, à partir d'une carotte

Il est par ailleurs préférable d'éviter de transporter la carotte entre le prélèvement et la mesure de profondeur d'enfouissement, afin de ne pas abîmer celle-ci et d'induire des erreurs dans la répartition des invertébrés.

Résultats/types de données recueillies

Pour chaque espèce, il est possible de mesurer la profondeur de chaque individu et de relier celle-ci à la taille de l'individu (longueur antéro-postérieure pour les bivalves). Les individus les plus grands sont les plus profondément enfouis dans le substrat et cette répartition peut être liée à différents facteurs de l'environnement, notamment à la température (Zwarts & Wanink, 1991).

En baie de Somme, il a également été montré que la répartition des profondeurs différait à l'intérieur de la réserve naturelle et à l'extérieur. De plus, dans la réserve, les *Macoma* montrent des coquilles plus épaisses qu'à l'extérieur. Il semblerait ainsi qu'il y ait une adaptation à la prédation, avec

des coquillages se réfugiant plus profondément et renforçant leur capacité de résistance dans les zones soumises à la prédation.

Avantages

Cette méthode nécessite peu de matériel. Une fois échantillonnés, les individus peuvent faire l'objet d'analyses diverses (biométrie, longueur du siphon, biomasse) par classes de profondeur d'enfouissement.

Inconvénients

Lors des coupes longitudinales avec le couteau, les individus de petite taille passent souvent au travers. Ces individus sont le plus souvent situés juste sous la surface, il faut effectuer des corrections à l'aide des histogrammes de taille ou couper transversalement la carotte en diminuant les intervalles de classes de profondeur.

Analyse des données/exploitation statistique des résultats

Les résultats permettent d'établir des équations allométriques (profondeur d'enfouissement contre taille). Cette connaissance peut être la base des explications des mouvements et de la répartition des limicoles en fonction de la profondeur et de l'accessibilité de leurs proies.

Une approche alternative proposée par Desholm *et al.* (1998) est d'effectuer un carottage à 45° afin de prélever la faune sur les trois premiers centimètres de sédiment (*figure 9*).

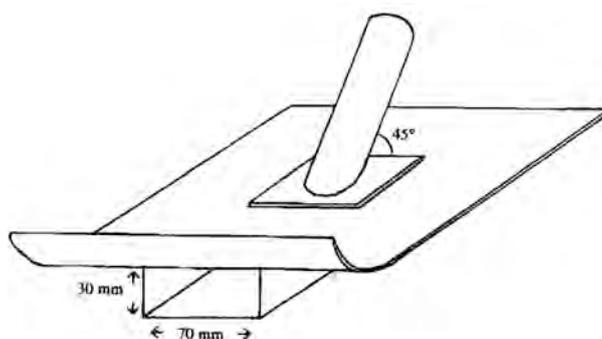


Figure 9 : échantillonnage à 45 % pour prélever le benthos sur 3 cm de profondeur (d'après Desholm *et al.*, 1998)

Procéder aux mesures des invertébrés benthiques

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Chaque individu peut être mesuré à l'aide d'un pied à coulisse électronique de précision 0,01 millimètre ou avec un oculaire micrométrique de la loupe binoculaire pour les plus petits organismes (*tableau VI*).

Tableau VI : type de mesure en fonction des groupes taxonomiques

groupe taxonomique	type de mesure en mm	classes de taille (mm)
bivalves	longueur	1,00
gastéropodes	longueur	0,50
amphipodes	longueur	1,00
décapodes	largeur	1,00
polychètes – segments homogènes	largeur du 10 ^{ème} segment	0,50
polychètes – corps divisé en deux régions	longueur du thorax	1,00
polychètes – type <i>Pectinariidae</i>	longueur	1,00

Comparaison des deux méthodes de mesure de la longueur des coques

Deux longueurs différentes peuvent être mesurées pour évaluer la taille des coques :

- la longueur de l'axe antéro-postérieur
- et la longueur maximale.

L'axe antéro-postérieur est un axe d'organisation fonctionnelle de l'animal différencié au cours du développement embryonnaire. La longueur de cet axe est fonction des caractéristiques de croissance et de population et il faut préférer cette mesure dans le cadre d'études de populations.

La longueur maximale, mesurée dans le même plan que l'axe antéro-postérieur se distingue de la mesure de l'axe antéro-postérieur uniquement chez les plus gros individus. Elle est liée à une variation individuelle de la forme de la coquille. Cette mesure détermine la taille réglementaire lors de contrôles de tailles sur une pêche, évitant toute contestation et recours.

Il apparaît que la mesure de la longueur maximale est une méthode couramment utilisée par les ornithologues tandis que les benthologues n'utilisent que la mesure de l'axe antéro-postérieur. Un travail effectué en baie de Somme (Triplet *et al.*, 1998) a montré que les mesures sont différentes pour des coques de taille supérieure à 21 millimètres. Mais le biais lié à la mesure de la longueur maximale disparaît quand le nombre de mesures augmente ce qui atteste le caractère individuel de la différence observée entre les deux méthodes.

Déterminer la biomasse des individus

Alain Ponsoero, Anthony Sturbois & Patrick Triplet

Pour quelle utilisation ?

Les mesures de biomasse fournissent des informations supplémentaires et sont nécessaires à toutes les études en lien avec la consommation alimentaire de l'avifaune. Dans le cas d'analyses faunistiques mettant l'accent sur la structure de la communauté et la composition spécifique, les mesures de biomasse ne sont pas nécessaires, à moins de souhaiter comprendre l'éventuelle compétition interspécifique sur la base de l'importance de chaque espèce en masse consommante de matière organique.

Il existe trois techniques de mesure de biomasse régulièrement utilisées en écologie benthique :

- les analyses de masse à l'état frais (ou masse humide notée généralement MH ou WM en anglais pour « *wet mass* ») sont une première approche et ont l'avantage d'être non destructives des spécimens,
- il est cependant recommandé de travailler sur la masse sèche (MS ou DM pour « *dry mass* »),
- et la masse sèche libre de cendres (MSLC ou AFDW « *ash-free dry weight* » en anglais)².

Il est ainsi possible de déterminer la masse organique ingérée à chaque prise par les oiseaux ou de transformer les densités en biomasse présente ou disponible par unité de surface. Il existe dans la littérature des facteurs de conversion entre les masses fraîches et les masses sèches libre de cendres (lire en particulier Ricciardi & Bourget, 1998). On peut également convertir ces masses en gramme de carbone (Brey, 2001).

Comment procéder ?

Les évaluations de biomasse peuvent être réalisées directement sur la totalité des prélèvements (espèce par espèce ou par groupe taxonomique). Il

² Improprement, on trouve dans la littérature francophone le terme de « poids » au lieu de « masse », et les acronymes PSLC pour poids sec libre de cendres ou PS pour poids sec.

est également possible (pour les principales espèces qui contribuent le plus à la biomasse du benthos du site, ou pour une sélection d'espèces consommées par les oiseaux), d'effectuer des prélèvements complémentaires à proximité immédiate de la zone à échantillonner. Ces prélèvements doivent être constitués d'un nombre suffisant pour être représentatif de la structure de taille de chaque population d'espèces. Ces prélèvements sont maintenus au réfrigérateur le moins de temps possible (4 °C pendant 24 heures sont le maximum) avant leur analyse et leur traitement.

Établir la relation taille/masse individuelle

Méthode

- disposer les individus dans une coupelle en aluminium ou un creuset (taré au préalable),
- mettre la coupelle dans l'étuve à 60 °C jusqu'à stabilisation de la masse sèche (soit au minimum 48 heures), ou selon d'autres auteurs, 90 °C pendant 24 heures,
- peser la coupelle,
- mettre la coupelle dans le four à calcination, à 550°C pendant au minimum 2 heures, pouvant aller jusqu'à 4 à 6 heures,
- peser à nouveau la coupelle,
- procéder au calcul

La masse sèche libre de cendres (ou biomasse) s'obtient par l'équation suivante :

$$\text{MSLC} = (\text{M S} + \text{T}) - (\text{M C} + \text{T})$$

où MSLC est la masse sèche libre de cendres, MS est la masse sèche, MC est la masse calcinée, T est la tare.

Les résultats des biomasses par classes de taille permettent l'établissement des équations allométriques :

$$W = a L^b.$$

W est la masse de l'individu, L est la taille de l'individu, a est la valeur théorique de W pour un individu de taille égale à 0, b est l'exposant allométrique, a n'a pas de valeur biologique propre et doit d'avantage être considéré comme une constante d'ajustement.

Pour les équations allométriques, il est possible de comparer la variance des pentes et des ordonnées à l'origine, après linéarisation. Dans l'idéal, il est souhaitable de traiter des lots d'au moins 10 individus par classe de taille.

Matériel nécessaire.

- balance de précision,
- étuve,
- four à calcination,
- dessiccateur,
- gel de silice,
- pince à creuset,
- coupelles en aluminium ou creusets.

Période et fréquence

Si aucune donnée n'est connue pour un site, il est nécessaire d'effectuer une analyse par mois pendant un cycle annuel. Des accidents météorologiques (canicules, vagues de froid) peuvent conduire à des analyses complémentaires.

Conditions de réalisation/restriction

Il faut travailler avec du matériel frais. Si cela n'est pas possible, il sera nécessaire de congeler les animaux. Lors de la décongélation, une partie des liquides risque de s'échapper, ce qui peut nuire à l'analyse. Il est donc préférable de préparer à l'avance les prélèvements par classe de taille, par exemple, afin de minimiser les risques d'erreurs.

Pour les annélides, les mesures de longueur doivent être réalisées avant la congélation et mesurer chaque animal lorsqu'il est à son maximum d'extension.

Des données complémentaires peuvent être obtenues avec un calorimètre qui permet de connaître la valeur énergétique précise d'un gramme de matière organique pour une espèce, un âge et un tissu donné. Cependant, ce matériel n'est que peu disponible et il est généralement nécessaire d'avoir recours à des tableaux de correspondance.

Recommandations

Une meilleure précision est obtenue en respectant les points suivants :

- réduire le plus possible le temps de séjour des coupelles à l'air libre après dessiccation. Pour les bivalves, il est préférable d'extraire les parties molles, car la calcination des carbonates peut occasionner une perte de masse. Pour cela, il faut plonger les bivalves dans de l'eau bouillante et les sortir dès leur ouverture et le détachement complet des chairs de la coquille.
- effectuer des pesées individuelles, ce qui permet d'estimer la variabilité des individus dans une même classe de taille,
- lors de la calcination le dégagement de fumée peut être important, il faut prévoir une évacuation en dehors du bâtiment, de préférence dans une zone peu fréquentée afin de n'incommoder personne.

Résultats/types de données recueillies

Masse sèche et masse libre de cendres pour une taille donnée.

Avantages de la méthode

Quantifie précisément, évite les estimations à partir de la masse fraîche.

Inconvénients de la méthode

L'estimation des biomasses nécessite beaucoup de matériel. Les individus à la sortie de l'étuve sont susceptibles d'absorber l'humidité ambiante et doivent être stockés dans le dessiccateur.

La consommation électrique du four à calcination est importante.

Analyses des données/exploitation statistique des résultats

Il existe une relation allométrique entre la taille (L) et le poids frais (W_f) ou le poids sec étuvé (W_s) ou le poids sec libre de cendres (W) qui correspond à la masse de matière organique.

Cette relation est du type :

$$W = a \cdot L^b$$

ou encore, en linéarisant :

$$\ln(W) = b \cdot \ln(L) + \ln(a)$$

a et b sont deux constantes ; b est appelé taux d'allométrie et reflète l'efficacité du transfert énergétique sous forme de biomasse. Il s'agit d'une dimension fractale normalement comprise entre 2 et 3 mais qui peut être supérieure à 3 lorsque l'accroissement de biomasse est fort (la biomasse croît plus vite que la taille) pendant les périodes de stockage ou de maturation sexuelle. Les valeurs des paramètres a et b sont obtenues par calcul de la courbe des moindres carrés.

L'efficacité de conversion énergie/biomasse diminue au cours de l'hiver en relation avec des besoins énergétiques plus importants qui limitent le stockage et une diminution de la ressource alimentaire. Cependant, la diminution du taux d'allométrie affecte essentiellement les plus gros individus puisque pour les plus petits il y a compensation par augmentation de la constante a.

Variabilité des estimations de la biomasse de bivalves liée aux différentes méthodologies selon les méthodes d'extraction des chairs

Deux types d'extraction des chairs sont possibles :

- extraction après ouverture des valves quelques secondes dans l'eau bouillante,
- extraction au scalpel.

Un test a été mené sur quelques individus de la classe 28 millimètres d'un échantillon de coques. Les tests F (égalité de la variance) et test t (égalité des espérances) sont non significatifs ($P = 0,001$) pour cette classe de taille, que l'on considère le poids sec étuvé (PSE) ou le poids sec libre de cendres (PSLC). Aucune différence significative n'apparaît au niveau de précision utilisé (0,02 mg) sur le résultat final : la biomasse qui reste sur les valves après extraction au scalpel est donc négligeable pour la classe de taille considérée et on admet la validité de cette conclusion pour les autres classes de tailles pour lesquelles aucun test spécifique n'a pu être réalisé.

La coquille des bivalves contient une certaine quantité de matière organique mais le ligament constitue la plus grande partie de la matière organique. Il est utile d'évaluer l'importance de cette matière organique puisque certaines estimations de biomasse ont été réalisées sur des animaux entiers, méthode rapidement abandonnée en raison de ses multiples inconvénients ne se justifiant pas par le gain de temps.

Conservation des échantillons

La conservation des échantillons est recommandée dans des flacons étanches. Il est conseillé de conserver une collection de référence et de spécimens en double de tous les taxons identifiés, afin de pouvoir effectuer une vérification par un expert, en cas de besoin.

Traiter les données

Alain PONSERO & Anthony STURBOIS

Les données biologiques (effectifs, biomasse...) et les paramètres associés (granulométrie...) sont acquises selon le protocole d'échantillonnage dans un objectif défini au préalable. Il s'agit de répondre à une ou plusieurs questions posées préalablement aux manipulations sur le terrain.

Les méthodes d'analyses de données permettent de rechercher les structures cachées dans les données et « d'obtenir une description de nature statistique pour un certain phénomène qui a donné lieu au recueil de mesures ou observations trop nombreuses et dépendantes les unes des autres pour être interprétables en première lecture » (Lebart *et al.*, 1977).

Pour être en mesure d'exprimer de manière synthétique la richesse des données obtenues, et favoriser l'interprétation des différences ou évolutions constatées, des approches complémentaires sont souvent nécessaires.

Les mesures synthétique de la biodiversité

Du fait de leur simplicité et de leur calcul simple, les méthodes univariées ont longtemps été privilégiées. Ces techniques permettent de caractériser les tendances générales des communautés et de leurs variations dans le temps ou dans l'espace. Cependant, elles ne prennent pas en compte la taxonomie et ne permettent pas d'étudier les changements de composition spécifique.

On distingue trois types d'indices :

- les descripteurs statistiques, abondamment utilisés et permettant de décrire de manière quantitative les peuplements (Richesse Spécifique (S), Biomasse (B), Abondance (A), Dominance...),
- les indices de diversité, fondés sur des formules plus complexes et illustrant la complexité des peuplements (indice de Shannon Wiener [H'], indice d'équitabilité de Pielou [J'], indice de Simpson, série d'indices de Hill...).

Ces indices prennent en compte non seulement le nombre d'espèces, mais également la distribution des individus au sein de ces espèces.

- les indices de diversité taxonomique intègrent dans leur calcul la diversité taxonomique composant le peuplement c'est-à-dire la distance génétique ou phylogénique qui sépare les espèces. Ils sont plus représentatifs de la diversité fonctionnelle et semblent plus sensibles aux modifications dans la structure des peuplements (Warwick & Clarke, 1995 ; Pavoine, 2005).

- les indices fondés sur des représentations graphiques et distributionnelles permettant, à partir de l'analyse de la forme de courbes, d'étudier la structure des populations (courbes de dominance k, courbes de comparaison Abondance/Biomasse).

L'approche par groupes trophiques

Une approche complémentaire, visant à mieux comprendre les réponses du benthos aux variations de l'environnement, consiste à classer les organismes en groupes fonctionnels, sur la base de leur régime alimentaire. La répartition d'espèces à l'intérieur de groupes exploitant le même type de ressources permet ainsi de simplifier l'analyse de la structure des communautés benthiques et de leur fonctionnement. La réponse des groupes trophiques aux variations de l'environnement, en particulier aux apports trophiques, traduit les tendances générales d'évolution du peuplement dans son ensemble. Ces tendances ne sauraient être détectées par l'étude d'une espèce particulière trop peu représentative ou de paramètres structuraux (richesse spécifique, abondance, biomasse) trop généraux.

Analyse des peuplements

Toutes les méthodes d'analyses multivariées sont descriptives et cherchent à résumer, clarifier, ordonner et représenter avec un minimum de perte d'informations les données recueillies sur un grand nombre de sites ou de variables (Scherrer, 2007).

Les outils d'analyse multivariée permettent l'analyse d'un ou plusieurs tableaux de grande taille (de type matrice croisée stations*taxons), de coupler plusieurs tableaux faunistiques ou sédimentaires entre eux. Ces techniques statistiques s'avèrent particulièrement puissantes en écologie.

On distingue habituellement des méthodes de classification (mesure de similarité entre les paires d'échantillons à l'aide d'indices comme Bray-Curtis, par exemple. Les résultats sont affichés dans un dendrogramme) et les méthodes d'ordination (comme l'analyse factorielle des correspondances par exemple). Ces deux approches ne sont pas exclusives ni concurrentes.

L'objectif principal des méthodes de classification automatique est de répartir les éléments d'un ensemble en groupes et de les hiérarchiser (on parle de classification ascendante hiérarchique ou CAH). Les méthodes de regroupement sont innombrables ; elles peuvent mettre l'accent sur les espèces dominantes, les espèces mineures, etc. La bibliographie sur les méthodes de classification automatique est abondante (Everitt, 1974 ; Roux, 1985). Généralement ces regroupements sont réalisés à partir d'une matrice de distances inter-sites calculées à l'aide d'un algorithme de classification, selon un ordre décroissant de niveaux de ressemblance (Lebart *et al.*, 1984). Il existe plusieurs méthodes de classification et plusieurs choix de calcul de la distance entre deux entités (Legendre & Legendre, 1998).

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) consiste à rechercher la meilleure représentation simultanée entre les lignes et les colonnes d'un tableau de type stations/espèces. Elle permet d'individualiser de façon objective et statistiquement fiable les groupements. Les graphiques utilisés représentent une projection simultanée des stations et des espèces dans un espace ayant autant de dimensions que de variables mesurées. En général, on utilise une représentation des plans formés par deux axes orthogonaux, ces axes étant ceux représentant un maximum de variance pour l'analyse (la plupart du temps, les deux ou trois premiers axes sont utilisés). L'interprétation des résultats se fait en termes de proximité entre stations, entre espèces ou entre stations et espèces.

La matrice de données doit être souvent réduite en vue du traitement des données. Généralement, cette réduction élimine de l'analyse les espèces rares, qui sont pourtant une propriété intrinsèque de toutes les communautés et peuvent constituer certaines des espèces déterminantes (Gray & Pearson, 1982) (*figure 10*).

L'axe factoriel 1 (horizontal) regroupe des stations selon le gradient hypsométrique, opposant les stations de fond de baie des stations de bas estran. L'axe factoriel 2 (vertical) isole les stations en limite du zéro maritime. À noter que deux stations particulières (stations 3 et 47) sont situées également dans la partie positive de l'axe F2. La station 47, située sur le chenal d'un cours d'eau, dont le sédiment est très vaseux et fortement réduit, le peuplement est composé uniquement de *Corophium arenarium* (*coro. are*) Cette station est regroupée avec la station 3, compte tenu de l'abondance particulièrement élevée dans cette station en *Corophium arenarium* (plus de 12 000 individus). À l'extrémité négative de l'axe F2 se situe la station 34

qui est localisée sur un banc de sable très sec, ce qui explique la spécificité de son peuplement caractérisé par une prédominance de *Bathyporea sarsi* (bath.sari) (figure 11).

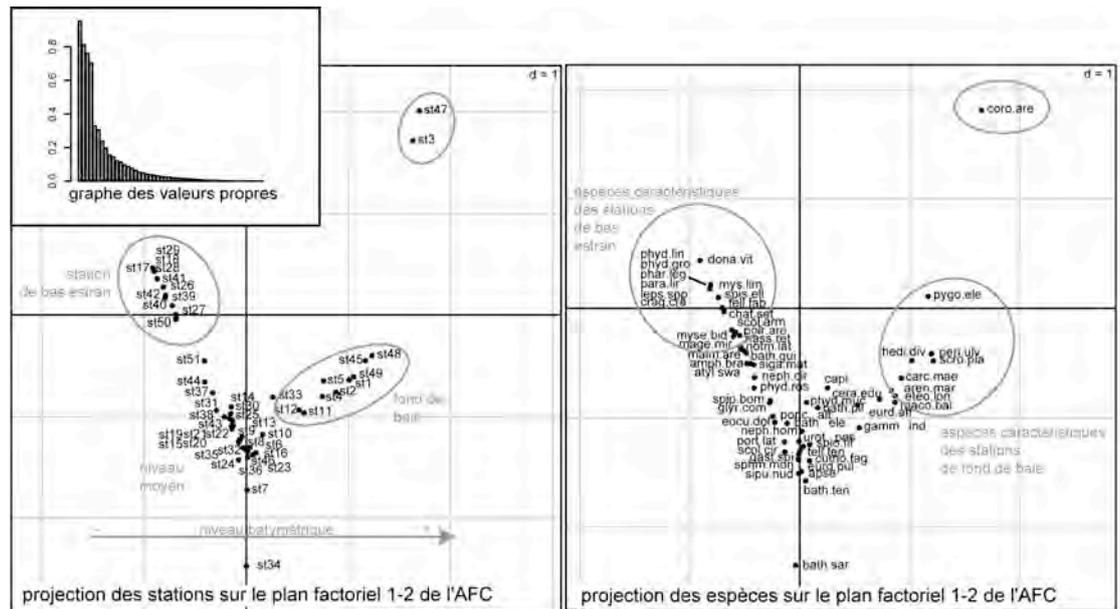


Figure 10 : exemple d'analyse factorielle des correspondances (AFC) sur une matrice stations/espèces benthiques permettant d'avoir une vision globale de la répartition des stations et des espèces et permet de caractériser trois unités majeures du peuplement benthique

L'étude des relations espèces-milieu peut s'effectuer par une analyse canonique des correspondantes (Ter Braak, 1986) ou une analyse de co-inertie (Dolédec & Chessel, 1994). Les analyses inter-intra groupes (Dolédec & Chessel, 1987 ; Dolédec & Chessel, 1989) permettent de prendre en compte une éventuelle partition des individus (date, zones géographiques...) lors de l'analyse d'un tableau ou d'un couple de tableaux.

Les méthodes multi-tableaux, dont le développement est assez récent, permettent d'analyser les variations spatio-temporelles d'une structure écologique (Chessel & Hanafi, 1996) ou d'une co-structure (Simier *et al.*, 1999).

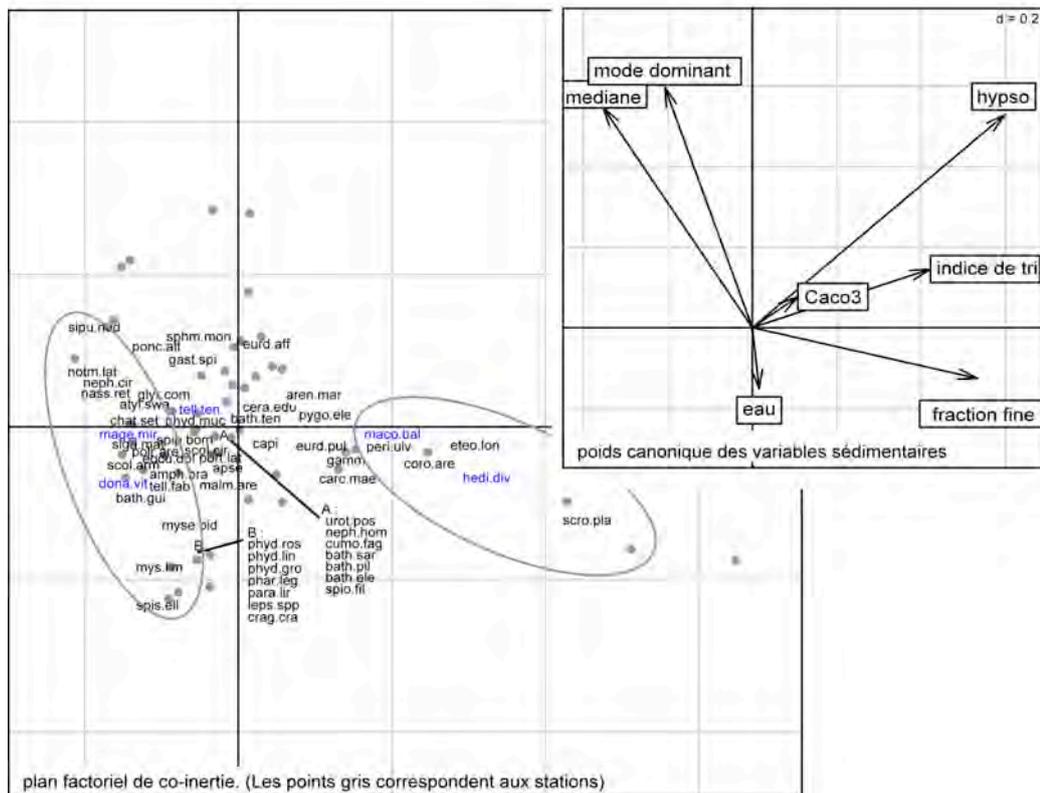


Figure 11 : exemple de couplage de deux matrices : un tableau faunistique (stations/espèces benthiques) et un tableau sédimentologique (stations/variables sédimentaires).

Ce type de couplage permet d'analyser plus finement les liens qui existent entre les variables sédimentaires et la répartition des espèces benthiques. Les variables sédimentaires qui discriminent les espèces benthiques sont pour l'axe 1 : l'hypsométrie et la fraction fine, et pour l'axe 2, la médiane et le mode dominant. On retrouve sur le plan factoriel de co-inertie les trois groupements benthiques identifiés par l'AFC. Le groupement à *Tellina tenuis* (tell.ten) est situé à proximité de l'origine du plan factoriel puisqu'il se situe à proximité de la valeur moyenne des variables sédimentaires. Le groupement faunistique de fond de baie *Macoma balthica* - *Hediste diversicolor* est le plus isolé par le premier axe de l'analyse sous l'effet des variables « fraction fine » et « hypsométrie ». Enfin, le

groupement *Donax vittatus-Magelona*, situé dans la partie négative du plan essentiellement, s'étale sous l'influence des variables « médiane » et « mode dominant ».

Structures spatiales

L'identification de structures spatiales est une problématique récurrente en écologie. La distribution spatiale des populations est une démarche essentielle pour la compréhension des processus démoécologiques (Ramade, 1984), ou dans l'évaluation et la gestion de ressources (voir en particulier le chapitre sur la cartographie des ressources benthiques). Ainsi de nombreuses méthodes de géostatistique sont utilisées (mesures d'auto-corrélation spatiale, variogramme, co-variogramme...) qui permettent de décrire une structure spatiale. Des méthodes telles que la régression polynomiale ou le krigeage sont fréquemment utilisées pour estimer, interpoler et cartographier une espèce (Ponsero *et al.*, 2009).

L'organisation spatiale des communautés benthiques intertidales dépend des fortes interactions entre des variables physico-chimiques (action des courants de marée et/ou des vagues, distribution des particules sédimentaires, morphologie de l'estran, temps d'immersion, stress dû aux écarts thermiques et halins) et des processus biologiques tels que le recrutement ou encore les interactions entre espèces (compétition, prédation...) (Fujii, 2007).

Pour en savoir plus

- Sur les traitements statistiques de données : Parmi les ouvrages de références, nous conseillons les deux volumes de l'ouvrage de Scherrer (2007) (en français), le livre de Legendre & Legendre (1998) (en anglais) ou Zar (1999).
- Sur les analyses multivariées : nous recommandons l'ensemble de la documentation téléchargeable sur le site internet de l'université de Lyon I : <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>
- Sur analyse spatiale : les ouvrages de Blanchet (2007) (en français) ou Fortin & Dale (2005) (en anglais).

Établir une cartographie des espèces benthiques

Patrick TRIPLET, Stéphanie VILAIN & Alain PONSERO

Pour quelle utilisation ?

La méthode présentée ici est celle qui est retenue pour le lancement du modèle MORPH qui est présenté plus loin dans cet ouvrage. Ces paramètres estimés peuvent contribuer à établir la qualité des ressources alimentaires présentes (en type d'espèces, par des analyses de diversité spécifique). De plus, la composition du peuplement benthique permet d'obtenir des éléments sur le degré de perturbation du milieu. D'autres méthodes peuvent également être mentionnées. Le lecteur intéressé se reportera au travail de Godet *et al.* (2009) pour l'inventaire de ces méthodes, et sur les différents articles relatifs à MORPH, notamment ceux de John Goss-Custard, Sarah le V. dit Durell et Richard Stillman.

Comment procéder ?

Pourquoi cette méthode

Il existe deux moyens avec lesquels les buts peuvent être atteints. L'un est d'utiliser un suivi initial pour cartographier la distribution de chaque espèce proies, puis ensuite d'utiliser une stratégie stratifiée d'échantillonnage pour caractériser les populations cartographiées dans le suivi initial. Le second est de combiner la cartographie avec l'échantillonnage en un seul suivi en utilisant une grille d'échantillonnage systématique.

L'avantage de l'approche en deux phases est qu'elle permet l'échantillonnage stratifié des populations de proies, ce qui en retour permet une estimation non biaisée sur le plan statistique et donc des estimations précises de la densité moyenne de chaque population d'espèces. Toutefois, il existe différents désavantages à cette approche. La première est qu'elle nécessite deux suivis, ce qui augmente le travail à fournir, et particulièrement parce que l'échantillonnage initial nécessite d'établir la présence / absence et la densité de nombreuses espèces qui ne fournissent aucune indication de leur présence à la surface. Comme l'abondance et la distribution des populations d'invertébrés est souvent très variable, il est peu probable qu'un suivi

initial fournira une base adéquate pour la stratification nécessaire aux suivis suivants. Finalement, il peut être difficile de définir un schéma d'échantillonnage stratifié convenable pour un nombre d'espèces dont les distributions se chevauchent plus ou moins.

Comment mettre en œuvre l'échantillonnage en un seul suivi

Normalement, le point de départ pratique pour planifier le suivi est d'estimer combien d'échantillons peuvent être pris avec le temps et le budget disponibles, en intégrant le temps considérable nécessaire pour analyser chacun d'eux lorsque le travail de terrain est terminé.

La rapidité de l'échantillonnage sur le terrain est très variable, dépendant de l'accessibilité des zones d'échantillonnage, des moyens d'y accéder et du temps de marée basse lors des périodes diurnes de plus en plus courtes de l'automne. Il est donc nécessaire de pouvoir recourir au plus grand nombre de personnes possibles afin de pouvoir échantillonner l'ensemble du site au cours d'une période la plus restreinte possible.

La taille et le positionnement de la grille dépendent fortement de la nature du site à échantillonner (*figure 11*). Les points peuvent être séparés de 100 à 1 000 mètres ou être très rapprochés selon l'homogénéité du substrat et donc des peuplements benthiques. La connaissance préalable du terrain, le positionnement de la grille sur une carte et le recours au GPS permettent de déterminer le nombre de points d'échantillonnage. Les outils cartographiques (type SIG) apportent une aide précieuse dans l'élaboration du plan d'échantillonnage. Plus un site est grand et plus le recours à une grille asymétrique, qui permet d'alléger le dispositif sur des zones humides et de l'intensifier sur des zones diversifiées, est nécessaire.

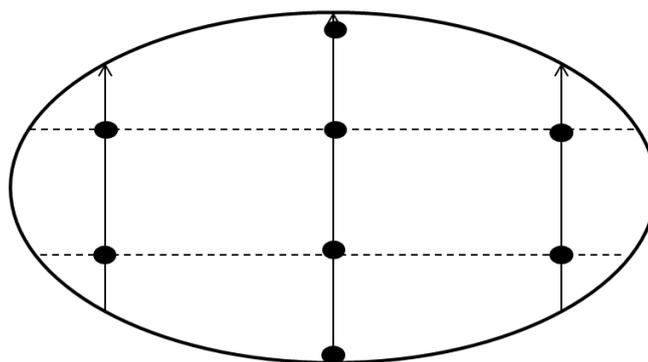


Figure 11 : exemple de stations pour le prélèvement benthos des parcelles

Conditions de réalisation

La période de réalisation est en septembre et au plus tard en octobre, lorsque la reproduction des invertébrés s'achève et que les limicoles ne sont pas encore trop nombreux et n'ont donc pas commencé à entamer les stocks. Une deuxième évaluation, en fin d'hiver, lorsque les oiseaux hivernants ont quitté l'estuaire, peut permettre d'utiles comparaisons, notamment entre les zones en réserve et les zones chassées où, par définition, la prédation par les limicoles est moins forte. Elle va permettre de calculer la mortalité hivernale de ces espèces proies au sein même de la zone protégée et de discriminer des parcelles de qualité. De plus, si les échantillonnages sont répétés chaque année en suivant strictement la même méthode à la même période, des comparaisons permettront de repérer les zones où la production est plus ou moins importante et si des changements de communautés benthiques s'opèrent.

Avantages et inconvénients

Avantages

Les avantages à utiliser un échantillonnage par une grille sont que :

- il peut se faire sans un pré-suivi ou une connaissance extensive préalable de la distribution des espèces,
- il fournit une bonne carte de distribution des espèces,
- il est facile à mettre en pratique,
- comme les échantillons sont distribués sur toute l'aire de répartition, les sites d'échantillonnage ne changent pas d'une campagne d'échantillonnage à l'autre et facilite les comparaisons dans le cas de programmes de suivi à long terme. De ce fait, il est possible d'entreprendre des études de suivis (fréquence régulière tout au long de l'année) ou de comparaisons (échantillonnage une fois par an) à long terme, qui pourront renseigner sur l'évolution du milieu.

Inconvénients

Les principaux inconvénients de l'échantillonnage par une grille sont :

- comme tous les sous-échantillons sont déterminés en fonction de la position du premier prélèvement, les estimations de la densité moyenne seront biaisées au plan statistique, bien qu'en pratique le résultat ne sera probablement pas éloigné de la population véritable fournie par un échantillonnage aléatoire,

- s'il existe un zonage des espèces au sein du site qui correspond approximativement avec la taille de la grille, il y a un grand risque de ne pas prendre en compte certaines espèces. Bien qu'on ne sache pas généralement combien de fois ce dernier inconvénient peut se produire sur les zones intertidales, il peut, d'une certaine façon, être surmonté en utilisant une grille asymétrique définie à partir des gradients perçus comme les plus importants, par exemple, en échantillonnant à de plus petits intervalles sur le bas schorre.
- des particularités morphodynamiques de l'estran (bancs sableux, dépressions...) dont la taille est inférieure à l'espacement des points d'échantillonnage, risque également de ne pas être pris en compte.

Traitements des données

Les éléments cartographiques de répartition des espèces, courbe de densité peuvent être produites assez facilement par des logiciels de statistique ou des logiciels de SIG.

Une première approche pour la quantification est d'estimer simplement les stocks en additionnant les abondances mesurées au sien de chaque station, considéré comme représentative de l'espace (du rectangle entre quatre stations de prélèvement).

Il existe de nombreuses méthodes de géostatistiques utilisables en écologie. En particulier, les techniques d'interpolation des données (krigeage, régression polynomiale, spin cubique...) permettent de rendre compte et de restituer la complexité des structures spatiales observées dans la population (Legay & Debouzie, 1985) en analysant la variabilité selon diverses échelles spatiales. Certains logiciels SIG « haut de gamme » facilitent ce type d'analyse.

Il est possible de coupler des données de répartition d'espèces benthiques avec des zones d'alimentation des oiseaux limicoles. La superposition des cartes de répartition d'espèces benthiques et de zones d'alimentation constitue une première approche pour visualiser certaines relations « fortes ». Au delà, des analyses de régressions multiples ou de couplages de tableaux sont nécessaires, mais restent des outils assez complexes à mettre en œuvre.

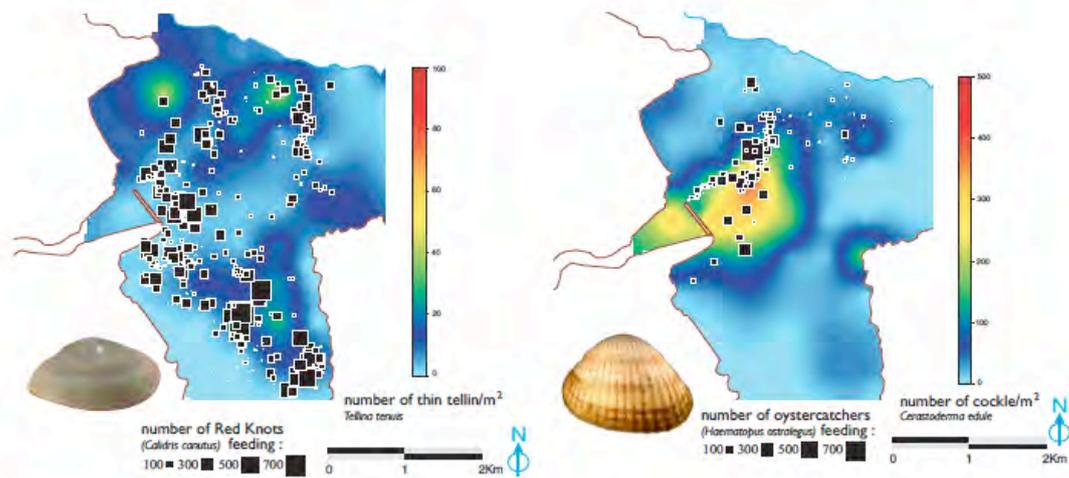


Figure 12 : comparaison entre la distribution des proies et de leurs prédateurs : à gauche le Bécasseau maubèche et la Telline, à droite l’Huîtrier pie et la Coque (d’après Ponséro *et al.*, 2011)

La cartographie des principales zones d’alimentation et des peuplements benthiques permet aux gestionnaires d’identifier des zones fonctionnelles à forts enjeux de conservation. Sur la *figure 12*, par exemple, il a été mis en évidence un lien étroit entre les Huîtriers pies *Haemathopus ostralegus* à marée basse et les coques *Cerastoderma edule* d’une taille supérieur à 20 millimètres, d’une part, et le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* et la Telline *Tellina tenuis*, d’autre part.

Références bibliographiques

- AKSISSOU M. (1989) *Dynamique des populations de deux Talitridae du littoral septentrional du Maroc* (Talorchestia spinifera M. dans l'estuaire du Sebou et Orchestia gammarellus P. dans le Lac Smir). Thèse de 3^{ème} cycle, Fac. des Sc. de Rabat (Maroc), Rabat, 202 p.
- AKSISSOU M. (1997) *Dynamique des populations d'Orchestia gammarellus (Pallas, 1766) – Crustacea, Amphipoda, Talitridea – du littoral méditerranéen du Maroc occidental et impact des aménagements*. Thèse Sciences, Tetouan (Maroc), Univ. Abdelmalek Essaâdi, 151p.
- AKSISSOU M. & ELKAÏM B. (1994) Biodemography and dynamics of an *Orchestia gammarellus* population (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) along the Mediterranean coast of Morocco. *Acta Oecologica*, 15: 633-659.
- AKSISSOU M & ELKAÏM B. (1997) Reproductive cycle of an *Orchestia gammarellus* population (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) in lake Smir (Morocco). *Mediterranea, Serie de Estudios Biológicos*, II: 5-11.
- AKSISSOU M, ERRAMI M. & MENIOUI M. (1998) Management Impacts of Mediterranean wetland (lake Smir, Morocco) on *Orchestia gammarellus* (Crustacea, Amphipoda, Talitridae). *Report of the International Commission for the scientific exploration of the Mediterranean Sea*, 35: 510-511.
- AMANIEU M. (1969) Cycle reproducteur à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarellus* (Pallas) (Amphipode Talitridae). *Bull. Inst. Oceanog. Monaco*, 68 (1390), 24 p.
- AMANIEU M. (1970) Cycle reproducteur et fécondité de quelques Crustacés Pécararides littoraux. Déterminisme écologique et comparaisons biogéographiques. *Bull. Soc. Ecol.*, 1 : 223-231.
- ALLER R. C. (1982) The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In MCCALL P. L. & TEVESZ M. J. S. (eds.) *Animal-sediment relations, the biogenic alteration of sediments*. New York & London.
- ANNEZO J. P. & HAMON D. (1989) *Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale en baie de Saint-Brieuc*. IFREMER, 94 p.
- ARBACH LELOUP F., DESROY N., LE MAO P., PAULY D. & LE PAPE O. (2007) Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76: 111-120.
- ARMONIES W. (1994) Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48: 291-297.
- ARNAUD M. & EMERY X. (2000) *Estimation et interpolation spatiale*. Hermes science publications, Paris.

- BACHELET G. (1982) Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanologica acta*, 5 : 421-431.
- BACHELET G. (1987) *Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien*. Thèse, université de Bordeaux I, 447 p.
- BAGGERMAN B. (1953) Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Arch. Neerl. Zool.*, 10: 315-342.
- BAIRD D., EVANS P. R., MILNE H. & PIENKOWSKI M. W. (1985) Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 23: 573-597.
- BARBAULT R. (1981) *Écologie des populations et des peuplements*. Éd. Masson, Paris, 200 p.
- BELLAN-SANTINI D. (1968) Influence de la pollution sur les peuplements benthiques. *Rev. Intern. Oceanogr., Med X* : 27-53.
- BEUKEMA J. J. (1976) Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 236-261.
- BEUKEMA J. J. & DEKKER R. (2006) Annual cockle *Cerastoderma edule* production in the Wadden Sea usually fails to sustain both wintering birds and a commercial fishery. *Marine ecology progress series*, 309: 189-204.
- BEUKEMA J. J., DEKKER R., ESSINK K. & MICHAELIS H. (2001) Synchronized reproductive success of the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences. *Marine ecology progress series*, 211: 143-155.
- BIORET F., ESTEVE R. & STURBOIS A. (2009) *Dictionnaire de la protection de la nature*. Rennes, Presses universitaires de Rennes.
- BLANCHARD G. F. & CARIOU-LE GALL V. (1994) Photosynthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oléron Bay, France: Preliminary results. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182: 1-14.
- BLANCHET G. (2007) *Analyse spatiale en écologie : développements méthodologiques*. Université de Montréal, Montréal.
- BORJA A., MADER J., MUXIKA I., RODRIGUEZ J. G. & BALD J. (2008) Using M-AMBI in assessing benthic quality within the Water Framework Directive: some remarks and recommendations. *Marine pollution bulletin*, 56: 1377.
- BOURGET E. & BROCK V. (1990) Short-term shell growth in bivalves: individual, regional, and age-related variations in the rhythm of deposition of *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*. *Marine Biology (Berlin)*, 106: 103-108.
- BREY T. (2001) *Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook*. Germany.
- CHESSER D. & HANAFAI M. (1996) Analyse de la co-inertie de k nuages de points. *Rev. statistique appliquée*, 44 : 35-60.
- CIUTAT A., WIDDOWS J. & POPE N. D. (2007) Effect of *Cerastoderma edule* density on near-bed hydrodynamics and stability of cohesive muddy sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 346: 114-126.

- COLLIN F. & DE JONGE V. N. (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 14: 185-196.
- COOSEN J., TWISK F., VAN DER TOL M. W. M., LAMBECK R. H. D., VAN STRALEN M. R. & MEIRE P. M. (1994) Variability in stock assessment of cockles (*Cerastoderma edule* L.) in the oosterschelde (in 1980-1990), in relation to environmental factors. *Hydrobiologia*, 282/83: 381-395.
- COULL B. C., BELL S. B. & LIVINGSTON R. J. (1979) Perspectives of marine meiofaunal ecology. *Marine Science*, 10: 189-216.
- CRESSIE N. A. C. (1993) *Statistics for spatial data*. Wiley inter-science, New York.
- DABOUINEAU L. & PONSERO A. (2009) *Synthèse sur la biologie des coques Cerastoderma edule*. 2^{ème} édition. université catholique de l'Ouest-Réserve naturelle nationale baie de Saint-Brieuc. 23 p.
- DAHL E. (1946) The Amphipoda of the sound. Part 1 Terrestrial Amphipoda. *Acta Univ. Lund. Sect.*, 2: 1-13
- DAME R. F. (1996) *Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach*. CRC Press.
- DAUER D. M. (1993) Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine pollution bulletin*, 26: 249-257.
- DAUVIN J.-C. (1997) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes atlantique, Manche et mer du Nord. Synthèse, menaces et perspectives*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- DAUVIN J.-C., BELLAN G. & BELLAN SANTINI D. (2008) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18: 432-445.
- DAUWE B., HERMAN P. M. J. & HEIP C. H. R. (1998) Community structure and bioturbation potential of macrofauna at four North Sea stations with contrasting food supply. *Marine ecology progress series*, 173: 67-83.
- DAVIES C. E., MOSS D. & HILL M. O. (2004) *EUNIS habitat classification revised 2004*. European Environment Agency, 310 p.
- DEGRÉ D. (2006) *Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants*. Thèse, université de La Rochelle.
- DEKKER R. & BEUKEMA J. J. (1999) Relations of summer and winter temperatures with dynamics and growth of two bivalves, *Tellina tenuis* and *Abra tenuis*, on the northern edge of their intertidal distribution. *Journal of Sea Research*, 42: 207-220.
- DESHOLM M., HARDER A. M. & MOURITSEN K. M. (1998) The sediment-plane: an alternative tool for estimating prey accessibility to tactilely feeding waders. *Wader Study Group Bulletin*, 85: 73-75.
- DIAS N. & SPRUNG M (2004) Population dynamic sand production of the amphipod *Orchestia gammarellus* (Talitridae) in a Ria Formosa saltmarsh (Southern Portugal). *Crustaceana*, 76: 1123-1141
- DIAS M. P., GRANADEIRO J. P. & PALMEIRIM J. M. (2009) Searching behaviour of foraging waders: does feeding success influence their walking? *Animal Behaviour*, 77: 1203-1209.

- DOLEDEC S. & CHESSEL D. (1987) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I- Description d'un plan d'observations complet par projection de variables. *Acta Oecologica*, 8 : 403-426.
- DOLEDEC S. & CHESSEL D. (1989) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II- Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica*, 10 : 207-232.
- DOLÉDEC S. & CHESSEL D. (1994) Co inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater biology*, 31: 277-294.
- DUCROTOY J.-P., RYBARCZYK H., SOUPRAYEN J., BACHELET G., BEUKEMA J. J., DESPREZ M., DÖRJE J., ESSINK K., GUILLOU J., MICHAELIS H., SYLVAND B., WILSON J. G., ELKAÏM B. & IBANEZ F. (1991) A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*) in North-Western Europe. ECSA 19. *In Proceedings of the Estuarine and Coastal Sciences Association Symposium*. Caen, University of Caen, France. Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons: 173-184.
- ELEFTHERIOU A. & HOLME N. A. (1984) Macrofauna techniques. *In* HOLME N. A. & MCINTYRE A. D. (ed.), *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 160-228.
- ELEFTHERIOU A. & MCINTYRE A. D. (2005) *Methods for the study of marine benthos*. Wiley-Blackwell.
- ELLIOTT J. M. & DECAMPS H. (1973) Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Annales de limnologie*, 9 : 79-120.
- ELMGREN R. & RADZIEJEWSKA T. (1989) *Recommendations for quantitative benthic meiofauna studies in the Baltic*. Szczecin. Poland Academy of Agriculture.
- EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. & HALE W. G. (1984) *Coastal waders and wild-fowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge.
- EVERITT B. S. (1974) *Cluster Analysis*. London.
- FISCHER-PIETTE E. (1932) *Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et îles de la Manche, de Lannion à Fécamp*. Monaco.
- FLACH E. C. (1993) The distribution of the amphipod *Corophium arenarium* in the Dutch Wadden Sea: relationships with sediment composition and the presence of cockles and lugworms. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 281-290.
- FORTIN M. J. & DALE M. R. T. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRITHSEN J., RUDNICK D. & ELMGREN R. (1983) A new, flow-through corer for the quantitative sampling of surface sediments. *Hydrobiologia*, 99: 75-79.
- FRONTIER S. (1983) *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, Paris.
- FUJII T. (2007) Spatial patterns of benthic macrofauna in relation to environmental variables in an intertidal habitat in the Humber estuary, UK: Developing a tool for estuarine shoreline management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75: 101-119.
- GARCIA C. (2010) *Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord*. Thèse, université de Lille 1.

- GIBSON R. N., BARNES M. & ATKINSON R. J. A. (2001) Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. *Oceanographie Marine Biology Annual Review*, 39: 233-267.
- GIERE O. (2009) *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Springer Verlag.
- GODET L., FOURNIER J., TOUPOINT N & OLIVIER F. (2009) Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography*, 33: 378-402.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea*, 68: 52.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In BURGER J. (ed.) *Shorebirds: migration and foraging behavior. Behavior of marine animals: current perspectives in research*: 233-270.
- GOSS-CUSTARD J. D., JENYON R. A., JONES R. E., NEWBERRY P. E. & WILLIAMS R. L. B. (1977) The ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology*, 14: 707-719.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., YATES M. G., CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A. S., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S. E. A. LE V. DIT, EICHORN G., ENS B. J., EXO K.-M., FERNANDO P. U. U., FERNS P. N., HOCKEY P. A. R., GILL J. A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J. A., MOREIRA F., NAGARAJAN R., OWENS I. P. F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W. J., TRIPLET P., WORRALL D. H., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R. A. (2006) Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro invertebrates. *Biological Reviews*, 81: 521-529.
- GRALL J. & COIĆ N. (2005) *Une synthèse des méthodes d'évaluation de la qualité du macrobenthos en milieu côtier*. IFREMER, 67 p.
- GRANADEIRO J. P., DIAS M. P., MARTINS R. C. & PALMEIRIM J. M. (2006) Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta oecologica*, 29: 293-300.
- GRANADEIRO J. P., SANTOS C. D., DIAS M. P. & PALMEIRIM J. M. (2007) Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiologia*, 587: 291-302.
- GRAY J. S. & PEARSON T. H. (1982) Objective Selection of Sensitive Species Indicative of Pollution-Induced Change in Benthic Communities. I. Comparative Methodology. *Marine ecology progress series*, 9: 111-119.
- GRAY J. S., MCINTYRE A. D. & ŠTIRN J. (1992) *Manual of methods in aquatic environment research*. FAO Fisheries Technical Paper. 49 p.
- GUARINI J. M., BLANCHARD G. F., GROS P., GOULEAU D. & BACHER C. (2000) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine ecology progress series*, 195: 291-303.
- HANCOCK D. A. (1967) Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). *Journal of Applied Ecology*, 4: 137-157.
- HENRY J. & MONNAT J. Y. (1981) *Oiseaux marins de la façade atlantique française*. ministère de l'Environnement et du Cadre de vie, 338 p.

- HIDDINK J. G., MARIJNISSEN S. A. E., TROOST K. & WOLFF W. J. (2002) Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269: 223-248.
- HILY C. (1984) *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest*. Thèse, université Bretagne occidentale, Brest, 337 p.
- HILY C. & BOUTEILLE M. (1999) Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France): Modifications de la diversité spécifique et des guildes trophiques dans un sédiment intertidal colonisé par un herbier de Zostères (*Zostera marina*) (Bretagne, France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 322 : 1121-1131.
- HUXHAM M. & RICHARDS M. (2003) Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288: 279-293.
- INGÓLFSSON A., ÓLAFSSON P. & MORRITT D. (2007) Reproduction and life-cycle of the beachflea *Orchestia gammarellus* (Pallas), (Crustacea: Amphipoda) at thermal sites in the intertidal of Iceland: How important is temperature? *Mar. Biol.*, 150: 1333-1343.
- ISO 16665 (2005) Qualité de l'eau - Lignes directrices pour l'échantillonnage quantitatif et le traitement d'échantillons de la macrofaune marine des fonds meubles. Éd ISO-FDIS, p. 32 p.
- JENSEN K. T. (1993) Density dependant growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73: 333-342.
- JONSSON R. & ANDRÉ C. (1992) Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenean trematode *Cercaria cerastodermæ* L. *Ophelia*, 36: 151-157.
- KEMP P. F., SHERR B. F., SHERR E. B. & COKE J. J. (1993) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publ., Boca Raton.
- KENDALL M. A., DAVEY J. T. & WIDDICOMBE S. (1995) The response of two estuarine benthic communities to the quantity and quality of food. *Hydrobiologia*, 311: 207-214.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. (1987) High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
- KUWAE T., BENINGER P. G., DECOTTIGNIES P., MATHOT K. J., LUND D. R. & ELNER R. W. (2008) Biofilm grazing in a higher vertebrate: the Western Sandpiper, *Calidris mauri*. *Ecology*, 89: 599-606.
- LE CORRE N. (2009) *Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux*. Thèse, université de Bretagne occidentale, Brest.,

- LE DREAN-QUENEC'H DU S. & TRIPLET P. (2004) Influence des caractéristiques sédimentaires des substrats meubles intertidaux sur le comportement alimentaire des limicoles. *Alauda*, 72: 11-21.
- LE MAO P. PASCO P. Y. & PROVOST S. (2006) Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda*, 74: 23-36.
- LEBART L., MORINEAU A. & TABARD N. (1977) *Techniques de la Description Statistique: Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux*. Dunod, Paris.
- LEBART L., MORINEAU A. & WARWICK K. M. (1984) *Multivariate descriptive analysis: Correspondence analysis and related techniques for large matrices*. New York.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- LEGUERRIER D. (2005) *Construction et étude d'un modèle de réseau trophique de la vasière de Brouage (bassin de Marennes Oléron, France). Prise en compte de la saisonnalité et des échanges physiques pour la synthèse constructive des connaissances sur une zone intertidale d'une région tempérée*. Thèse, université de la Rochelle, La Rochelle.
- LEGUERRIER D., NIQUIL N., BOILEAU N., RZEZNIK J., SAURIAU P. G., LE MOINE O. & BACHER C. (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine ecology progress series*, 246: 17-37.
- LEMOIGNE M., DESPREZ M. & DUCROTOY J.-P. (1988) *Exploitation des ressources en bivalves de la baie de Somme. Aménagement de la pêche à pied et état de la ressource en coques*. IFREMER, 177 p.
- LITTLE C. (2000) *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press, USA.
- LOUIS M. (1977a) Étude des populations des Talitridae des étangs littoraux méditerranéens. I. Variations numériques des effectifs au sein des différentes phases et interprétation. *Bull. Soc. Ecol.*, 8 : 63-74.
- LOUIS M. (1977b) Étude des populations des Talitridae des étangs littoraux méditerranéens. II. Identification des cohortes, cycles et fécondité. *Bull. Soc. Ecol.*, 8 : 75-86.
- MATHOT K. J., LUND D. R. & ELNER R. W. (2010) Sediment in Stomach Contents of Western Sandpipers and Dunlin Provide Evidence of Biofilm Feeding. *Waterbirds*, 33: 300-306.
- MCLUSKY D. S. & ELLIOTT M. (2004) *The estuarine ecosystem: ecology, threats, and management*. Oxford University Press, Oxford (UK).
- MEIRE P. M., SEYS J., BUIJS J. & COOSEN J. (1994) Spatial and temporal patterns of intertidal macrobenthic populations in the Oosterschelde: are they influenced by the construction of the storm-surge barrier? *Hydrobiologia*, 282: 157-182.
- MODERAN J. (2010) *L'estuaire de la Charente : structure de communauté et écologie trophique planctonique, approche écosystémique de la contamination métallique*. Thèse université de La Rochelle, La Rochelle,.

- MONTAGNA P. A., BLANCHARD G. F. & DINET A. (1995) Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 185: 149-165.
- MONTAUDOUIN X. D. (1996) Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.), identified by field survey and transplant experiments. *Journal of Sea Research*, 36: 251-265.
- MONTAUDOUIN X. D. & BACHELET G. (1996) Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanologica acta*, 19: 449-464.
- MONTAUDOUIN X. D. (1997) Potential of bivalves' secondary settlement differs with species: a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Marine Biology* (Berlin), 128: 639-648.
- MONTAUDOUIN X. D., KISIELEWSKI I., BACHELET G. & DESCLAUX C. (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica acta*, 23: 453-468.
- MONTAUDOUIN X. D., THIELTGES D. W., GAM M., KRAKAU M., PINA S., BAZAIRI H., DABOUINEAU L., RUSSELL-PINTO F. & JENSEN K. T. (2009) Digenean trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the north-eastern Atlantic shoreline. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89: 543-556.
- MOREIRA F. (1994) Diet, prey size selection and intake rates of Black tailed Godwits *Limosa limosa* feeding on mudflats. *Ibis*, 136: 349-355.
- MOREIRA F. (1997) The Importance of Shorebirds to Energy Fluxes in a Food Web of a South European Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 67-78.
- MYERS J. P., WILLIAMS S. L. & PITELKA F. A. (1980) An experimental analysis of prey availability for Sanderlings (Aves: *Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Canadian Journal of zoology*, 58: 1564-1574.
- NEWTON I. & BROCKIE K. (1998) *Population limitation in birds*. London: Academic Press.
- PAVOINE S. (2005) *Méthodes statistiques pour la mesure de la biodiversité*. Université de Lyon I, Lyon.
- PEARSON T. H. & ROSENBERG R. (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 16: 229-311.
- PERSSON L.-E. (1999) Growth and Reproduction in Two Brackish Water Populations of *Orchestia gammarellus* (Amphipoda: Talitridae) in the Baltic Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 19: 53-59.
- PIERSMA T. (1990) Pre-migratory 'fattening' usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringing & Migration*, 11: 113-115.
- PIERSMA T. & JUKEMA J. (1990) Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of bar-tailed godwits at successive spring staging sites. *Ardea*, 78: 315-337.

- PIERSMA T., DE GOEIJ P. & TULP I. (1993) An evaluation of intertidal feeding habitats from a shorebird perspective: towards relevant comparisons between temperate and tropical mudflats. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 503-512.
- PIERSMA T., VERKUIL Y. & TULP I. (1994) Resources for long-distance migration of knots *Calidris canutus islandica* and *C. c. canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea? *Oikos*, 71: 393-407.
- PONSERO A., TRIPLET P., AULERT C., JOYEUX E. & PERIN R. (2008) Rythme hivernal d'alimentation du Courlis cendré (*Numenius arquata*) dans cinq grandes baies et estuaires français. *Alauda*, 76 : 89-100.
- PONSERO A., DABOUINEAU L. & ALLAIN J. (2009) Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science*, 75: 839-850.
- PONSERO A., STURBOIS A., SIMONIN A., GODET L. & LE MAO P. (2011) Benthic macrofauna consumption by water birds. In Agence Aires marines protégées - IFREMER, (éd.), *Biodiversité, écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ?*, Saint-Malo 2 - 3 novembre 2011.
- PONSERO A. & LE MAO P. (sous presse) Consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'écologie*.
- QUAMMEN M. L. (1982) Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Marine Biology*, 71: 339-343.
- RAFFAELLI D. G. & HAWKINS S. J. (1999) *Intertidal ecology*. Kluwer Academic Pub.
- RAMADE F. (1984) *Éléments d'écologie: écologie fondamentale*. Dunod, Paris.
- RAMON M. (2003) Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in backbarrier tidal flat of the Wadden. *Scientia marina*, 67: 429-443.
- RICCIARDI A. & BOURGET E. (1998) Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Marine ecology progress series*, 163: 245-251.
- RICHARDS M. G., HUXHAM M. & BRYANT A. (1999) Predation: a causal mechanism for variability in intertidal bivalve populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241: 159-177.
- RIERA P., RICHARD P., GRÉMARE A. & BLANCHARD G. (1996) Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *MEPS*, 142: 303-309.
- ROSA S., GRANADEIRO J. P., CRUZ M. & PALMEIRIM J. M. (2007) Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: Consequences for the foraging behaviour of waders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 353: 35-44.
- ROUX M. (1985) *Algorithmes de classification*. Masson, Paris.
- SALVAT B. (1964) Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *Cahiers de recherche de l'Académie des sciences de Paris*, 259 : 43-56.

- SANCHEZ-SALAZAR M. E., GRIFFITHS C. L. & SEED R. (1987) The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations edible cockles *Cerastoderma edule* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25: 245-260.
- SANTOS C. D., SARAIVA S., PALMEIRIM J. M. & GRANADEIRO J. P. (2009) How do waders perceive buried prey with patchy distributions? The role of prey density and size of patch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 372: 43-48.
- SAURIAU P. G., MOURET V. & RINCE J. P. (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivé du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica acta*, 12: 101-112.
- SCHEIFFARTH G. & NEHLS G. (1997) Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 51: 373-387.
- SCHERRER B. (2007) *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur, Montréal.
- SERÓDIO J., SILVA J. M. & CATARINO F. (1997) Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *Journal of Phycology*, 33: 542-553.
- SIMIER M., BLANC L., PELLEGRIN F. & NANDRIS D. (1999) Approche simultanée de K couples de tableaux: Application à l'étude des relations pathologie végétale-environnement= Simultaneous approach of K pairs of tables: Application to the study of the relations Vegetal pathology-Environment. *Revue de statistique appliquée*, 47: 31-46.
- SMAAL A. C., VONCK A. P. M. A. & BAKKER M. (1997) Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77: 817-838.
- SPRUNG M. & MACHADO M. (2000) Distinct life histories of peracarid crustaceans in a Ria Formosa salt marsh (S. Portugal). *Wetlands Ecology and Management*, 8: 105-116.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S., FROST N. J., MORRISEY D. J., KENNY A. J. & DREWITT A. L. (2005) Predicting site quality for shorebird communities: a case study on the Humber estuary, UK. *Marine ecology progress series*, 305: 203-217.
- ŠTIRN J. (1981) *Manual of methods in aquatic environment research*. FAO Fisheries Technical Paper. 71 p.
- STRASSER M., DEKKER R., ESSINK K., GÜNTHER C. P., JAKLIN S., KRÖNCKE I., MADSEN P. B., MICHAELIS H. & VEDEL G. (2003) How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *Journal of Sea Research*, 49: 47-57.
- SUEUR F. & TRIPLET P. (1999) *Les oiseaux de la Baie de Somme: inventaire commenté des oiseaux de la Baie de Somme et de la Plaine Maritime Picarde*. Syndicat mixte pour l'Aménagement de la côte Picarde. 509 p.
- SUEUR F., DESPREZ M., FAGOT C. & TRIPLET P. (2003) La Baie de Somme : un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda*, 71: 49-58.
- TER BRAAK C. J. F. (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.

- TRIGUI R. J. (2009) *Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton*. Museum national d'histoire naturelle, Paris.
- TRIPLET P. (1984) *Facteurs abiotiques et biotiques conditionnant une stratégie de recherche de nourriture : l'exemple de l'Huître-pie (Haematopus ostralegus) prédateur de la coque (Cerastoderma edule) en baie de Somme*. École nationale supérieure, Paris, 115 p.
- TRIPLET P., FAGOT C., BACQUET S., DESPREZ M., LENGIGON A., LOQUET N., SUEUR F. & OGET E. (1998) *Les Relations Coque, Huître-pie, Homme en Baie de Somme*. SMACOPI, GEMEL, Réserve naturelle de la Baie de Somme, 148 p.
- TRIPLET P., SOURNIA A., JOYEUX E. & LE DREAN QUENEC'H DU S. (2003) Activités humaine et dérangements : l'exemple des oiseaux d'eau. *Alauda*, 71 : 305-316.
- VAN SENUS P. & MCLACHLAN A. (1986) Growth, production, and a partial energy budget for the Amphipod, *Talorchestia capensis* (Crustacea: Talitridae) in the Eastern Cape, South Africa. Pubblicaciones della Stazione Zoologica di Napoli I. *Marine Ecology*, 7: 165-179.
- WANINK J. H. & ZWARTS L. (1993) Environmental effects of the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 407-418.
- WARWICK R. M. (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 92: 557-562.
- WARWICK R. M. & CLARKE K. R. (1995) New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine ecology progress series*, 129: 301-305.
- WARWICK R. M. & PRICE R. (1979) Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mud-flat. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 9: 257-271.
- WEST A. D., YATES M. G., MCGRORTY S. & STILLMAN R. A. (2007) Predicting site quality for shorebird communities: A case study on the Wash embayment, UK. *Ecological Modelling*, 202: 527-539.
- WILDISH D. J. (1988) Ecology and natural history of aquatic talitroidae. *Can. J. Zool.*, 66: 2340-2359.
- WILLIAMS I. D., VAN DER MEER J., DEKKER R., BEUKEMA J. J. & HOLMES S. P. (2004) Exploring interactions among intertidal macrozoobenthos of the Dutch Wadden Sea using population growth models. *Journal of Sea Research*, 52: 307-319.
- YSEBAERT T. J. (2000) *Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales*. Universiteit Antwerpen, Antwerpen.
- ZAR J. H. (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice hall Upper Saddle River, NJ.
- ZWARTS L. & WANINK J. H. (1991) The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia*, 87: 581-587.
- ZWARTS L. & BLOMERT A. M. (1992) Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Marine ecology progress series*. *Oldendorf*, 83: 113-128.

ZWARTS L. & WANINK J. H. (1993) How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 441-476.

Chapitre III : Les habitats végétalisés

Les marais salés littoraux Antoine MEIRLAND, Audrey BOUVET & Olivier CHABRERIE	157
Cartographie la végétation des marais maritimes Anthony STURBOIS & Frédéric BIORET	209
Cartographie des espèces et des habitats : application à la baie de Somme Antoine MEIRLAND & Olivier CHABRERIE	215
Mesurer la pression de pâturage sur les prés-salés Patrick TRIPLET	217

Les marais salés littoraux

**Antoine MEIRLAND, Audrey BOUVET &
Olivier CHABRERIE**

Définition

Les marais salés littoraux peuvent être définis comme des zones végétalisées par des plantes vasculaires. Ils sont sujets à des inondations par la mer à intervalles réguliers. Les marais salés seront ici entendus au sens large du terme, en incluant les herbiers à zostères dont certains sont submergés toute l'année.

Les différents types de marais salés

Les marais salés peuvent être classés de différentes façons. Ainsi, une typologie peut se fonder sur des aspects biologiques ou géomorphologiques. Les marais salés français de la frontière belge à l'Espagne appartiennent tous au domaine européen tempéré (Adam, 1990) caractérisé notamment par la présence d'Obione faux pourpier *Halimione portulacoides* et d'Atropis maritime *Puccinellia maritima*. Les différences floristiques au sein de la zone dépendent de la biogéographie des différentes espèces (tableau I). Un élément déterminant de la composition végétale dans ce type d'environnement est la géomorphologie de la zone. Allen (2000) identifie sept types différents de marais salés selon la configuration de la côte (Figure 1).

Chacun de ces systèmes comporte des spécificités (Adnit *et al.*, 2005) :

- les côtes ouvertes sont des systèmes généralement sableux avec une exposition importante à la mer,
- les systèmes de côte ouverte derrière une barrière sont des systèmes sablo-vaseux protégés derrière une barrière qui peut être naturelle (galets, sable) ou artificielle (digue),
- les indentations ouvertes sont des espaces végétalisés sur les marges, généralement sableux,
- les indentations à entrée restreinte sont des systèmes sablo-vaseux dont l'entrée est plus ou moins fermée,

- les marges d'estuaires sont des systèmes ouverts, généralement vaseux et rencontrés dans les estuaires caractérisés par une faible obstruction de leur ouverture,
- les estuaires protégés par une barrière sont composés en général de sable et de vase ; l'entrée est protégée par une barrière,
- les rias ou abers sont des vallées d'un fleuve ennoyées par la montée du niveau de la mer. Le substrat est en grande partie rocheux.

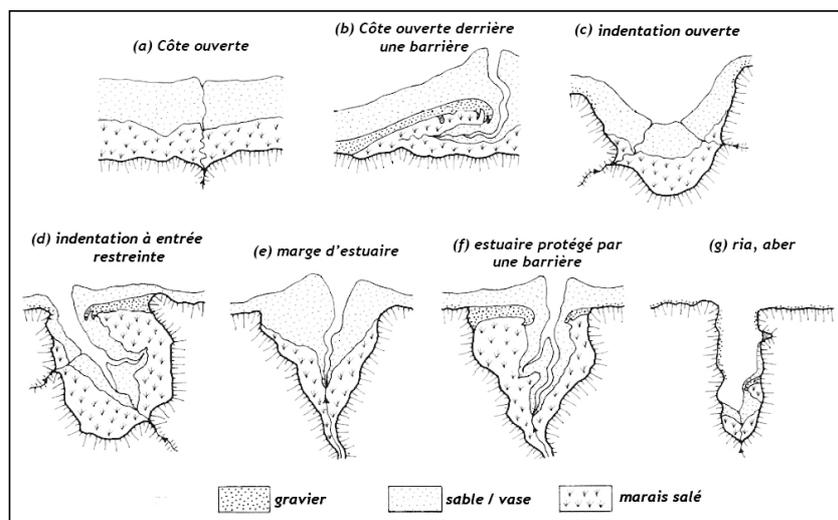


Figure 1 : classification géomorphologique des marais salés (Allen, 2000)

Les marais salés sont constitués de différentes zones distinctes dont principalement une haute plate-forme végétalisée plus ou moins régulièrement recouverte par la mer et un réseau de chenaux qui se ramifient et rétrécissent vers la terre (

Figure 2). D'autres systèmes, comme les buttes ou les dépressions, peuvent ponctuer la zone végétalisée. Le système de chenaux permet l'arrivée et le drainage de la marée sur les zones végétalisées. Il est ainsi le lieu préférentiel d'arrivée d'eau et de sédiments au sein du marais salé.

Les variations de salinité, la topographie de l'estran et la compétition interspécifique influencent fortement la végétation estuarienne. Par suite de l'action de ces différents facteurs, les communautés végétales se répartissent suivant un gradient terre-mer. L'estran est traditionnellement divisé en deux grandes zones :

- la slikke est la partie inférieure de l'estran. Elle est inondée à chaque marée haute, quel que soit le coefficient de marée. Sa limite supérieure, parfois caractérisée par une micro-falaise, est au niveau moyen des pleines mers de mortes-eaux. La slikke subit donc de façon importante les effets de la marée et des courants. La végétation de la slikke peut être constituée de *Zostère* naine, la *Zostère* marine étant confinée au domaine subtidal. Sur les niveaux les plus hauts, la végétation éparse est constituée de *Spartines* et de *Salicornes*.

- le schorre correspond aux niveaux les plus élevés des marais salés. Il est en continuité avec le milieu terrestre. Les sédiments sont, en général, plus fins et plus tassés que sur la slikke. Il n'est recouvert que lors des marées de fort coefficient, certaines zones n'étant atteintes qu'une ou deux fois dans l'année. La végétation est dense et peut être scindée en différents étages : le bas schorre, le moyen schorre et le haut schorre. Un réseau de chenaux parcourt l'ensemble de l'espace permettant les mouvements de va et vient de la marée. Les communautés et les espèces végétales sont organisées sous forme de mosaïques selon différents facteurs comme la micro-topographie, l'altitude, la granulométrie, les pressions... Une quarantaine d'espèces halophiles colonisent les marais salés européens.

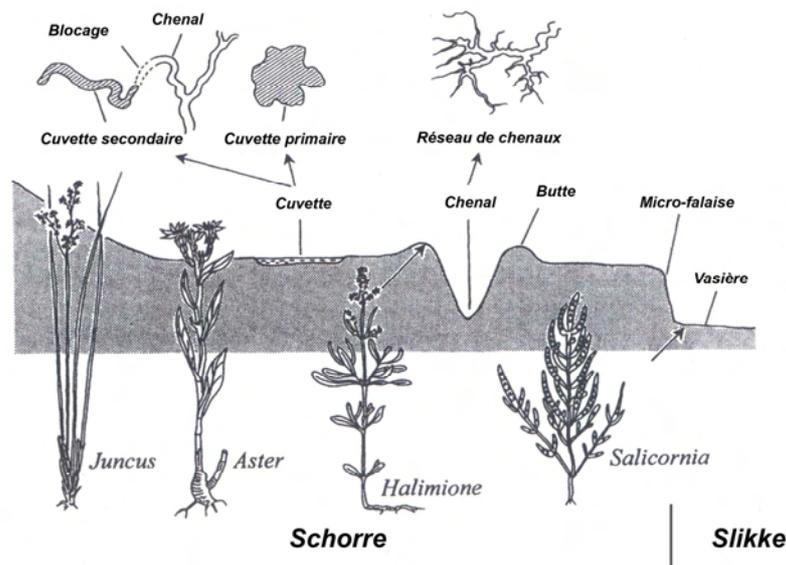


Figure 2 : sections des différents caractères morphologiques des marais salés
 Les diagrammes du haut montrent certaines structures vues de dessus. Sur le bas, les espèces de plantes d'un marais typique du sud de l'Angleterre (d'après Little 2009)

Les conditions de vie pour les végétaux en milieu intertidal

Les prés-salés sont caractérisés par une alternance de périodes recouvertes par la mer et de périodes exondées. Ces caractéristiques ont entraîné une adaptation des peuplements végétaux. Les estuaires peuvent être considérés comme des environnements hostiles pour le développement de la végétation (Adam, 1990). Les plantes qui les colonisent doivent être adaptées à un environnement très dynamique. En effet, cette végétation doit généralement faire face à deux contraintes principales : les variations de salinité et les immersions plus ou moins longues. La plupart des plantes qui colonisent les prés-salés doivent donc tolérer le sel et les immersions.

La salinité

Les plantes qui tolèrent le sel sont appelées « halophytes ». Elles possèdent des mécanismes qui leur permettent de supporter des concentrations importantes de sels. Les mécanismes développés par les plantes pour résister à la salinité ont été très étudiés (par exemple, Adam, 1990). Toutes les plantes nécessitent des éléments minéraux pour leur croissance comme les macronutriments (N, P, K, S, Ca, Mg) ou d'autres en de moins grandes quantités (Cu, Zn, B, Cl, Mn, Fe). La salinité de l'eau de mer est due à la présence de certains ions, dans des proportions relativement constantes. L'adaptation des halophytes consiste donc à « trier » par des mécanismes physiologiques particuliers, les ions nécessaires à leur croissance de ceux qui leur sont toxiques. Les adaptations de ces plantes sont de natures diverses : certaines halophytes possèdent une pompe sodium-potassium, d'autres absorbent le sodium par les racines et l'évacuent ensuite ou l'isolent dans le cytoplasme de leurs cellules (Raven *et al.*, 2003). Adam (1990) présente en détail les différents mécanismes de régulation ionique dont les principaux sont : exclusion, succulence, sécrétion, croissance et sénescence, éduction de la transpiration.

Exclusion

Les racines des plantes sont capables de sélectionner les entrées et les sorties d'ions (Raven *et al.*, 2003). À ce niveau, les halophytes ne semblent pas différentes des autres plantes. Elles montrent en général, sous des conditions de forte transpiration, une exclusion marquée du Na⁺ et du Cl⁻ du xylème (Adam, 1990), caractère marqué chez *Suaeda maritima* (Flowers & Yeo *in* Adam, 1990).

Succulence

Les ions sont transportés dans la partie aérienne de la plante au cours de la croissance entraînant une augmentation de la concentration absolue avec l'âge. Cependant, la concentration ionique n'augmente pas nécessairement si les ions entrants sont dilués (Adam, 1990). Même si la définition de la notion de succulence n'est pas constante entre les études, il est généralement admis qu'il s'agit d'une mesure de la teneur en eau. De nombreuses plantes littorales présentent cette adaptation. Les poacées et les cypéracées ne sont jamais particulièrement succulentes alors qu'en général cette caractéristique est portée par les dicotylédones.

Sécrétion

La sécrétion du sel peut se faire par des glandes à sel, cellules particulières qui excrètent le sel hors de la feuille. Ce mécanisme produit des cristaux que l'on peut observer à l'œil nu sur la surface des feuilles de certaines espèces. La pluie ou la marée éliminent ensuite ces cristaux. Les espèces ayant cette adaptation sont diverses et font partie de différentes familles: la Spartine anglaise, le Statice commun ou le Troscard maritime (Adam, 1990).

Croissance et sénescence

Les ions arrivant dans la plante vont augmenter avec l'âge sauf si la plante, comme dans le cas de la succulence, peut diluer cette concentration par la croissance. Les feuilles de *Suaeda maritima* conservant une concentration ionique constante, Flowers *et al.* (1986 *in* Adam, 1990) ont émis l'hypothèse que la concentration en sels pouvait limiter la croissance de la plante. Chez les plantes vivaces, les organes végétatifs sont remplacés au cours de la vie. La perte des parties aériennes permet l'élimination du sel accumulé dans ces organes. C'est une forme simple de lutte utilisée par exemple par certaines espèces perdant leurs feuilles.

Réduction de la transpiration

Les mécanismes de réduction de la transpiration comprennent différents types d'adaptation biologique aux milieux secs. La cuticule des plantes est en général épaisse. Certaines espèces de poacées ont les feuilles enroulées sur elles-mêmes. Leurs stomates sont regroupés à la base de rainures sur la face tournée vers la tige des feuilles (Adam, 1990). Ces mécanismes permettent de réduire la transpiration.

Effets de la submersion

La définition même de marais salé entraîne un recouvrement de la zone par la mer avec une fréquence et une amplitude plus ou moins importantes : la marée. Le recouvrement par la marée entraîne des conséquences pour les végétaux peuplant ces zones. Les végétaux sont ainsi répartis par altitude dans les prés-salés, notamment selon leur degré de résistance à la submersion et aux stress salins engendrés. Cependant, la submersion engendre également d'autres problèmes pour les plantes.

Disponibilité lumineuse

Les végétaux ont la capacité de réaliser la photosynthèse en utilisant l'énergie lumineuse, le CO₂ et les nutriments pour produire leur matière organique. Dans les marais salés, les halophytes sont recouvertes à intervalles plus ou moins réguliers par la marée. Des expérimentations menées par Hubbard (1969) ont montré que la Spartine anglaise peut survivre quatre mois et demi submergée dans de l'eau claire. Cependant, l'eau des marais salés est rarement limpide. Dans le meilleur des cas, les longueurs d'onde atteignant les végétaux sont modifiées, quand la lumière n'est pas complètement occultée par la turbidité de l'eau. Ainsi, selon les niveaux topographiques, la turbidité de l'eau et la localisation du marais salé, la disponibilité lumineuse pour une plante n'est pas la même. En baie de Somme, les marées hautes de vives-eaux (recouvrant l'ensemble du schorre) sont situées aux alentours de midi alors qu'elles sont plutôt du matin et du soir en baie du Mont-Saint-Michel. Pour une même espèce, à un même niveau bathymétrique, la disponibilité lumineuse aux périodes de grandes marées est très différente pour ces deux sites, la plante de baie de Somme étant recouverte pendant la période où la lumière est la plus disponible. Il est possible d'émettre l'hypothèse que cette espèce aura une limite inférieure de développement plus basse en baie du Mont-Saint-Michel.

Comme déjà mentionné, les eaux recouvrant les marais salés sont en général turbides, entraînant un dépôt de sédiments sur les plantes. Ce phénomène peut être observé notamment après une grande marée. La végétation ayant été submergée est recouverte d'une fine pellicule de vase. Pendant les périodes de faibles précipitations (en général, l'été), cette pellicule de sédiment peut rester sur les plantes pendant plusieurs jours (voire plusieurs semaines) entraînant également une baisse de la capacité photosynthétique de la plante.

Effets mécaniques

L'arrivée de la marée sur un marais salé entraîne des courants importants. Ainsi, les organismes ont besoin d'un enracinement développé pour se maintenir en position. Cependant, même pour les espèces adaptées, lors de la germination des graines et pour les individus juvéniles, les racines ne sont pas encore suffisamment développées pour se maintenir. Wiehe (1935 *in* Adam, 1990) a travaillé sur le taux de survie de plantules de *Salicornia europaea* le long d'un transect. Sur les zones les plus basses, le taux de survie est faible et les individus ayant survécu ont une forme particulière (Figure 3). L'auteur suppose qu'il faut une période de deux ou trois jours pour que l'individu développe des racines suffisantes pour résister à la marée. Ce même type de période pourrait également être nécessaire pour d'autres espèces.

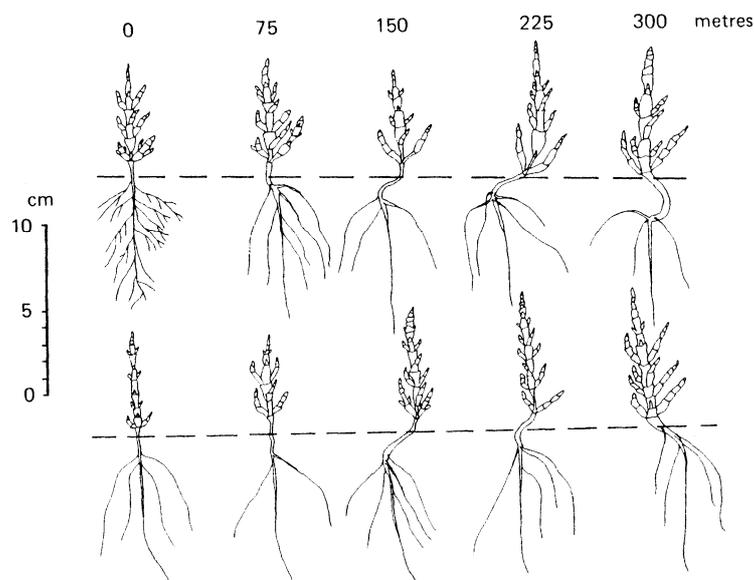


Figure 3 : forme des Salicornes le long d'un transect de la terre (0 mètre) à la mer, dans l'estuaire de Dovey (Wiehe, 1935 *in* Adam, 1990)

Inondation du sol

Les plantes de marais salés vivent dans des conditions d'inondation diverses et variables. Les effets de l'inondation sont de deux ordres. L'aération des sédiments et la disponibilité en oxygène sont modifiées. Certaines espèces, comme l'Obione faux pourpier, préfère les sédiments aérés alors que l'Atropis maritime préfère les sols plus tassés pour se développer sur les hauts niveaux. Par ailleurs, les produits issus du métabolisme micro-

bien anaérobie sont potentiellement toxiques pour les plantes, comme les formes réduites de différents ions métalliques. Des mécanismes de détoxification ont été identifiés chez *Spartina alterniflora* alors que d'autres espèces ont développé des résistances. Ainsi, *Festuca rubra*, *Armeria maritima* ou *Plantago maritima* ont des populations littorales plus tolérantes au manganèse (un ion pouvant être toxique) que les populations des terres situées en arrière (Adam, 1990).

Zonation

Les différentes contraintes liées au développement des végétaux entraînent une zonation des différentes espèces végétales selon leurs adaptations à différents facteurs. Le principal à l'échelle du marais salés est l'altitude. L'amplitude verticale de développement des espèces végétales entraîne la formation de ceintures de végétation concentriques, de la terre vers la mer. L'étude de la répartition altitudinale des différentes espèces le long de transects permet d'appréhender la zonation d'une partie d'un marais salé (*Figure 4*). Dans le cas présenté, la partie la plus basse du transect (plus souvent submergée) est colonisée par la Spartine anglaise. Puis, à la Spartine, succèdent la Soude maritime, des Salicornes et l'Aster maritime. Ces premières zones correspondent à la partie haute de la slikke. Le schorre est situé sur un plateau, plus haut topographiquement, ponctué de nombreux chenaux. Il peut être séparé en haut schorre à Chiendent littoral et à Atropis maritime et en schorre moyen à Atropis maritime et Obione faux pourpier. L'observation du profil topographique d'un marais salé permet de tirer des hypothèses quant à son évolution. Ainsi, Verger (2005) considère que les marais contraires, dont la pente de la partie supérieure décroît de la mer vers la terre (comme observé *Figure 4*) pourraient évoluer vers la formation de tourbières arrière-littorales.

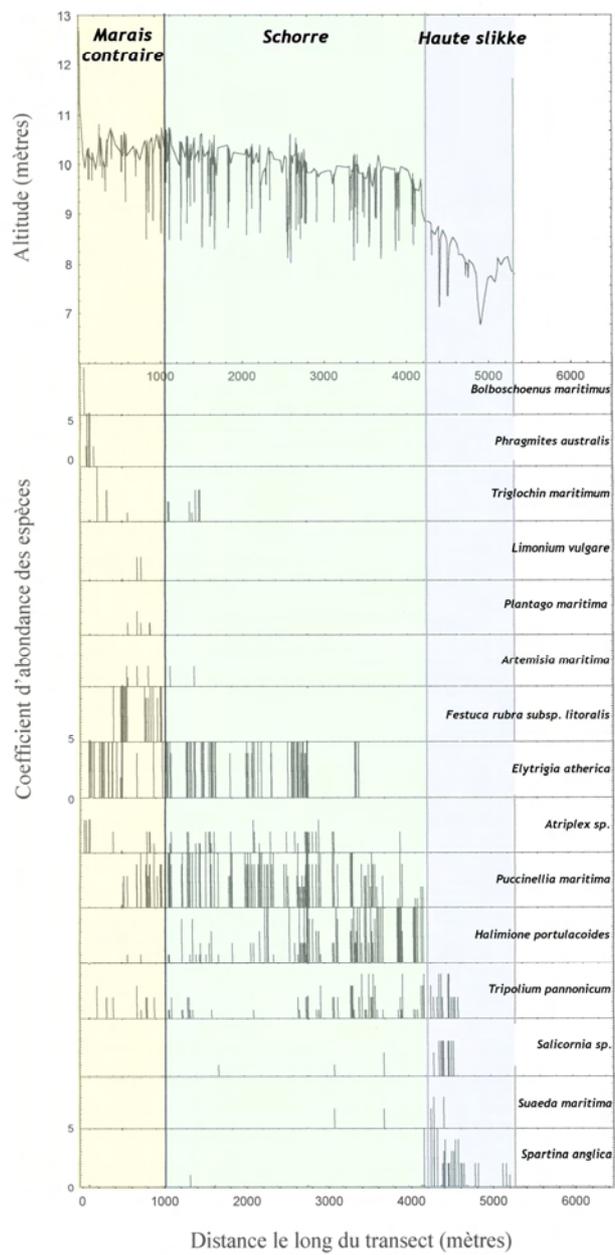


Figure 4 : répartition des espèces végétales le long du transect A en baie de Somme (d'après Rauss, 2001)

Des modèles ont été établis, intégrant différents facteurs physiques, en plus de l'altitude, pour expliquer la distribution d'une espèce. En effet, il est généralement considéré que la limite basse de développement est liée à l'effet de la submersion, la limite haute à l'augmentation de la compétition interspécifique suivant la topographie croissante. Dans cette optique, Gray *et al* (1995) ont établi, d'après l'analyse de 27 paramètres différents, la formule suivante pour expliquer la limite basse de *Spartina anglica* :

$$LL = -0,805 + 0,366SR + 0,053F + 0,135 \text{ Log}_e A$$

Avec LL = limite basse de développement de la Spartine

SR = l'amplitude de marée au printemps

F = fetch dans la direction du transect (km)

Log_e A = Log_e de la surface de l'estuaire (km²)

Cette équation a un R² de 93,7 et une erreur standard s=0,35m. Ainsi, la Spartine se développerait plus bas que ce qui pourrait être prédit par le seul temps de submersion, sur des transects avec un fetch moins important et dans des estuaires plus petits. La limite haute de développement de la Spartine a été décrite, par ces mêmes auteurs par la formule :

$$UL = 4,74 + 0,483SR + 0,068F - 0,199L$$

Avec SR et F comme présentés ci-dessus,

L la latitude (en °N décimaux).

R² est égal à 0,90 et s à 0,50. Les auteurs déterminent l'importance de la latitude dans cette équation comme le résultat de l'augmentation de la compétition avec *Puccinellia maritima*, la Spartine étant une plante en C4 plus dépendante de la température. Cependant, dans certains cas, le temps de submersion, plus que l'amplitude de marée, peut expliquer le développement de cette espèce. En effet, sur les hauts niveaux, les cuvettes restent longtemps en eau et peuvent être colonisées par l'espèce. Le développement des moyens de mesure de l'altitude à haute précision sur d'importantes surfaces (comme la technologie LIDAR) permettra d'intégrer le temps de submersion à une échelle précise et ainsi affiner les connaissances sur la distribution des espèces et des communautés à une échelle plus fine.

L'effet de l'élévation de l'altitude du marais salé sur la compétition interspécifique entre *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra* subsp. *litoralis* et *Agrostis stolonifera* var. *arenaria* a été étudié par Gray & Scott (1977 in

Gray, 1992a). Ces trois taxa coexistent en mosaïque dans les zones pâturées de Morecambe Bay. Une étude de la microtopographie des zones de chevauchement des espèces montre que l'Atropis maritime est limitée aux trous, la Fétuque aux bosses et *Agrostis stolonifera* aux bords des bosses ou aux trous, mais dans des contextes plus élevés que l'Atropis maritime. Des expérimentations de culture de ces espèces deux à deux, dans des conditions variables de salinité et d'engorgement en eau (de Wit, 1960 in Gray, 1992a) ont permis de déterminer que la compétition entre la Fétuque et l'Atropis maritime est fortement dépendante de l'engorgement en eau. La Fétuque se développe préférentiellement dans des conditions plus sèches. L'*Agrostis stolonifera* est très compétitif, mais est fortement affecté par une augmentation de la salinité. Ainsi, la microtopographie permet le maintien des différentes espèces dans les zones de confluence entre espèces.

En plus des contraintes liées à l'altitude ou à la compétition, la zonation peut être influencée par d'autres facteurs comme l'arrivée d'eau douce, le tassement et la chimie des sédiments... Les différentes atteintes que subissent ces végétations entraînent également des modifications de la distribution des espèces selon leur capacité à résister à ces pressions.

Les espèces des marais salés

Les espèces typiques des prés-salés sont peu nombreuses. En 1979, Géhu & Géhu-Franck ont réalisé une étude phytocoénotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés-salés saumâtres de la façade Atlantique française. Il s'agit du seul document, à notre connaissance, portant sur l'ensemble de la façade. Depuis cette date, des modifications ont eu lieu dans la flore des vases salées comme des déplacements d'aire de répartition (par exemple, l'extension de *Cochlearia anglica* vers le nord de la France). Différentes espèces ont été découvertes récemment, parfois dans des quantités importantes dans les marais salés. Ainsi, *Atriplex longipes*, espèce protégée au niveau national, est retrouvée dans de nombreux marais salés sur lesquels elle fait l'objet d'une recherche spécifique : Dalibard (2007) sur les côtes normandes et bretonnes, Meirland *et al.* (2010) pour les côtes Nord-Pas-de-Calais-Picardie. *Puccinellia distans* est une espèce retrouvée dans le fond de certains marais salés de Manche orientale. Les potentialités de découvertes sont encore nombreuses, notamment sur des taxa problématiques à déterminer comme les *Atriplex*, certaines poacées, les Salicornes...

Géhu & Géhu-Franck (1979) identifient 75 espèces de prés-salés dont 43 considérées comme halophiles et 29 comme subhalophiles (trois ne

sont pas classées par les auteurs). L'indice de rareté d'une espèce correspond au pourcentage de sites sur lesquels l'espèce n'est pas présente par rapport au nombre total de sites étudiés. Le *tableau I* présente les espèces mentionnées, les indices de rareté, la distribution ainsi que les correspondances taxonomiques actuelles (issues du MNHN 2011).

Environ la moitié des espèces halophiles et subhalophiles ont une distribution générale sur le littoral atlantique français. Une très faible proportion a une distribution nordique ou armoricaine. Une part importante des espèces a une distribution occidentale avec une limite dans le Cotentin et dans ce cortège, environ 10 % des espèces ne sont réparties que du Morbihan à la frontière espagnole. Quelques espèces ont une distribution isolée ou éparse.

Certaines espèces ont un indice de rareté très important comme, par exemple, *Halimione pedunculata*, *Limonium humile* et *Limonium ovalifolium*. Elles font l'objet de mesures de protection. D'autres ont un caractère invasif. La plus communément répandue dans les marais salés est la Spartine anglaise. Elle figure parmi les 100 espèces exotiques envahissantes les plus dangereuses pour l'environnement (DAISIE, 2011). Elle est issue de l'hybride stérile *Spartina townsendii*, provenant lui-même du croisement de *S. maritima* (espèce autochtone) et de *S. alternifolia* (espèce américaine). Allopolyploïde, *S. anglica* est donc plus vigoureuse que ses ancêtres (figure 5).

Tableau I : liste des espèces, indice de rareté, statut et distribution mentionnés par Géhu & Géhu-Franck (1979), noms latins et français, statuts, introduite et espèce exotique envahissante (EEE) issus du MNHN (2011)

Remarques : les * après le milieu de vie sont des apports des auteurs. Les ° après le nom latin (MNHN, 2011) signifient que la correspondance entre le nom fourni par Géhu & Géhu-Franck (1979) et le nom mentionné est issu de <http://www.theplantlist.org/> (consultation du 14 novembre 2011). Concernant l'indice de rareté de Géhu & Géhu-Franck (1979), un n correspond à une espèce dont l'indice n'est pas mentionné, un ° correspond à des espèces dont l'intérêt doit être augmenté en raison de la fragilité et de la faible abondance de leurs population, * : espèce dont la rareté doit être relativisée en raison de sa présence dans d'autres zones géographiques françaises, # : espèce dont la rareté doit être relativisée en raison de sa présence dans d'autres milieux. EEE : espèce exotique envahissante.

milieu de vie	nom latin (Géhu, 1979)	nom latin (MNHN, 2011)	nom français	indice de rareté	statut (Géhu, 1979)	statut MNHN	distribution	introduite	EEE
halophile	<i>Armeria maritima</i>	<i>Armeria maritima</i> Willd. subsp. <i>Maritime</i>	Gazon d'Olympe maritime	23,9			générale		
halophile	<i>Artemisia maritima</i>	<i>Artemisia maritima</i> L., 1753	Armoise maritime	85,29			extra armoricaine		
halophile*	<i>Atriplex hastata</i> var. <i>salina</i>	<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC. subsp. <i>Prostrata</i>		N			générale		
halophile	<i>Carex extensa</i>	<i>Carex extensa</i> Gooden., 1794	Laïche étirée	N			générale		
halophile	<i>Cochlearia anglica</i>	<i>Cochlearia anglica</i> L., 1759	Cranson d'Angleterre	61,4			occidentale à prédominance armoricaine		
halophile	<i>Agropyron pungens</i>	<i>Elytrigia atherica</i> (Link) Kerguelen ex Carerras, 1986	Chiendent du littoral	6,8			générale		
halophile	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>Littoralis</i>	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>litoralis</i> (G.Mey.) Auquier, 1968	Fétuque des grèves	8,8			générale		
halophile	<i>Frankenia laevis</i>	<i>Frankenia laevis</i> L., 1753	Frankénie	54,4			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Halimione pedunculata</i>	<i>Halimione pedunculata</i> (L.) Aellen, 1938	Arroche à fruits pédonculés, Obione à fruits pédonculés	94,7°	RR	menacée	nordique à optimum en Manche		
halophile	<i>Halimione portulacoides</i>	<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen, 1938	Obione faux pourpier	17,5			générale		
halophile	<i>Juncus gerardii</i>	<i>Juncus gerardi</i> Loisel., 1809	Jonc de Gérard	8,8			générale		
halophile	<i>Juncus maritimus</i>	<i>Juncus maritimus</i> Lam., 1794	Jonc maritime	10,52			générale		
halophile	<i>Inula crithmoides</i>	<i>Limbarda crithmoides</i> (L.) Dumort., 1829		77,2			centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne		
halophile	<i>Limonium lychnidifolium</i>	<i>Limonium auriculiursifolium</i> (Pourr.) Druce subsp. <i>auriculiursifolium</i>	Lavande de mer à feuilles de lychnis	64,9			occidentale générale		

milieu de vie	nom latin (Géhu, 1979)	nom latin (MNHN, 2011)	nom français	indice de rareté	statut (Géhu, 1979)	statut MNHN	distribution	introduite	EEE
							du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Limonium occidentale</i>	<i>Limonium binervosum</i> (G.E.Sm.) C.E.Salmon subsp. <i>Binervosum</i>	Statice de Salmon, Statice de l'ouest	70,2			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Limonium humile</i>	<i>Limonium humile</i> Mill., 1768	Statice humble, Petit statice, Petit Limonium	98,2°	RR	menacée	ponctuelle, éparse		
halophile	<i>Limonium ovalifolium</i>	<i>Limonium ovalifolium</i> (Poir.) Kuntze, 1891	Statice à feuilles ovales, Saladelle à feuilles ovales	96,5°	RR	menacée	ponctuelle, éparse		
halophile	<i>Limonium vulgare</i>	<i>Limonium vulgare</i> Mill., 1768	Statice commun, Saladelle commune	35,1			générale		
halophile	<i>Glaux maritima</i>	<i>Lysimachia maritima</i> (L.) Galasso, Banfi & Soldano, 2005	Herbe au lait	24,6			générale		
halophile	<i>Parapholis strigosa</i>	<i>Parapholis strigosa</i> (Dumort.) C.E.Hubb., 1946	Lepture raide	10,53			générale		
halophile	<i>Plantago maritima</i>	<i>Plantago maritima</i> L., 1753	Plantain maritime	15,8			générale		
halophile	<i>Puccinellia fasciculata</i>	<i>Puccinellia fasciculata</i> (Torr.) E.P.Bicknell, 1907	Atropis fasciculé	89,5°	RR		générale		
halophile	<i>Puccinellia maritima</i>	<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl., 1850	Atropis maritime	7			générale		
halophile	<i>Salicornia ramosissima</i>	<i>Salicornia appressa</i> Dumort., 1866	Salicorne	42,1			occidentale générale, du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Salicornia europaea</i>	<i>Salicornia brachystachya</i> (G.Mey.) D.König, 1960	Salicorne d'Europe	54,4			générale		
halophile	<i>Salicornia disarticulata</i>	<i>Salicornia disarticulata</i> Moss, 1911		63			occidentale à prédominance armoricaine		
halophile	<i>Salicornia emerici</i>	<i>Salicornia emericii</i> Duval-Jouve, 1868	Salicorne de Lorraine	80,7		menacée	occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Salicornia obscura</i>	<i>Salicornia obscura</i> P.W.Ball & Tutin, 1959	Salicorne sombre	52,4			générale		
halophile	<i>Salicornia fragilis</i>	<i>Salicornia procumbens</i> Sm. var. <i>procumbens</i>		63			générale		
halophile	<i>Salicornia dolichostachya</i>	<i>Salicornia procumbens</i> var. <i>stricta</i> (G.Mey.) J.Duvign. & Lambinon, 1993		63			générale		
halophile	<i>Arthrocnemum fruticosum</i>	<i>Sarcocornia fruticosa</i> (L.) A.J.Scott, 1978	Salicorne en buisson	75,4			centre et sud occidentale,		

milieu de vie	nom latin (Géhu, 1979)	nom latin (MNHN, 2011)	nom français	indice de rareté	statut (Géhu, 1979)	statut MNHN	distribution	introduite	EEE
							du Morbihan à l'Espagne		
halophile	<i>Arthrocnemum perenne</i>	<i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A.J.Scott subsp. <i>Perennis</i>	Salicorne pérenne	35,1			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Spartina alterniflora</i>	<i>Spartina alterniflora</i> Loisel., 1807	Spartine à feuilles alternes	96,5	RR		ponctuelle, éparse		X
halophile	<i>Spartina townsendii</i> (incl. <i>Sp. anglica</i>)	<i>Spartina anglica</i> C.E.Hubb., 1978	Spartine anglaise	42,1			nordique à optimum en Manche		X
halophile	<i>Spartina maritima</i>	<i>Spartina maritima</i> (Curtis) Fernald, 1916	Spartine maritime	79,8			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Spartina juncea</i>	<i>Spartina versicolor</i> Fabre, 1850	Spartine bigarrée	98,2*	RR		ponctuelle, éparse	X	
halophile	<i>Spartina townsendii</i> (incl. <i>Sp. anglica</i>)	<i>Spartina x townsendii</i> H.Groves & J.Groves, 1881	Spartine de Townsend					X	
halophile	<i>Spergularia marina</i>	<i>Spergularia marina</i> (L.) Besser, 1821	Spergulaire du sel	12,3			générale		
halophile	<i>Spergularia media</i>	<i>Spergularia media</i> (L.) C.Presl, 1826	Spergulaire marginée	12,3			générale		
halophile	<i>Suaeda maritima</i>	<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort., 1829	Soude maritime	10,5			générale		
halophile	<i>Suaeda vera</i>	<i>Suaeda vera</i> Forssk. ex J.F.Gmel., 1791	Soude vraie	75,44			centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne		
halophile	<i>Triglochin maritima</i>	<i>Triglochin maritimum</i> L., 1753	Troscart maritime	15,8			générale		
halophile	<i>Aster tripolium</i>	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz., 1962	Aster maritime	12,3			générale		
halophile	<i>Zostera marina</i>	<i>Zostera marina</i> L., 1753	Zostère maritime, Varech des bords de mer, Varech marin	94,7 [#]	RR		occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
halophile	<i>Zostera noltii</i>	<i>Zostera noltii</i> Hornem., 1832	Varech de Nolti, Zostère naine	N			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
subhalophile	<i>Agrostis stolonifera</i> var. <i>salina</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> var. <i>arenaria</i> (Gouan) Dobignard & Portal, 2009		8,8			générale		

milieu de vie	nom latin (Géhu, 1979)	nom latin (MNHN, 2011)	nom français	indice de rareté	statut (Géhu, 1979)	statut MNHN	distribution	introduite	EEE
subhalophile	<i>Alopecurus bulbosus</i>	<i>Alopecurus bulbosus</i> Gouan, 1762	Vulpin bulbeux	92,9*	RR		occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
subhalophile	<i>Althaea officinalis</i>	<i>Althaea officinalis</i> L., 1753	Guimauve officinale	63,6			extra armoricaine		
subhalophile	<i>Angelica heterocarpa</i>	<i>Angelica heterocarpa</i> J.Lloyd, 1859	Angélique à fruits variés, Angélique à fruits variables	N		menacée	centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne		
subhalophile	<i>Apium graveolens</i>	<i>Apium graveolens</i> L., 1753	Céleri	61,4			générale		
subhalophile	<i>Atriplex littoralis</i>	<i>Atriplex littoralis</i> L., 1753	Arroche du littoral	71,9			générale		
subhalophile	<i>Beta maritima</i>	<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i> (L.) Arcang., 1882	Bette maritime	8,8			générale		
subhalophile	<i>Scirpus maritimus</i> var. <i>compactus</i>	<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla, 1905	Scirpe maritime, Rouche	14,03			générale		
subhalophile	<i>Carex otrubae</i> var. <i>subcontigua</i>	<i>Carex cuprina</i> var. <i>subcontigua</i> (Kük.) De Langhe & Lambinon, 1983		68,4			générale		
subhalophile	<i>Carex distans</i> var. <i>vikingensis</i>	<i>Carex distans</i> L. var. <i>vikingensis</i> (C.B.Clarke) Gadeceau		N			générale		
subhalophile	<i>Carex divisa</i>	<i>Carex divisa</i> Huds., 1762		94,7 [#]	RR		centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne		
subhalophile	<i>Chenopodium chenopodioides</i>	<i>Chenopodium chenopodioides</i> (L.) Aellen, 1933	Chénopode à feuilles grasses	92,9	RR		nordique à optimum en Manche		
subhalophile	<i>Cotula coronopifolia</i>	<i>Cotula coronopifolia</i> L., 1753	Cotule Pied-de-corbeau	96,5	RR		ponctuelle, éparse		X
subhalophile	<i>Agropyron repens</i> var. <i>maritimum</i>	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, 1934*		17,5			générale		
subhalophile	<i>Agropyron x acutum</i>	<i>Elytrigia x acuta</i> (DC.) Tzvelev, 1973		56,14			générale		
subhalophile	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>Pruinosa</i>	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i> (Hack.) Piper, 1906	Fétuque pruiteuse	80,7			occidentale à prédominance armoricaine		
subhalophile	<i>Hordeum marinum</i>	<i>Hordeum marinum</i> Huds., 1778	Orge maritime	86			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		

milieu de vie	nom latin (Géhu, 1979)	nom latin (MNHN, 2011)	nom français	indice de rareté	statut (Géhu, 1979)	statut MNHN	distribution	introduite	EEE
subhalophile*	<i>Juncus acutus</i>	<i>Juncus acutus</i> L., 1753	Jonc aigu	n			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
subhalophile	<i>Juncus ambiguus</i>	<i>Juncus ranarius</i> Songeon & Perrier, 1860	Jonc ambigu	61,4			nordique à optimum en Manche		
subhalophile	<i>Oenanthe lachenalii</i>	<i>Oenanthe lachenalii</i> C.C.Gmel., 1805	Oenanthe de Lachenal	36,8			générale		
subhalophile	<i>Plantago intermedia</i>	<i>Plantago major</i> subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange, 1856	Plantain intermédiaire	50,88			générale		
subhalophile	<i>Polypogon maritimum</i>	<i>Polypogon maritimus</i> Willd., 1801	Polypogon maritime	80			occidentale générale du Cotentin à l'Espagne		
subhalophile	<i>Ranunculus baudotii</i>	<i>Ranunculus baudotii</i> Godr., 1840	Renoncule de Baudot	94,7°	RR		ponctuelle, éparse		
subhalophile	<i>Ruppia maritima</i>	<i>Ruppia maritima</i> L., 1753	Ruppie maritime	84,2			générale		
subhalophile	<i>Sagina maritima</i>	<i>Sagina maritima</i> G.Don, 1810	Sagine maritime	40,35			générale		
subhalophile	<i>Salsola soda</i>	<i>Salsola soda</i> L., 1753	Soude commune	89,5 [#]	RR		centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne		
subhalophile	<i>Samolus valerandi</i>	<i>Samolus valerandi</i> L., 1753	Samole de Valerand, Mouron d'eau	n			générale		
subhalophile	<i>Scirpus americanus</i>	<i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla, 1888	Scirpe piquant, Souchet piquant	94,7	RR		ponctuelle, éparse		
subhalophile	<i>Scirpus tabernaemontani</i>	<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C.Gmel.) Palla, 1888	Jonc des chaisiers glauque, Souchet de Tabernaemontanus	59,6			générale		
subhalophile*	<i>Scirpus ambiguus</i>	<i>Scirpus divaricatus</i> Elliott.*		n			ponctuelle, éparse		
subhalophile	<i>Triglochin barrelieri</i>	<i>Triglochin bulbosum</i> subsp. <i>barrelieri</i> (Loisel.) Rouy, 1912	Troscart de Barrelier	96,5			centre et sud occidentale, du Morbihan à l'Espagne		

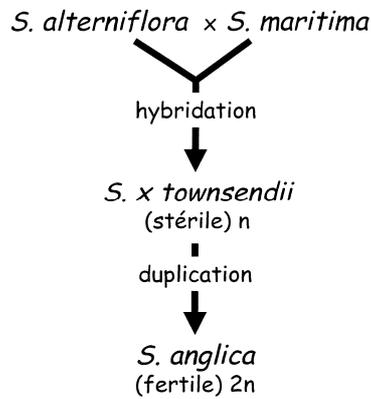


Figure 5 : les étapes de formation de la nouvelle espèce *Spartina anglica* :
hybridation et duplication (Rauss, 2003)

Les premières implantations de l'espèce eurent lieu, sur la façade, en trois foyers distincts : la baie des Veys en 1906, la baie du Mont-Saint-Michel en 1925 et l'estuaire de la Gironde en 1924 (*Figure 6*). À partir de ces zones, l'ensemble de la façade a été colonisé de façon plus ou moins importante.

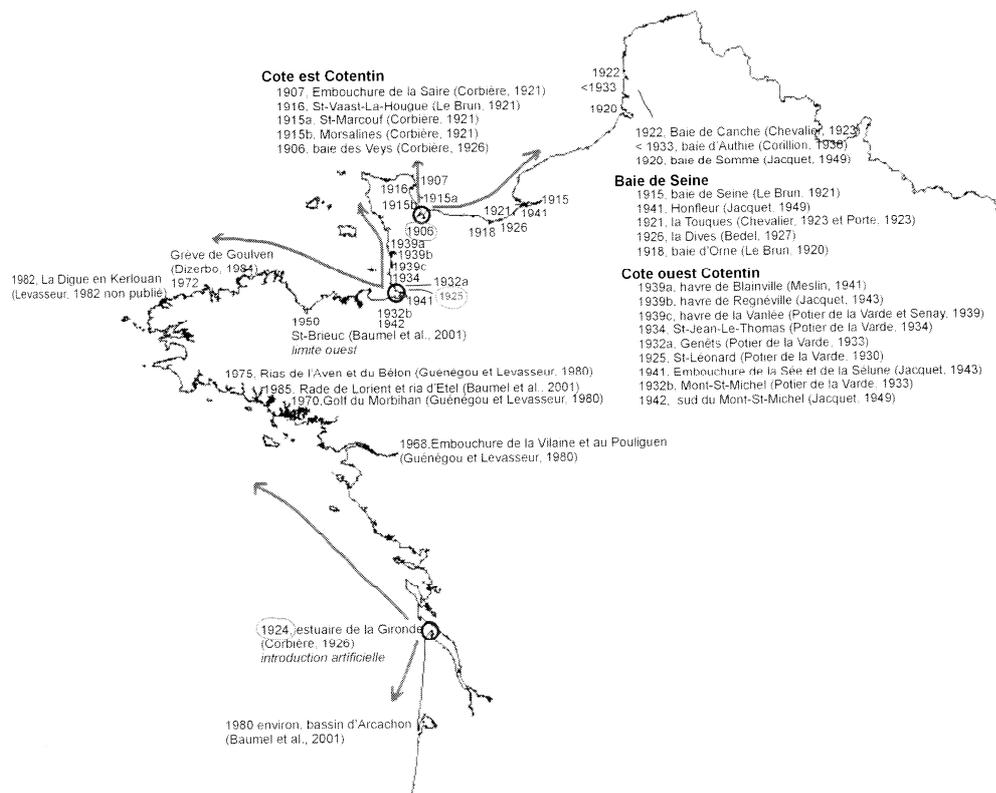


Figure 6 : progression de *Spartina anglica* sur les côtes françaises (d'après Jacquet, 1949 ; Guénégo & Levasseur, 1992 ; Baumel *et al.*, 2001 in Rauss, 2003)

La dynamique de la Spartine est très rapide. Elle se développe sur des zones de bas d'estran régulièrement submergées, la limite de colonisation dépendant de quelques facteurs physiques principaux. La Spartine anglaise, comme les autres plantes, stabilise les sédiments et favorise leur accretion. Du fait de son caractère pérenne (contrairement aux Salicornes annuelles, par exemple) et de sa capacité à se développer bas sur l'estran, elle joue un rôle très important dans la fixation des sédiments. Ainsi, en baie d'Authie (Somme), l'accumulation de sédiment au niveau des fronts de colonisation par la Spartine est très importante et suit le cycle de vie de

l'espèce (Marion, 2007). La Spartine anglaise participe ainsi, plus qu'une autre plante de nos côtes, au passage d'une zone de vasière à un marais salé établi. Au vu de ces effets, son contrôle a été entrepris, parfois après avoir permis son utilisation pour stabiliser l'estran. Le contrôle et ses modalités dépendent des objectifs et des intervenants. La baie de Somme constitue un bon exemple de travaux menés par des intervenants multiples selon différents buts. La Spartine anglaise, en masquant notamment l'environnement aux limicoles (Triplet *et al.*, 2002), empêche ceux-ci de se nourrir sur des zones auparavant exploitées. Dans ce cadre, des travaux ont été réalisés par le Syndicat mixte baie de Somme Grand Littoral picard pour restaurer des vasières afin de maintenir des zones d'alimentation importantes pour les oiseaux d'eau. La commune du Crotoy est une station balnéaire dont la plage est prisée par de nombreux vacanciers (« la seule plage du nord orientée au sud »). La colonisation importante de la plage par la Spartine anglaise est mal perçue par les touristes et les habitants. Afin de maintenir le caractère maritime de la station balnéaire, la commune effectue des travaux de labour afin de préserver sa plage sans végétaux. Enfin, l'Association des ramasseurs de Salicornes de la baie de Somme est titulaire d'une concession de 300 hectares sur le domaine public maritime. Des travaux de labour permettent le développement préférentiel de peuplements à *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens* à la place des peuplements de Spartine anglaise. Dans chacun des cas, les travaux consistent en des « labours » à l'aide d'un rotavator. Leur efficacité est en général limitée à deux-trois ans dans le cadre du maintien de vasière ou de sable nu (Triplet & Meirland, 2008). Dans le cas d'une modification du peuplement végétal (pour la cueillette de Salicornes), la pérennité des travaux dépend de leur fréquence et de la communauté végétale se mettant en place à leur suite.

La patrimonialité de la flore de marais salés

Le statut et la distribution des différentes plantes halophiles et sub-halophiles ont entraîné une législation de protection de ces espèces. Cette réglementation présente différents niveaux selon qu'elle est issue de conventions, de directives, de lois, d'arrêtés.

La convention de Berne

La convention de Berne a été signée le 19 septembre 1979 à Berne en Suisse. Elle est entrée en vigueur le 1^{er} juin 1982 (<http://conventions.coe.int/Treaty/fr/Treaties/Html/104.htm>). Elle a pour but d'assurer la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe par une coopération entre les États. La Convention vise à promouvoir la

coopération entre les États signataires, afin d'assurer la conservation de la flore et de la faune sauvages et de leurs habitats naturels, et de protéger les espèces migratrices menacées d'extinction. À ce titre, 45 Parties ont ratifié la Convention :

- l'Union européenne (à l'époque Communauté européenne),
- 44 pays dont la plupart des pays européens à l'exception de la Russie.

La France et la Belgique ont ratifié la convention de Berne en 1990. La Tunisie, le Maroc, le Sénégal et le Burkina Faso sont concernés par les oiseaux migrants.

Cette Convention comporte quatre annexes listant le degré de protection des espèces (faune ou flore) :

- I : espèces de flore strictement protégées,
- II : espèces de faune strictement protégées,
- III : espèces de faune protégées,
- IV : moyens et méthodes de chasse et autres formes d'exploitation interdits.

Deux espèces de la flore des marais salés sont concernées par l'annexe I de cette Convention : *Zostera marina* et *Angelica heterocarpa*.

La directive habitat-faune-flore

La directive habitat-faune-flore (DHFF), du 21 mai 1992 concerne la préservation des habitats naturels de la faune et de la flore sauvage et complète ainsi la directive oiseaux. Les exigences de la convention de Berne (1979) ont servi de ligne de base pour la rédaction de cette nouvelle directive. La DHFF met en place le réseau Natura 2000 constitué de zones spéciales de conservation désignées par les États membres au titre de la présente directive. En outre, il inclut les zones de protection spéciale instaurées en vertu de la directive «Oiseaux» 2009/147/CE. La directive est complétée de six annexes. Les annexes I et II contiennent les types d'habitats et les espèces dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation. Certains d'entre eux sont définis comme des types d'habitats ou des espèces « prioritaires » (en danger de disparition). L'annexe IV énumère les espèces animales et végétales qui nécessitent une protection particulièrement stricte.

Angelica heterocarpa est la seule espèce végétale de bordure de marais salés mentionnée dans les annexes II et IV de la DHFF. Pratiquement, l'ensemble des habitats de marais salés sont inscrits à l'annexe I de la DHFF.

Les communautés à Spartine anglaise ne sont pas désignées au titre de cette directive.

La protection nationale

La liste officielle des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire français métropolitain, définie par l'État, a été publiée dans l'arrêté du 20 janvier 1982, modifié à deux reprises : par l'arrêté du 31 août 1995, puis par l'arrêté du 14 décembre 2006. L'article 1 précise :

« Afin de prévenir la disparition d'espèces végétales menacées et de permettre la conservation des biotopes correspondants, sont interdits, en tout temps et sur tout le territoire métropolitain, la destruction, la coupe, la mutilation, l'arrachage, la cueillette ou l'enlèvement, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de tout ou partie des spécimens sauvages des espèces citées à l'annexe I du présent arrêté ».

Six espèces végétales de prés-salés ou de leurs abords sont protégées au niveau national :

- *Halimione pedunculata* (L.) Aellen, 1938,
- *Limonium binervosum* (G.E.Sm.) C.E.Salmon subsp. *Binervosum*,
- *Limonium humile* Mill., 1768,
- *Angelica heterocarpa* J. Lloyd, 1859,
- *Atriplex longipes* Drejer, 1838,
- *Armeria maritima* Willd. subsp. *maritime*.

Les protections régionales et départementales

Les protections régionales et départementales sont des compléments locaux de la liste des espèces végétales protégées au niveau national. Enfin, des arrêtés préfectoraux peuvent compléter cette réglementation en encadrant, par exemple, la cueillette du Statice maritime (*Limonium vulgare*) sur certaines zones géographiques.

Tableau II : statut de protection des différentes espèces de marais salés citées par Géhu & Géhu-Franck (1979) d'après le MNHN (2011)

NPDC : Nord-Pas-de-Calais ; HN : Haute-Normandie ; BN : Basse-Normandie ; B : Bretagne ; PDL : Pays-de-la-Loire ; PC : Poitou-Charente ; A : Aquitaine ; PA : Pyrénées - Atlantiques. Le numéro correspond au département. Pref : espèce pouvant faire l'objet d'un arrêté préfectoral. Les espèces non citées n'ont pas de statut de protection particulier.

nom latin (MNHN, 2011)	réglementation de portée mondiale, européenne ou nationale				réglementation de portée régionale									réglementation de portée départementale ou locale							
	convention de Berne : Annexe I	DHFF Annexe II	DHFF Annexe IV	protection nationale	NPDC	HN	BN	B	PDL	PC	A	PA	62	14	50	35	29	44	64	P ref	
<i>Alopecurus bulbosus</i>							X														
<i>Althaea officinalis</i>					X																
<i>Angelica heterocarpa</i>	X	X	X	X																	
<i>Apium graveolens</i>					X																
<i>Armeria maritima</i>				X	X																
<i>Artemisia maritima</i>									X		X										
<i>Atriplex littoralis</i>							X														
<i>Carex distans</i>					X																
<i>Carex extensa</i>					X																
<i>Chenopodium chenopodioides</i>					X																
<i>Cochlearia anglica</i>									X	X											
<i>Frankenia laevis</i>							X														X
<i>Halimione pedunculata</i>				X																	
<i>Hordeum marinum</i>							X														
<i>Limbarda crithmoides</i>							X														
<i>Limonium auriculifolium</i>									X						X	X	X	X			X
<i>Limonium binervosum</i>				X										X	X	X	X				X
<i>Limonium humile</i>				X											X	X	X				X
<i>Limonium ovalifolium</i>								X	X						X	X	X				X

nom latin (MNHN, 2011)	réglementation de portée mondiale, européenne ou nationale				réglementation de portée régionale								réglementation de portée départementale ou locale							
	convention de Berne : Annexe I	DHFF Annexe II	DHFF Annexe IV	protection nationale	NPDC	HN	BN	B	PDLL	PC	A	PA	62	14	50	35	29	44	64	P ref
<i>Limonium vulgare</i>													X	X	X	X	X	X		X
<i>Lysimachia maritima</i>																			X	
<i>Puccinellia fasciculata</i>					X															
<i>Ranunculus baudotii</i>											X									
<i>Ruppia maritima</i>							X				X									
<i>Salicornia appressa</i>															X	X				X
<i>Salicornia brachystachya</i>					X										X	X				X
<i>Salicornia disarticulata</i>															X	X				X
<i>Salicornia emericii</i>															X	X				X
<i>Salicornia obscura</i>															X	X				X
<i>Salicornia procumbens</i>											X				X	X				X
<i>Schoenoplectus pungens</i>						X	X			X										
<i>Spartina maritima</i>							X													
<i>Suaeda vera</i>							X													
<i>Triglochin bulbosum</i>				X							X									
<i>Tripolium pannonicum</i>																			X	
<i>Zostera marina</i>	X										X									
<i>Zostera noltii</i>							X		X											

Les habitats végétaux intertidaux

Typologie des milieux végétaux

Il existe différentes classifications des habitats naturels utilisées en France et des correspondances entre tous ces habitats. D'utiles fichiers de correspondance sont disponibles sur le site de l'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN)

(<http://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentiels/habitats>).

La phytosociologie

« La phytosociologie est la branche de l'écologie dont l'objet est la description de la structure des phytocénoses ; analyse des groupements végétaux à partir desquels sont définies des associations végétales ainsi que l'étude de l'évolution dans le temps des communautés végétales (successions écologiques). Elle repose sur un inventaire floristique préalable à partir duquel peuvent être mis en évidence des groupements végétaux ; on décrit et cherche à comprendre les liens fonctionnels entre les communautés d'espèces et le milieu naturel » (Tela Botanica, 2011)

Créée par Braun-Blanquet (1928), la phytosociologie est la base des typologies d'habitats en Europe. L'association est l'unité de base de la synsystème comme l'espèce l'est en systématique. Elle possède une combinaison floristique statistiquement répétitive et se développe dans des conditions écologiques précises (Lahondère, 1997). Comme il existe une nomenclature pour les espèces, il existe une nomenclature pour les associations. Le nom d'une association est composé d'un ou de plusieurs noms d'espèces végétales et se termine par le suffixe *-etum*. Les unités supérieures et inférieures dans le synsystème ont chacune un suffixe particulier :

- classe : *-etea-*
- sous-classe : *enea*
- ordre : *etalia*
- sous-ordre : *enalia*
- alliance : *ion*
- sous-alliance : *enion*
- association : *etum*
- sous-association : *etosum*

La distribution des différentes phytocénoses observée par Géhu & Géhu-Franck (1979) ne sera pas reprise ici. En effet, la modification des phytocénoses en présence, les modifications syntaxonomiques ou des révi-

sions taxonomiques rendent l'interprétation des résultats de l'époque difficilement transposables à la situation actuelle. Une actualisation de ces travaux a été réalisée sur la partie Finistère du littoral (Bioret & Glémarec, 2010). La distribution des syntaxons dans ce département a subi différents changements depuis 1979, certains ayant disparu, d'autres étant apparus, la proportion d'un site occupé par un même syntaxon a également évolué.

Le prodrome des végétations de France (Bardat *et al.* 2011) présente le synsystème de la France au niveau des sous-alliances. Le synsystème des principales végétations de marais salés atlantiques est présenté ci-dessous.

2 AGROPYRETEA PUNGENTIS (Géhu, 1968)

Végétation vivace graminéenne, xérophile et semi-rudérale, surtout sur sables, limons et substrats calcaires, à distribution européenne et ouest-sibérienne.

2.0.1 *Agropyretalia pungentis* (Géhu, 1968)

Communautés souvent subprimaires des bordures maritimes nitrohalophiles.

2.0.1.0.1 *Agropyrion pungentis* (Géhu, 1968)

Communautés denses des stations fortement enrichies en matières organiques des laisses de mer, des bordures estuariennes en particulier.

2.0.1.0.2 *Brachypodio pinnati-Agropyrion pungentis* Géhu & Bioret *all. prov.*

Communautés plus ou moins ouvertes des petites falaises littorales, ensablées et subrudéralisées.

3 AGROSTIETEA STOLONIFERAE (Th. Müll & Görs, 1969)

Végétation prairiale des sols engorgés ou inondables, essentiellement minéraux, mésotrophes à eutrophes.

3.0.1 *Potentillo anserinae-Polygonetalia avicularis* (Tüxen, 1947)

Prairies eurosibériennes subissant des inondations de courte durée.

3.0.1.0.4 *Loto tenuis-Trifolion fragiferi* (V. Westh, van Leeuwen & Adriani, 1962) (B. Foucault, 1984) *nom. ined. et inval.*

Communautés littorales, légèrement halophiles.

3.0.1.0.6 *Potentillion anserinae* (Tüxen, 1947)

Communautés piétinées et pâturées collinéennes, mésohygrophiles et eutrophes.

9 ASTERETEA TRIPOLII (Westhoff & Beefink *in* Beefink, 1962)

Végétation des « prés-salés » atlantiques à dominance d'hémicryptophytes et des pelouses aérohalines des falaises.

9.0.1 *Glauco maritimae-Puccinellietalia maritimae* (Beefink & Westhoff *in* Beefink, 1962)

Prairies salées des côtes atlantiques européennes (cantabro- à boréatlantiques), plus accessoirement des bassins salifères subatlantiques.

9.0.1.0.1 *Puccinellion maritimae* (W.F.Christ, 1927) *nom. corr.*

Communautés salées des schorres inférieurs à moyens.

9.0.1.0.1.1 *Puccinellion maritimae* (Géhu in Géhu & Géhu-Franck, 1984)

Communautés eu- à polyhalines des bas niveaux.

9.0.1.0.1.2 *Puccinellio maritimae-Spergularienion salinae* (Beefink, 1965 ; Géhu & Géhu-Franck, 1984)

Communautés des atterrissements (bassins internes, intérieur des digues) atlantiques ou subatlantiques, polyhalines ou dyshalines.

9.0.1.0.2 *Armerion maritimae* (Braun-Blanq. & de Leeuw, 1936)

Communautés des niveaux supérieurs et hauts de schorre.

9.0.1.0.2.1 *Festucenion littoralis* (Corill, 1953 ; Géhu, 1976)

Communautés sur sédiments limono-sableux, peu humides.

9.0.1.0.2.2 *Frankenio laevis-Armerienion maritimae* (Géhu & Géhu-Franck ex Géhu, 1976)

Communautés sur sédiments sableux secs du littoral cantabro-atlantique.

9.0.1.0.2.3 *Limonio vulgaris-Plantagenion maritimae* Géhu & Géhu-Franck *nom. nud.*

Communautés eu- à polyhalines des schorres en cuvette à ressuyage assez lent.

9.0.1.0.3 *Glauco maritimae-Juncion maritimi* Géhu & Géhu-Franck ex Géhu *suball. nov. hoc loco*

Irradiation atlantique en milieu saumâtre des *Juncetalia maritimi*.

Espèces caractéristiques : *Juncus maritimus* Lam., *Glauco maritima* L., *Aster tripolium* L., *Carex extensa* Good., *Triglochin maritimum* L.

Jonchaies maritimes atlantiques des hauts de prés-salés engorgés d'eau saumâtre, avec apport phréatique usuel.

12 *CAKILETEA MARITIMAE* (Tüxen & Preising ex -Blanq & Tüxen, 1952)

Végétation annuelle halonitrophile des laines de mer, estrans, prés-salés, ainsi que des falaises littorales (zones de nidification d'oiseaux).

12.0.1 *Cakiletalia integrifoliae* (Tüxen ex Oberd, 1950 *corr.* Rivas Mart., Costa & Loidi, 1992)

Communautés européo- atlantiques, nord-atlantiques et baltiques.

12.0.1.0.1 *Atriplicion littoralis* (Nordh, 1940)

Communautés des amas de matériaux organiques en limite des prés-salés, ainsi que sur estrans plus ou moins durcis et falaises.

12.0.1.0.2 *Atriplici laciniatae-Salsolion kali* (Géhu, 1975)

Communautés psammophiles, des hauts de plages sur sables et graviers meubles entremêlés de débris organiques.

33 *HONCKENYO PEPLOIDIS-ELYMETEA ARENARII* (Tüxen, 1966)

Végétation vivace, subnitrophile, des dunes vives ou des bordures maritimes sablo-graveleuses plus ou moins enrichies en matière organique. Distribution circumboréale et sarmato-asiatique.

33.0.1 *Honckenyo peplidis-Elymetalia arenarii* (Tüxen, 1966)

Communautés européennes, boréoatlantiques à atlantiques.

33.0.1.0.1 *Honckenyo peplidis-Elymion arenarii* (Tüxen, 1966)

Communautés nord atlantiques à baltiques ; côtes de la Manche orientale.

33.0.1.0.2 *Honckenyo latifoliae-Crambion maritima* (Géhu & Géhu-Franck, 1969)

Communautés des levées de galets et hauts de plages graveleux enrichis de laisses de mer ; de la Baltique au golfe Cantabrique.

35 *JUNCETEA MARITIMI* (Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre, 1952)

Prairies salées et saumâtres méditerranéennes.

35.0.1 *Juncetalia maritimi* (.-Blanq ex Horvatić, 1934)

Communautés à dominance d'hémicryptophytes, des sols humides à périodiquement inondés.

35.0.1.0.1 *Juncion maritimi* (Braun-Blanq. ex Horvatić, 1934)

Communautés très humides.

35.0.1.0.1.1 *Puccinellion festuciformis* (Géhu & Scoppola in Géhu, Scoppola, Caniglia, Marchiori & Géhu-Franck, 1984) (Géhu & Biondi, 1995) *nom. nud.*

Communautés de prés-salés des zones à fort marnage saumâtre.

35.0.1.0.1.2 *Juncenion maritimi* Géhu & Biondi ex Géhu *suball. nov. hoc loco*

Communautés des dépressions longuement inondables d'eau saumâtre.

Espèces caractéristiques : *Juncus maritimus* Lam., *Puccinellia festuciformis* (Host) Parl., *Limonium narbonense* Mill., *Aster tripolium* L. subsp. *longicaulis* (DC.) Nyman. Jonchaies maritimes méditerranéennes des dépressions longuement inondables d'eau saumâtre.

35.0.1.0.1.3 *Puccinellio festuciformis-Caricenion extensae* (Géhu & Biondi, 1995) *nom. nud.*

Communautés saumâtres, plus ou moins imprégnées d'eau douce phréatique.

35.0.1.0.2 *Halo-Artemision coerulescentis* (Pignatti, 1953)

Communautés des bordures subhumides et subnitrophiles des sansouïres.

35.0.1.0.3 *Plantaginion crassifoliae* (Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre, 1952)

Communautés des bordures extrêmes (entre dunes et lagunes) sur sol sablo-graveleux, plus ou moins organique, humide l'hiver, sec et dur l'été.

51 *PHRAGMITI AUSTRALIS-MAGNOCARICETEA ELATAE* (Klika in Klika & V. Novák, 1941)

Végétation des bords d'étangs, lacs, rivières et marais sur sol mésotrophe à eutrophe, parfois tourbeux.

51.0.1 *Phragmitetalia australis* (W. Koch, 1926)

Communautés à inondation régulière et prolongée, sur sol minéral eutrophe à éléments grossiers, souvent à matrice vaseuse.

51.0.1.0.1 *Phragmition communis* (W. Koch, 1926)

Communautés eurosibériennes des zones à nappe d'eau à faible variation de niveau.

51.0.1.0.2 *Oenanthion aquaticae* (Heijny ex Neuhäusl, 1959)

Communautés eurosibériennes, plutôt pionnières, des bordures perturbées des eaux calmes.

51.0.3 *Scirpetalia compacti* (Heijny in Holub, Heijny, Moravec & Neuhäusl, 1967 ; corr. Rivas Mart., M.J. Costa, Castrov. & Valdés Berm, 1980)

Communautés subhalophiles.

51.0.3.0.1 *Scirpion compacti* (Å.E.Dahl & Hadač, 1941 ,corr. Rivas Mart., M.J. Costa, Castrov. & Valdés Berm, 1980)

Communautés atlantiques et continentales.

59 *RUPPIETEA MARITIMAE* J. (Tüxen, 1960 *nom. nud.*)

Végétation enracinée des eaux saumâtres, eury- à polyhalines, surtout littorale.

59.0.1 *Ruppialia maritima* (J. Tüxen, 1960 *nom. nud.*)

59.0.1.0.1 *Ruppion maritima* (Braun-Blanq. ex V. Westh, 1943 *nom. ined.*)

Communautés filiformes, hivernales à vernaies, souvent desséchées en été.

59.0.1.0.2 *Zannichellion pedicellatae* Schaminée (B. Lanj. & P. Schipper ex Ri. Pott, 1992)

Communautés poldériennes et sublittorales des eaux oligohalines, atteignant l'intérieur par pollution et eutrophisation.

59.0.1.0.3 *Eleocharition parvulae* (Segal, 1968) *nom. nud.*

Communautés gazonnantes soumises à alternance d'émersion et d'immersion ; rarissimes (disparues?) dans le Finistère.

60 *SAGINETEA MARITIMAE* (V. Westh., C. Leeuwen & Adriani, 1962)

Végétation de petites annuelles halophiles à subhalophiles (parfois subnitrophiles) des sols sablo-limoneux ou graveleux, secs en été, des littoraux atlantiques et méditerranéens.

60.0.1 *Saginetalia maritimae* (V. Westh., C. Leeuwen & Adriani, 1962)

Communautés vernales sur substrat décapé des contacts dunes/prés-salés ou sur placages arénacés des falaises en zone d'embruns.

60.0.1.0.1 *Saginion maritimae* (V. Westh., C. Leeuwen & Adriani, 1962)

Communautés subhalophiles principalement atlantiques, parfois méditerranéennes.

60.0.2 *Frankenietalia pulverulentae* (Rivas Mart. ex Castrov. & J. Porta 1976)

Communautés tardi-vernales ou pré-estivales, halophiles et subnitrophiles en bordure de zones momentanément inondées mais sèches en été, ou encore en micro-cuvettes perchées sur falaises ; surtout méditerranéennes voire méditerranéo-atlantiques.

60.0.2.0.1 *Frankenion pulverulentae* (Rivas Mart. ex Castrov. & J. Porta 1976)

Communautés des bordures inondables et de lagunes sur sables et limons sableux.

63 *SALICORNIETEA FRUTICOSAE* (Braun-Blanq. & Tüxen ex A. Bolòs & O. Bolòs in A. Bolòs, 1950)

Végétation crassulescente à dominance de chaméphytes ou nanophanérophytes, des sols salés et « sansouires » méditerranéo-atlantiques à saharo-sindiennes.

63.0.1 *Salicornietalia fruticosae* (Braun-Blanq., 1933)

Communautés méditerranéennes et méditerranéo-atlantiques.

63.0.1.0.1 *Halimionion portulacoidis* (Géhu, 1976)

Communautés des schorres eu-halins cantabro-atlantiques à atlantiques.

63.0.1.0.2 *Salicornion fruticosae* (Braun-Blanq., 1933)

Communautés des sansouires littorales eu- et perhalines méditerranéennes à méditerranéo-atlantiques.

63.0.1.0.2.1 *Sarcocornienion alpini* (Rivas Mart., Lousã, T.E. Díaz, Fern.-Gonz. & J.C. Costa, 1990)

Communautés prostrées, redressées, des niveaux moyens très humides ou inondables l'hiver mais séchant l'été, eu- à perhalins.

63.0.1.0.2.2 *Arthrocnemenion fruticosi* (Rivas Mart. in Rivas Mart., M.J. Costa, Castrov. & Valdés Berm, 1980)

Communautés dressées, des niveaux moyens à supérieurs, sur sols frais ou humides eu- à polyhalins.

63.0.1.0.2.3 *Arthrocnemenion glauci* (Rivas Mart. & M.J. Costa, 1984 ; Géhu & Géhu-Franck, 1984)

Communautés des niveaux élevés, hypersalés et fortement desséchés l'été.

63.0.1.0.2.4 *Suaedenion verae* (Rivas Mart., Lousã, T.E. Díaz, Fern.-Gonz. & J.C. Costa, 1990)

Communautés des bordures de sansouires légèrement enrichies en matière organique.

67 *SPARTINETEA GLABRAE* (Tüxen in Beeftink, 1962)

Végétation pionnière vivace des vases molles salées et saumâtres, longuement inondables, amphiatlantiques.

67.0.1 *Spartinetalia glabrae* Conard 1935

67.0.1.0.1 *Spartinion anglicae* Géhu *all. nov. hoc loco*

Communautés européennes.

Espèces caractéristiques : *Spartina* × *townsendii* H. Groves & J. Groves var. *anglica* (C.E. Hubbard) Lambinon & Maquet, *Spartina maritima* (Curtis) Fernald.

Végétation pionnière vivace dominée par les Spartines des vases molles saumâtres et instables, longuement inondable des côtes européennes.

70 *THERO-SUAEDETEA SPLENDENTIS* Rivas Mart. 1972

Végétation pionnière annuelle des vases salées littorales ou des bassins salifères continentaux.

70.0.1 *Thero-Salicornietalia dolichostachyae* Tüxen *ex* Boulet & Géhu *ord. nov. hoc loco*

Communautés de Salicornes annuelles.

Espèces caractéristiques : *Salicornia procumbens* Sm. var. *stricta* (G. Mey.) J. Duvign. & Lambinon (= *S. dolichostachya* Moss), *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens* (= *Salicornia fragilis* P.W. Ball & Tutin, *Salicornia europaea* L., *Salicornia patula* Duval-Jouve.

Communautés ouvertes de Salicornes annuelles sur les vases salées du littoral européen.

70.0.1.0.1 *Salicornion dolichostachyo-fragilis* Géhu & Rivas Mart. *ex* Géhu *all. nov. hoc loco*

Communautés atlantiques (très rares en Méditerranée) des slikkes sur sol limoneux ou limono-sableux à salure proche de l'eau de mer presque constante.

Espèces caractéristiques : *Salicornia procumbens* Sm. var. *stricta* (G. Mey.) J. Duvign. & Lambinon (= *S. dolichostachya* Moss), *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens* (= *Salicornia fragilis* P.W. Ball & Tutin, *Salicornia obscura* P.W. Ball & Tutin.

Communautés essentiellement atlantiques de Salicornes, pionnières des slikkes et schorres de bas-niveau sur substrat limoneux à limono-sableux, à salinité subconstante proche de celle de l'eau de mer.

70.0.1.0.2 *Salicornion europaeo-ramosissimae* (Géhu & Géhu-Franck ex Rivas Mart, 1990)

Communautés atlantiques des schorres et des niveaux les plus élevés des estrans sableux sur sol à salure très variable.

70.0.2 *Thero-Suaedetalia splendentis* (Braun-Blanq. & O.Bolòs, 1958)

Végétation des vases organiques saumâtres eutrophes et nitrophiles, ou des bourrelets littoraux organo-minéraux.

70.0.2.0.2 *Thero-Suaedion splendentis* (Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre, 1952)

Communautés surtout méditerranéennes des laisses de mer et les vases organiques émergeant l'été.

76 *ZOSTERETEA MARINAE* (Pignatti, 1954)

Herbiers sous marins phanérogamiques en complexe avec diverses algues marines, immergés ou en émergence temporaire des eaux euhalines à polyhalines, surtout des zones littorales et sublittorales atlantiques.

76.0.1 *Zosteretalia marinae* (Bég ex Pignatti, 1954)

76.0.1.0.1 *Zosterion marinae* (W.F.Christ, 1934)

Communautés atlantiques et méditerranéennes.

La définition des communautés végétales dépend de la détermination des espèces de la flore. Certains taxa sont difficiles à identifier. Par exemple, la taxonomie des Salicornes est délicate malgré les nombreuses publications à ce sujet (Géhu, 1989 ; Lahondère, 2004 ; Lambinon & Vanderpoorten, 2007, Kadereit *et al.*, 2007). Les différentes communautés à Salicornes sont ainsi particulièrement difficiles à décrire au niveau de l'association. Il en est de même pour les communautés à Chiendent, dont la taxonomie et l'hybridation entre espèces rendent la définition des associations peu fiable (Catteau *et al.*, 2009 ; Delassus, 2009). Par ailleurs, comme pour la taxonomie, la syntaxonomie est sujette à de nombreuses modifications au fil des avancées. Des travaux sont encore en cours pour affiner les connaissances des végétations des vases salées. Pour descendre au niveau des associations végétales, les documents de références sont issus notamment des Conservatoires botaniques nationaux (CBN) : Catteau *et al.* (2009) pour le Nord-Pas-de-Calais, http://www.cbnbrest.fr/site/Refer_typo/habit1.php?id= pour le Massif armoricain, Delassus (2009) pour la Basse-Normandie, <http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/-Guide-des-habitats-naturels-du-.html> pour la région Poitou-Charente, ou auprès du CBN Sud Atlantique (travail en cours). Ces documents présentent le synsystème de façon régionalisée.

Bien que le statut de rareté des différentes associations des vases salés à l'échelle de la façade n'ait pas été actualisé depuis Géhu & Géhu-

Franck (1979), la conservation des associations végétales est un des objectifs de la gestion des marais salés; la rareté, l'endémisme (Géhu, 1978) ou la fragilité de certaines nécessitant des moyens de gestion adaptés.

Corine Biotope et EUNIS

Le système de classification Corine Biotope a été mis en place en 1991 à l'échelle de l'Union européenne. Il est actuellement remplacé par la classification EUNIS, base de données de l'Union européenne répertoriant la typologie des habitats européens (naturels, semi-naturels ou artificiels, terrestres ou aquatiques). Ce système a été conçu pour relier et correspondre avec les autres grands systèmes européens de classification. Il renvoie à tous les types d'habitats utilisés dans la directive habitats de l'Union européenne, par les États membres de l'UE et peut être utilisé comme référence pour l'extension de la directive habitats lors de l'adhésion d'autres pays à l'UE. Il est construit à partir des classifications des habitats Corine et Paléarctique et contient les types d'habitats marins comme ils sont pris en compte avec le travail OSPARCOM. Enfin, il renvoie à la classification Corine Land Cover, à certaines classifications régionales ou nationales et à d'autres systèmes

Les habitats de la directive habitat-faune-flore

Les habitats de la DHFF font l'objet d'une description dans les cahiers d'habitats. Les différents cahiers d'habitats sont consultables sur le site de l'INPN

(<http://inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/cahiers-habitats>, consultation du 15/11/2011). Ils ont pour objectif de faire état des connaissances scientifiques et techniques sur chaque habitat de l'Annexe II de la DHFF. Les habitats côtiers sont abordés dans le tome II (Bensettiti *et al.*, 2004). L'ensemble de la classification issue de Bensettiti *et al.* (2004) pour les marais salés de la zone allant de la frontière belge à l'Espagne est présentée ci-dessous :

- 13 : Marais et prés-salés atlantiques et continentaux
 - 1310 : Végétation pionnière à *Salicornia* et autres espèces annuelles des zones boueuses et sableuses
 - 1310-1 : Salicorniaies des bas niveaux (haute slikke atlantique)
 - 1310-2 : Salicorniaies des hauts niveaux (schorre atlantique)
 - 1310-4 : Pelouses rases à petites annuelles subhalophiles
 - 1320 : Prés à *Spartina* (*Spartinion maritima*)
 - 1320-1 : Prés à Spartine maritime de la haute slikke (il est important de noter que les habitats à Spartine anglaise ne

font pas partie de cet habitat et ne sont donc pas soumis à la même réglementation)

- 1330 : Prés-salés atlantiques (*Glauco-Puccinellietalia maritimae*)
 - 1330-1 : Prés-salés du bas-schorre
 - 1330-2 : Prés-salés du schorre moyen
 - 1330-3 : Prés-salés du haut-schorre
 - 1330-4 : Prés-salés du contact haut schorre/dune
 - 1330-5 : Prairies hautes des niveaux supérieurs atteints par la marée
- 14 : Marais et prés-salés méditerranéens et thermo-atlantiques
 - 1410 : Prés-salés méditerranéens
 - 1410-3: Prairies sub-halophiles thermo-atlantiques
 - 1420 : Fourrés halophiles méditerranéens et thermo-atlantiques (*Sarcocornietea fruticosi*)
 - 1420-1 : Fourrés halophiles thermo-atlantiques

Les successions d'associations

La modification d'un ou plusieurs facteurs responsables de la zonation des végétaux entraîne des modifications dont certaines sont perceptibles à l'échelle de la communauté végétale. L'augmentation de l'altitude, la modification du substrat ou du système de drainage, par exemple, entraînent une modification des communautés. D'autres facteurs, comme le pâturage par les oiseaux d'eau ou les moutons, la construction et le maintien de mares de chasse, le passage répété du public ou la modification du cours des fleuves dans les estuaires influent sur la répartition des communautés végétales au sein des marais salés. À travers deux exemples, la succession des communautés végétales sera présentée.

Le Havre de Barneville

Les relations dynamiques de la végétation dans le Hâvre de Barneville telles qu'observées en 1975 (Provost, 1975) sont présentées sur la figure 7. Dans l'axe de la

Figure 7 apparaît la succession la plus « normale et la plus simple » : *Salicornietum strictae* à *Arthrocnemum perennis* à *Halimionetum portulacoidis* à *Plantagini-limionetum* à *Festucetum littoralis* à *Agropyretum pungentis* à *Koelerion albescentis*.

Cette succession « idéale » peut être modifiée par différents facteurs. Les sources de modifications ne sont pas ici présentées mais la figure 7 permet d'apprécier les différentes évolutions que peut prendre une zone de ce Havre selon la dynamique progressive ou régressive. La dynamique progressive est considérée comme résultant de l'élévation des niveaux topographiques. Les combinaisons possibles au niveau d'un marais salé sont nom-

breuses mais les facteurs de passage d'une communauté à une autre sont difficiles à établir précisément tant les modifications au sein d'un marais dans son ensemble peuvent être complexes.

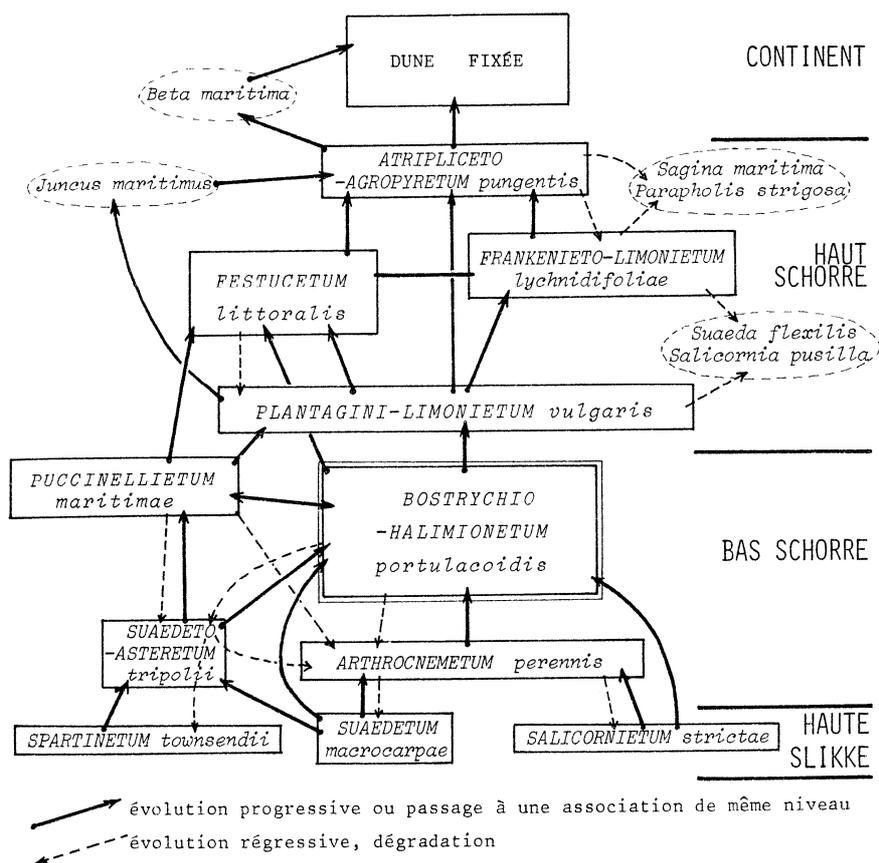


Figure 7 : relations dynamiques de la végétation dans le Havre de Barneville en 1975 (Provost, 1975)

La réserve naturelle nationale de la Baie de Somme

Toussaint (1997) a étudié les différents facteurs conduisant à l'évolution de la végétation des mollières (dénomination picarde de marais salé) à proximité du fleuve la Maye, dans la Réserve naturelle nationale de la baie de Somme. Les mécanismes d'évolution ont été étudiés sur différents sous-systèmes du marais salé dont un seul est présenté ici. Les facteurs identifiés concernent l'évolution topographique, le pâturage, le drainage et le

dessalement. Toussaint (1997) a identifié une succession de groupements végétaux allant de la slikke au schorre (Figure 8). Les bas niveaux sont caractérisés par le *Spartinetum anglicae* (H1) ou par les *Salicornion dolichostachyo - fragilis*, *Salicornion europaeo - ramosissimae*, *Suaedetum maritimae vulgaris* (H 2). L'évolution topographique de la zone conduirait à un *Halimiono portulacoides - Puccinellietum maritimae* primaire (H 3). Cette association évolue vers un *Bostrychio scorpioides - Halimionetum portulacoides* (H5) en conditions « normales » et en *Plantagini maritimae - Limonietum vulgaris* (H4) en cas de mauvais drainage. À partir du *Bostrychio scorpioides - Halimionetum portulacoides* (H5), différents cas sont possibles selon l'auteur :

- dans le cas d'un mauvais drainage, cette association évolue vers un *Plantagini maritimae - Limonietum vulgaris* (H4),
- dans le cas de pâturage, elle évolue vers un *Halimiono portulacoides - Puccinellietum maritimae* secondaire (H 3),
- sans pâturage et avec un bon drainage, elle évolue vers un *Festucetum rubrae litoralis* (H6).

Le *Festucetum rubrae litoralis* (H6) peut également évoluer vers un *Plantagini maritimae - Limonietum vulgaris* (H4) en cas de mauvais drainage, sinon, il est colonisé par le *Beto maritimae - Agropyretum pungentis* (H7). Cette association évolue ensuite vers un *Atriplici hastatae - Betetum maritimae* (H 10) par suite du dépôt de laisses de mer ou un *Althaeo officinalis - Elymetum pycnanthi* (H9) en cas de dessalement.

La compréhension des mécanismes d'évolution d'une association à l'autre permet d'adapter les objectifs et modalités de gestion sur un marais salé ou une portion de celui-ci.

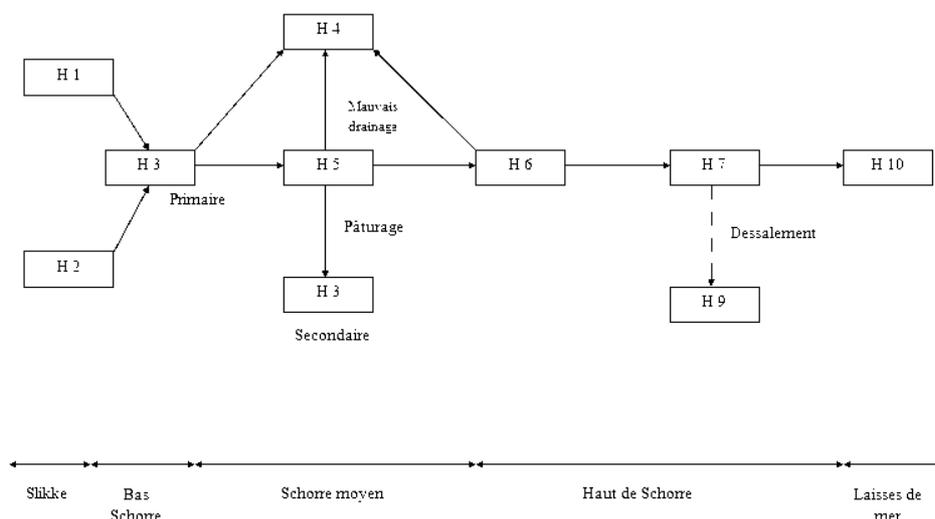


Figure 8 : relations dynamiques de la végétation dans les mollières de la Maye d'après Toussaint (1997)

Végétation et sédimentation

En raison de leur qualité d'interface entre océan et continent, les marais salés possèdent une dynamique particulière où les sédiments fins sont, en général, piégés par la pompe tidale et la circulation résiduelle. Les processus hydrodynamiques induisent l'érosion, le dépôt et le transport des sédiments à travers l'estran. En règle générale, une sédimentation fine importante est remarquée en domaine interne, dans les zones abritées. La sédimentation la plus importante a lieu dans le bas du marais mais principalement dans les zones où la végétation est présente (Richards, 1934 ; Stumpf, 1983). Comme l'atténuation de l'énergie des marées et de la houle s'opère dans les premiers mètres, le dépôt est inégalement réparti à la surface du marais (Leonard, 1997). Le sédiment s'établit préférentiellement à proximité des chenaux, principale source de sédiment et en limite inférieure du marais. En effet, il a été montré que 80 % des dépôts de sédiments étaient réalisés dans les dix premiers mètres du marais, aussi bien sur des zones à Chiendent du littoral, qu'à Obione faux pourpier (Prévotaux & Folgoas, 2010). Ces mêmes auteurs ont montré que la Spartine anglaise avait le plus fort taux de

sédimentation et l'Atropis maritime pâture le plus faible. La plupart des particules sédimentent pendant le flot et non pendant le jusant (Leonard *et al.*, 2002). Le taux de sédimentation dans le haut du marais salé est inférieur à celui du bas marais. Ceci n'est pas uniquement dû à la faible fréquence d'immersion par les marées mais également au fait que beaucoup de sédiments sont filtrés dans le bas du marais avant d'atteindre les niveaux plus élevés (Randerson, 1979).

Dès que le niveau de sédiments fins déposés sur la vasière atteint une altitude suffisante, les végétaux supérieurs s'installent progressivement. L'établissement des plantes pionnières nécessite des conditions sédimentaires relativement stables. Les microalgues (diatomées principalement) sécrètent un mucus qui pourrait favoriser la sédimentation et la stabilisation des vasières (Coles, 1979). L'implantation de constructions animales, comme les banquettes édifiées par le ver *Pygospio elegans* favorisent également la stabilisation des hauts niveaux de l'estran en baie de Somme (Morgan, 1997). Cette colonisation primaire (stade initial de l'édification d'un marais salé) fait place ensuite à un cortège végétal plurispécifique de schorre. Les végétaux vont à leur tour avoir une influence sur la sédimentation. Les espèces végétales, de par leur forme et leur taille, peuvent induire des réductions de la vitesse de l'eau et des modifications de l'énergie des vagues pour former finalement des conditions différentes de piégeage des sédiments.

Sur les marais salés, la végétation joue un rôle essentiel en freinant l'écoulement des masses d'eau, ce qui permet aux sédiments de se concentrer et de se déposer préférentiellement. D'une manière générale, les végétaux supérieurs ont un rôle passif sur la sédimentation (Dupont, 1981). En effet, ils constituent des obstacles hydrodynamiques qui permettent et favorisent le dépôt des particules en suspension. D'ailleurs, la relation entre l'augmentation du taux de particules fines et l'importance du recouvrement de la végétation est fréquemment observée. Il faut cependant ajouter la hauteur et la structure de la végétation à cette relation. En effet, plus la végétation est de taille importante et plus elle va stopper les particules en suspension et permettre la sédimentation lors de l'immersion par différentes hauteurs de marée. Valery (2006) montre d'ailleurs que les quantités de sédiments déposées dans un groupement à *Elymus athericus* sont plus importantes que les quantités déposées dans une phytocénose composée d'*Halimione portulacoides*. En effet, sa taille lui permet de piéger un plus grand volume de sédiments : environ 2000 g.m⁻² contre environ 700 g.m⁻² dans un groupement à *Halimione portulacoides*. Plus la structure de la plante

présente des ramifications et plus elle est « touffue », plus les sédiments seront interceptés et ne pourront pas passer au travers.

La Spartine apparaît comme une espèce très efficace dans cette fonction de piégeage (Marion, 2007). Elle croît en touffes serrées et forme de petites colonies qui accélèrent la sédimentation des vases et limons (Van den Berghen, 1964). Elle est particulièrement efficace à l'interface schorre-vasière. La Spartine et la Salicorne, espèces pionnières, constituent donc des obstacles à la progression du vent, de la houle et du flot. La colonisation du substrat par *Puccinellia maritima* augmente l'accrétion et accélère le taux de terestrialisation (Langlois *et al.*, 2003).

En Amérique du Nord, il apparaît que le piégeage des sédiments est augmenté dans les marais salés envahis par *Phragmites australis* (Leonard *et al.*, 2002 ; Rooth *et al.*, 2003). Il a été envisagé que l'extension des espèces invasives pourrait influencer l'évolution morphologique à long terme des marais salés en modifiant les dynamiques sédimentaires du sédiment (Mudd *et al.*, 2004). Ce phénomène pourrait s'observer sur les zones de bas d'estran colonisés par la Spartine anglaise (Triplet *et al.*, 2008). L'impact d'une espèce à l'échelle globale d'un marais salé sur le long terme est cependant difficile à appréhender.

Une fois installés les végétaux assurent le maintien des sédiments grâce à leur système racinaire. L'effet rhizosphère qui correspond à l'influence des racines sur l'environnement immédiat se caractérise notamment par une cohésion des sédiments. L'implantation de la végétation limite donc la remobilisation des sédiments tout en favorisant le dépôt des particules fines.

La végétation dans les chaînes trophiques

Les végétaux ont la capacité de réaliser la photosynthèse. En transformant l'énergie lumineuse, le CO₂ et des sels minéraux en matière organique, ils sont les premiers maillons des chaînes trophiques. Dans les zones intertidales, les végétaux peuvent être de différentes catégories. Le phytoplancton est en suspension dans la masse d'eau qui va et vient à chaque marée. Il est constitué de micro-organismes dont les communautés se succèdent dans l'espace et dans le temps. Il en est de même pour le microphytobenthos, qui se développe sous forme de voiles, souvent colorés sur les sables et les vases. Les macro algues se développent préférentiellement sur les estrans rocheux bien que les estuaires soient considérés comme très di-

versifiés pour certains groupes comme les algues vertes (Cabioch *et al.*, 1992). Les marais salés sont caractérisés par une végétation phanérogame supérieure. C'est de ce dernier groupe dont il sera l'objet.

Les baies et les estuaires, ainsi que les marais salés et les vasières environnantes sont parmi les écosystèmes les plus productifs de la biosphère. La plupart de la matière organique produite est prise au piège *in situ* avant d'être relâchée au large grâce aux marées : c'est le concept d'*outwelling* décrit par Odum en 1968.

L'importante productivité des marais salés est permise grâce aux nutriments apportés par la mer et les fleuves mais également grâce à la régénération rapide *in situ* des nutriments (Ricklefs & Miller, 2005). Teal (1962) montre d'ailleurs que 10 % de la production brute et la moitié de la production primaire nette d'un marais salé de Géorgie sont exportés vers les écosystèmes voisins par les marées. Boesch & Turner (1984) ont montré que le nourrissage de larves et d'immatures de nombreux poissons et invertébrés est rendu possible grâce à cette forte productivité et à la complexité des marais côtiers.

Les plantes halophiles des marais salés participent au régime alimentaire d'une part importante des invertébrés qu'elles accueillent. Les poissons qui colonisent les marais salés pour fourrager exportent jusqu'à 50 tonnes de matière sèche par an en baie du Mont-Saint-Michel (Lefeuvre *et al.*, 2000). Les oiseaux participent également à cette exportation de matière organique.

La composition et la production des communautés d'halophytes varient selon un gradient de maturité et de pâturage : dans les zones non pâturées dominées par *Halimione portulacoides*, la production dans le bas du marais salé est de 1080 g MS.m⁻².an⁻¹ et de 1990 g MS.m⁻².an⁻¹ dans le haut marais alors qu'elle n'est que de 200 à 500 g MS.m⁻².an⁻¹ dans les zones pionnières à Salicornes et les zones pâturées de la baie du Mont-Saint-Michel (Lefeuvre *et al.* 2000).

Une étude menée en baie du Mont-Saint-Michel par Bouchard & Lefeuvre (2000) portant sur la production primaire et les dynamiques des macro-détritus a montré que les bas, moyen et haut marais avaient des propriétés différentes, ce qui affecte leurs interactions avec les eaux voisines. Les vasières étant non végétalisées, la production primaire est exclusivement due aux communautés de microphytobentos dominées par les diatomées. Les herbiers à zostères ont une production variant de 215 à 784 g MS.m⁻².an⁻¹

pour les rhizomes et de 224 à 1420 g MS.m⁻².an⁻¹ pour les feuilles (Auby, 1991). Le rôle des herbiers dans la chaîne trophique est déterminant pour certaines espèces. Si les feuilles sont peu consommées par la faune marine (Den Hartog & Hily, 1997), les herbiers sont consommés de façon importante par l'avifaune comme par les Bernaches cravants *Branta bernicla*, les Canards siffleurs *Anas penelope*, les Canards colverts *Anas platyrhynchos* ou les Canards pilets *Anas acuta*. Les herbiers constituent un habitat complexe pour de nombreuses espèces d'algues ou d'invertébrés. Les organismes y sont plus diversifiés et plus abondants que dans les zones adjacentes. La nourriture y est donc abondante pour de nombreux poissons, crustacés, et mollusques.

En baie du Mont-Saint-Michel, le bas schorre est colonisé par des espèces à faible biomasse et faible productivité (Bouchard & Lefevre, 2000). *Suaeda maritima* et *Puccinellia maritima* sont les plus productives avec 440 gMS.m⁻².an⁻¹ et 480 gMS.m⁻².an⁻¹ de production primaire respectivement alors que les marais salés plus mûres, subissant la compétition interspécifique et accueillant de nouvelles espèces, présentent des peuplements de végétation plus productifs. Le moyen schorre produit 50 % de la production totale du marais du Mont-Saint-Michel (dont *Halimione portulacoides* est la plus productive avec 1 800 g MS.m⁻².an⁻¹) et le haut schorre en produit 35 % (avec *Elymus athericus* la plus productive avec 1 720 g MS.m⁻².an⁻¹).

D'après ces mêmes auteurs, la quantité de macro-détritus exportée chaque année représente une part infime (0,05 %) de la production primaire aérienne nette. La matière végétale est en majorité conservée dans le marais. Cependant, d'après les conditions hydrodynamiques des bas niveaux topographiques et les différences de productions, le bas marais joue le rôle de source pour les niveaux les plus hauts. Les moyens et hauts marais fonctionnent comme des puits de matière organique. La morphologie de la végétation, sa hauteur, sa structure verticale modifient les conditions de dépôts. Par exemple, les fourrés à *Halimione portulacoides* piègent facilement le matériel en suspension. La production de litière suit les saisons avec une diminution de la production pendant l'été et une augmentation à l'automne et en hiver. La production annuelle est plus importante dans le moyen et haut marais (1 040 et 1 220 g MS.m⁻².an⁻¹) que dans le bas marais (85 g MS.m⁻².an⁻¹). Dans le bas marais, la litière est produite à plus de 73 % par *Aster tripolium*, dans le moyen marais, *Halimione portulacoides* contribue à produire 99 % de la litière alors que dans le haut marais c'est *Elymus athericus* qui forme approximativement 75 % de la litière (Bouchard & Lefevre, 2000).

Les échanges entre le marais salé et les niveaux topographiques moins élevés se fait par le réseau de chenaux qui peut être considéré comme une extension de la vasière à l'intérieur du marais (Pethick, 1992). La production secondaire de cet espace est très importante et profite directement des apports du marais salé.

Dans les jeunes marais salés, le réseau de chenaux est bien développé et permet des échanges de matière organique et de nutriments (Bouchard & Lefeuvre, 2000) alors que dans les marais salés matures, le réseau se ramifie et se réduit progressivement (Pethick, 1992). L'énergie des marées est alors trop faible pour évacuer les macro-détritus.

Les marais salés étant constitués d'une succession de plusieurs groupements végétaux, les espèces contribuent chacune à la production primaire selon leur abondance et leur potentiel productif. La thèse d'Isabelle Rauss (2003) permet d'obtenir des indications concernant les productions primaires aériennes nettes des principales espèces des marais salés de la baie de Veys et d'autres baies. Les valeurs de production primaire des halophytes sont relativement importantes car elles dépassent souvent $1\ 500\ \text{g MS.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et atteignent quelques fois $3\ 000\ \text{g MS.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. La végétation phanérogamique participe donc fortement à la production des marais salés.

Les productions primaires aériennes nettes (PPAN) sont rapportées selon la zone considérée dans le tableau III.

Tableau III : productions primaires aériennes nettes de la végétation des marais salés (Bouvet, 2010 d'après Rauss, 2003)

zone	zone pionnière				
espèce	<i>Spartina anglica</i> var. <i>townsendi</i>				
lieu	Baie des Veys	baie du Mont-Saint-Michel	Delta (Pays-Bas)	Tollesbury (Grande-Bretagne)	baie du Mont-Saint-Michel
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	1 280 +/- 380	640 +/- 320	1 649	702	261
auteur	Rauss, 2003	Rauss, 2003	Groenendijk, 1986	Groenendijk, 1986	Lefeuvre, 1993
espèce	<i>Salicornia</i> sp.				
lieu	côtes françaises				
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	249 à 761				
auteur	Lefeuvre, 1993				
zone	bas et moyen schorre				
Espèce	<i>Puccinellia maritima</i>				
lieu	baie des Veys	baie du Mont-Saint-Michel	autres marais salés		
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	740	570 à 970	727 à 1 223		
auteur	Rauss, 2003	Rauss, 2003	Lefeuvre, 1993 ; Long & Mason, 1983		
espèce	<i>Halimione portulacoides</i>				
lieu	baies des Veys et du Mont-Saint-Michel	Pays-Bas	Grande-Bretagne	baie du Mont-Saint-Michel	baie de Canche
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	964 à 2 385	1 434	561	2 516 et 3 598	2 070
auteur	Rauss, 2003	Groenendijk, 1984	Lefeuvre, 1993	Bouchard, 1996 ; Lefeuvre, 1993	Duval & Linder, 1972
espèce	<i>Suaeda maritima</i>				
lieu	baie du Mont-Saint-Michel	associée à <i>Puccinellia maritima</i> , à <i>Salicornia</i> sp. et à <i>Aster tripolium</i> dans les parties basses et à <i>Puccinellia maritima</i> et à <i>Halimione portulacoides</i> dans les parties hautes du marais			
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	1 197 à 1 517				
auteur	Rauss, 2003 ; Lefeuvre, 1993 ; Bouchard, 1996				
zone	haut schorre				
espèce	<i>Elymus athericus</i>				
lieu	baie du Mont-Saint-Michel	Ameland (Pays-Bas)	Delta (Pays-Bas)	Texel (Pays-Bas)	Grande-Bretagne
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	1959 à 2284	2365	1 008 et 878	362	375
auteur	Bouchard, 1996 ; Lefeuvre, 1993 et 1996	Lefeuvre, 1996	Wolff <i>et al.</i> , 1979 ; Groenendijk, 1986	Lefeuvre, 1993	Lefeuvre, 1996
espèce	<i>Festuca rubra</i>				
lieu	baie du Mont-Saint-Michel				
PPAN (gMS.m ⁻² .an ⁻¹)	241 à 429				
auteur	Bouchard, 1996				

D'après Rauss (2003), les zones pionnières à *Spartina anglica* sont plus productives que ne le sont celles de *Salicornia* sp. La contribution de *Puccinellia maritima* à la production du marais salé est importante. Pour la baie du Mont-Saint-Michel, la production d'*Halimione portulacoides* représente plus du tiers de la production d'un marais. *Suaeda maritima* n'est présente que sur de faibles surfaces dans un marais, elle contribue donc faiblement à la production de ce dernier. *Elymus athericus* et *Festuca rubra* représentent quant à eux la moitié de la PPNA en baie du Mont-Saint-Michel.

Cependant, les mesures de productivité sont très variables entre les sites et les études. La complexité de l'environnement entraîne une variabilité importante dans la production de chaque espèce sur des sites différents. Le fonctionnement des réseaux trophiques littoraux est donc fortement dépendant des conditions stationnelles (Svensson, 2007).

La forte production de matière organique des écosystèmes estuariens dans les vasières et marais salés est un avantage pour les espèces de poissons, crustacés et bivalves qui colonisent ces milieux. La plupart des espèces rencontrées ont un intérêt économique et participent activement à l'exportation de la matière organique (vecteur biotique).

De récentes études ont confirmé l'importance des groupements à Obione en termes de productivité pour l'écosystème des estuaires (Lefeuvre, 2005). Les communautés d'*Halimione portulacoides* étant très productives, elles fournissent des quantités importantes de litière qui, à leur tour, vont fournir un habitat et un bon approvisionnement pour les grandes densités de détritivores amphipodes tels *Orchestria gammarellus* qui serviront de nourriture aux poissons. L'utilisation du système marais salé-vasière par les poissons est différente selon les espèces, la saison et le stade de développement (Laffaille *et al.*, 2000a). Des analyses de la taille des poissons dans la baie de Saint-Brieuc ont mis en évidence la forte abondance de jeunes stades mais aussi de juvéniles (Parlier, 2006), démontrant ainsi le rôle de nourricerie joué par les estuaires. Les marais salés ont donc un rôle important dans le développement des juvéniles de poissons en leur fournissant les ressources trophiques (détritus de plantes vasculaires, diatomées, crustacés, siphons de bivalves, etc.) nécessaires à leur croissance. Le marais constitue également une protection physicochimique du fait de fortes contraintes (salinité, température, oxygène dissous, etc.) qui vont limiter l'accès aux individus de grandes tailles qui sont beaucoup plus exigeants.

Les marais salés sont cependant beaucoup plus connus pour leur avifaune migratrice. Le nombre d'oiseaux présents pour se nourrir sur ces espaces peut être considérable. Les régimes alimentaires concernés sont principalement herbivores et granivores. Les herbivores consomment des espèces comme l'Atropis maritime, la Fétuque des grèves et les Zostères. Dans certains cas, une espèce peut être dépendante d'une seule ressource sur un site : la Bernache cravant *Branta bernicla* et la Zostère naine dans le bassin d'Arcachon dans les années 1990 (Auby, 1991). La pression de pâturage par les oiseaux d'eau peut être très importante et conduire à des modifications de la flore en place. Dans des marais salés intensivement broutés par les oiseaux d'eau herbivores, la diversité végétale diminue (Handa & Jefferies, 2000) jusqu'à des situations de sol à nu (Buckeridge & Jefferies, 2007). Dans le cas d'un broutage modéré, la mosaïque de végétation est accrue et la diversité végétale augmente.

Les granivores occupant les marais salés sont principalement des passereaux. Toutes les espèces végétales peuvent être consommées avec cependant une préférence pour les Salicornes et les Soudes dont les graines sont très nombreuses et particulièrement riches en huiles végétales.

Une même plante peut faire l'objet d'une consommation par les oiseaux de différentes parties. Par exemple, une synthèse de Davy (2001) mentionne, comme consommant des Salicornes :

- la Linotte à bec jaune *Carduelis flavirostris*, la Linotte mélodieuse *Carduelis cannabina* et l'Alouette haussecol *Eremophila alpestris* pour les épis désarticulés,
- le Canard colvert *Anas platyrhynchos*, le Canard pilet *Anas acuta*, la Sarcelle d'hiver *Anas crecca*, le Canard siffleur *Anas penelope*, la Spatule blanche *Spatula clypea*, le Chevalier gambette *Tringa totanus*, le Pinson des arbres *Fringilla coelebs* et les turdidés pour les graines,
- la Bernache du Canada *Branta canadensis* et la Bernache cravant *Branta bernicla* comme broutant les pieds contenant des graines.

L'impact de l'homme sur la végétation estuarienne

Les activités anthropiques qui se sont développées sur les marais salés du littoral atlantique et de la Manche sont de natures diverses et ont des impacts plus ou moins importants sur la végétation et plus globalement sur le paysage végétal. L'effet des polluants ne sera pas abordé ici.

Endiguements

L'homme a endigué les marais salés depuis des siècles (Verger, 2005). En modifiant le prisme tidal (Dyer, 1997), il a entraîné des modifications de l'estran (Gray, 1992b). La flore halophile, fortement dépendante des niveaux d'eau, s'est déplacée au gré des constructions successives. La régression d'espèces patrimoniales comme *Halimione pedunculata* résulte des aménagements successifs au cours de l'histoire (Géhu & Meslin, 1968). Même si la structure des communautés végétales historiques est difficile à appréhender avec précision, les modifications dans le fonctionnement de ces espaces engendrés par l'endiguement a certainement impacté le fonctionnement du marais salé. Les usages actuels des marais salés sont divers et les impacts sur la végétation dépendent de la pratique et de son intensité.

Modification du système hydraulique

Des bassins creusés au sein des zones végétalisées sont utilisés à différentes fins : conchyliculture, récolte de sel, chasse. La taille des bassins et la complexité du réseau hydraulique mis en place sont des éléments déterminants dans l'organisation des communautés végétales. Le gradient de salinité et les temps d'immersion sont déterminants dans l'étagement des végétations.

La conchyliculture française est une des plus importantes d'Europe puisqu'en 2006 elle se plaçait au deuxième rang avec 200 000 tonnes de coquillages par an (www.forum-marais-atl.com). Les aménagements dans les marais salés concernent l'élevage d'huîtres, de palourdes, de coques. La crevetticulture a également lieu dans ce type de bassins. L'impact des marais salants est à rapprocher de celui de la conchyliculture. La végétation halophile se développe le long de linéaires selon les niveaux d'eau et la salinité. La déprise des salines permet, si la submersion en eau salée est permanente, le développement de *Ruppia maritima*. Dans le cas de submersions temporaires par des eaux météoriques, le milieu peut évoluer vers des prairies (Anras & Miossec, 2006).

La chasse

La pratique de la chasse a deux types d'effets sur la végétation. Les effets directs sont dus à l'activité elle-même. La présence d'infrastructures comme des mares de chasse et des huttes modifient la végétation. Une mare de chasse est constituée d'un bassin en général peu profond sur lequel sont implantés des leurres ainsi que des appelants (oiseaux domestiques appelant, par leurs cris, les oiseaux migrateurs). À proximité de ce plan d'eau est installée une hutte, installation fixe ou flottante dans laquelle le chasseur se poste pour attendre le gibier. Ces deux infrastructures, mare et hutte, changent la topographie de la zone. La mare est un bassin où l'eau est présente soit de façon permanente, soit de façon temporaire (mises en assec). Les bords de mare sont donc colonisés par une végétation de niveaux topographiques inférieurs. La mare en elle-même peut servir d'habitat à certaines espèces végétales. Ainsi, en Picardie, les principaux sites de présence de *Ruppia maritima* sont situés dans des mares de chasse du fond de la baie de Somme et de la baie d'Authie. La hutte est en général une infrastructure semi-enterrée. Sur ces structures, une végétation de plus hauts niveaux peut se développer, par suite d'une submersion par la mer moins importante. Enfin, les bords de la mare sont régulièrement fauchés ou tondus. Cette pratique entraîne une modification de la composition de la végétation. L'effet de ces travaux dépend de nombreux facteurs, le niveau topographique, l'ancienneté de la pratique, la fréquence de la pratique, la pratique en elle-même (fauche ou tonte).

D'une façon indirecte, la chasse modifie la végétation en conduisant à une diminution importante du broutage des prés-salés par les oiseaux d'eau.

La cueillette de Salicornes

La cueillette des Salicornes est une activité ancienne. La récolte peut se faire sur différentes espèces. L'impact du ramassage dépend des pratiques mises en œuvre. Selon l'outil utilisé, couteau ou faucille, les quantités ramassées et le statut des récoltants, professionnels ou amateurs, l'impact sur la végétation est différent. L'effet sur les communautés végétales peut s'observer dans le cas d'intensification comme en baie de Somme. Cet estuaire est le principal producteur de Salicornes de la façade atlantique française. L'espèce exploitée est *Salicornia procumbens* Sm. var. *Procumbens*. Selon les zones, la cueillette importante entraîne une évolution des salicorniaies vers des communautés de niveaux plus élevées avec notamment de l'Aster maritime et de la Soude maritime. Dans d'autres cas, notamment sur des endroits plus exposés, le peuplement de Salicornes se maintient quasi-

ment pur. Sur certaines parcelles, des labours sont réalisés, avant l'hiver, pour favoriser la pousse de Salicornes. Les parcelles les plus productives sont constituées d'un peuplement quasiment pur à *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens*. La réalisation de labours entraîne un mosaïquage des communautés de plus bas niveau, favorisant les espèces annuelles ou bisannuelles comme *Salicornia procumbens* Sm. var. *procumbens*, l'Aster maritime et de la Soude maritime au détriment des espèces pérennes comme la Spartine anglaise et l'Atropis maritime.

Le pâturage

L'élevage, principale activité économique des prés-salés, concerne principalement les ovins qui se nourrissent de la flore saline et iodée (principalement l'Atropis maritime) des pâturages côtiers de la Manche. Les impacts dus au pâturage sont plus ou moins importants et touchent à la fois la végétation et la faune. Le pâturage conduit à un changement de végétation. Une des espèces le plus impactée est l'Obione faux pourpier. La végétation à *Halimione portulacoides* est remplacée par des populations de *Puccinellia maritima*. L'Obione est particulièrement sensible aux dommages mécaniques et à la compaction du sol, causés tous deux par le piétinement (Jensen, 1985), elle est donc fortement restreinte par le pâturage. De plus, les moutons mangent les jeunes pousses (Wiggerhaus, 1994), empêchant ainsi son établissement dans les zones intensivement et fortement pâturées. Kiehl *et al.* (1996) montrent que, pour des intensités de pâturage de 3 à 10 moutons.ha⁻¹ (sur une période de sept mois), l'Atropis maritime est dominante. De plus, le développement de l'Atropis maritime, qui est une plante de bas marais, est favorisé par la compaction du sol qui lui confère un avantage pour se développer dans les zones hautes lorsqu'il y a pâturage (Hansen, 1982 *in* Kiehl *et al.*, 1996). L'Atropis maritime est également favorisée par la réduction de la biomasse aérienne et de la litière ainsi que par son fort potentiel de régénération après le passage des herbivores (Bakker, 1985 ; 1989). Les jeunes pousses de *Puccinellia maritima* sont favorisées par le piétinement (Ranwell, 1961) qui fragmente les stolons et densifie le réseau. Pour des intensités de pâturage plus faibles (1,5 moutons.ha⁻¹ pendant sept mois) *Festuca rubra* est présente car les moutons mangent préférentiellement l'Atropis maritime quand la nourriture est assez abondante. La Fétuque des grèves est alors délaissée par les moutons et les jeunes pousses parviennent à pousser (Kiehl *et al.*, 1996).

Les trouées dans la végétation et la réduction de la biomasse causée par le pâturage permettent l'installation de plantes annuelles (Bakker & De Vries, 1992). La Salicorne est favorisée par le pâturage intensif bien que la

plupart des jeunes plants soient endommagés par le piétinement (Hansen, 1982 in Kiehl *et al.*, 1996). En revanche, dans les marais modérément pâturés, la végétation est plus haute et plus dense et la Salicorne rencontre des difficultés à s'implanter alors que *Suaeda maritima* rencontre des conditions favorables à sa croissance (Kiehl *et al.*, 1996).

L'Aster est également fortement restreint par le pâturage car les animaux préfèrent cette espèce aux autres. Il parvient cependant à persister dans les zones pâturées mais les plantes sont beaucoup plus petites et sans organe de floraison. La production de fleurs peut donc être empêchée en raison de la vitalité réduite des plantes (Wiggerhaus, 1994). De plus, les fleurs sont mangées dans les zones intensivement pâturées. Après les premières années suivant l'arrêt du pâturage, l'Aster rencontre de bonnes conditions pour s'établir dans des gazons d'*Atropis maritime* (Wiggerhaus, 1994) et devient de plus en plus dominant.

La richesse spécifique est également très influencée par le pâturage. Le surpâturage et l'absence de pâturage conduisent à des communautés pauvres en espèces alors qu'un pâturage modéré augmente généralement la richesse et la diversité spécifiques. En effet, la dominance de l'Obione faux pourpier et du Chiendent du littoral dans les zones non pâturées et la dominance de l'*Atropis maritime* ainsi que la destruction partielle ou totale de la végétation et du sol par le piétinement dans les zones intensivement pâturées diminuent la richesse spécifique et la diversité structurelle. Le pâturage intensif diminue également la possibilité d'exportation de nutriments et de matière organique vers les eaux côtières en modifiant les processus microbiologiques du sol liés aux cycles du carbone et de l'azote (Vivier, 1997). La plus grande diversité engendrée par le pâturage extensif est due à la coexistence de zones fortement et faiblement pâturées (Andresen *et al.*, 1990). Bouchard *et al.* (2003) ont montré que le nombre d'espèces annuelles augmente ainsi que la diversité et la richesse spécifiques lorsque la pression de pâturage diminue.

D'une manière générale :

- en l'absence de pâturage, quelques espèces compétitives comme le Chiendent du littoral et l'Obione faux pourpier le font évoluer un tapis végétal quasi mono-spécifique,
- dans des conditions de pâturage modéré, la diversité structurelle est augmentée par la création d'une mosaïque de tâches pâturées et non pâturées qui favorise la coexistence des espèces,

- lors de pâturage intensif, seules quelques espèces tolérantes au piétinement sont présentes et la végétation est uniformément structurée.

Le remplacement de l'Obione faux pourpier, plante très productive, par l'Atropis maritime plus petite et moins productive, dans les zones intensivement pâturées, conduit à une diminution de la quantité de litière. Les détritivores, comme l'amphipode *Orchestia gammarellus*, deviennent beaucoup moins abondants (Fouiller, 1986). Ces organismes sont importants dans le régime alimentaire de certaines espèces de poissons fréquentant le marais salé. En changeant la végétation du marais salé, le pâturage intensif réduit indirectement la densité de proies exploitées par les poissons se nourrissant de ces organismes et réduit les fonctions trophiques des zones humides pour la faune aquatique (Laffaille *et al.*, 2000b). Les ressources en invertébrés diminuant, l'avifaune prédatrice de ces espèces doit également être impactée.

La fauche

La fauche est une activité moins importante que le pâturage mais il reste le mode d'exploitation essentiel de certains marais salés comme ceux de la baie de l'Aiguillon. Ces prés-salés sont fauchés entre de juin et août et c'est principalement l'Atropis maritime qui est récoltée (Joyeux, 2001). En effet, sa teneur en iode est très appréciée par le bétail. Des rigoles de drainage sont creusées dans le marais salé. L'activité de fauche couplée à l'entretien de rigoles favorise le développement de prairies à Atropis maritime (Texier, 2009). Ce type de gestion favorise les oies et les canards comme le Canard siffleur *Anas penelope*. Sans fauchage, l'Obione faux pourpier, le Chiendent littoral ou les Salicornes se développent (Sicot, 2008).

Conclusion

La végétation des marais salés constitue une zone d'interface entre le milieu marin et le milieu terrestre. Ces milieux peuvent être considérés comme des écotones et constituent une zone de transition majeure entre les milieux marins et terrestres. L'importance de la production primaire des milieux estuariens a été démontrée depuis longtemps que ce soit par Teal (1962) ou par Christensen & Pauly (1998). Cette forte productivité, (jusqu'à 20 T. MO.ha.⁻¹.an⁻¹ de production primaire aérienne nette (Lefeuvre *et al.*, 2000) ainsi que leur complexité structurelle, font des marais salés des zones importantes de vie et de nourrissage de nombreuses espèces et notamment pour les oiseaux, les larves et juvéniles de poissons et les invertébrés. Le concept d'*outwelling* (Odum, 1968) serait d'ailleurs applicable aux marais salés. En effet, les marées emportent la matière organique produite par les

marais salés, directement ou indirectement vers le milieu marin. Ils ont également des propriétés physiques de protection du littoral qui sont irremplaçables : l'ensemble vasières-prés-salés agit comme un tampon et un frein à la puissance de la houle. Ces milieux sont soumis à des facteurs environnementaux spécifiques induits par le recouvrement régulier des marées (durée et fréquence de l'immersion, teneur et variation de la salinité). Ces facteurs, associés à la topographie de l'estran et à la compétition interspécifique, aboutissent à une zonation plus ou moins nette de la végétation suivant un gradient terre-mer (Beefink, 1977 ; Bertness & Ellison, 1987 ; Géhu, 1975). Les marais maritimes présentent une superficie d'environ 80 000 hectares en France, dont 35 000 pour la façade atlantique (Corine Land Cover 2006). Les hommes exploitant de plus en plus les zones littorales pour leurs activités, qu'elles soient économiques ou de loisirs, les pressions anthropiques que subissent ces milieux sont de plus en plus fortes. À l'heure actuelle, 70 % des marais salés du nord-ouest de l'Europe sont exploités (Bakker *et al.*, 1997). Ces activités sont de natures diverses : activités conchylicoles, élevage (ovins principalement), fauche, pêche à pied, tourisme, chasse, aménagement du littoral, etc.

Le marais salé, de par son rôle de producteur primaire dans le système, est un élément majeur de la chaîne trophique de ces espaces. La forte productivité permet à de nombreuses espèces de s'y nourrir. Les modifications des communautés végétales entraînent des changements à différents niveaux, allant des poissons (Parlier, 2006), aux oiseaux (Ponsero *et al.*, 2009) en passant par l'entomofaune (Elkaïm & Rybarczyk, 2000) ou les araignées (Pétillon *et al.*, 2005). La gestion des marais salés nécessite une prise en compte des phénomènes marins et terrestres, à des échelles allant du continent (oiseaux, poissons migrateurs) à la microtopographie locale. Les services rendus par ce type de milieux sont nombreux, allant de la protection du trait de côte à l'épuration des eaux, en passant par la nourricerie de poissons ou la halte migratoire d'oiseaux. Ces multiples facettes doivent être prises en compte pour gérer, au mieux selon les enjeux, le marais salé.

Cartographier la végétation des marais maritimes

Anthony STURBOIS & Frédéric BIORET

Le fonctionnement et la dynamique de la plupart des habitats naturels et semi-naturels des marais maritimes sont influencés par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques : bilan sédimentaire (Andersen *et al.*, 2010), abrutissement par les herbivores sauvages (Esselink, 1999 ; Vickery, 1997 ; Rowcliffe, 1998), réseaux de filières, développement d'espèces invasives (Pétillon *et al.*, 2005 ; Lafaille *et al.*, 2005) , eutrophisation des bassins versants (Cardoni *et al.*, 2011), types d'habitats périphériques (Gregory Shriver, 2004), érosion et accrétion (Andersen *et al.*, 2011 ; Allen & Duffy, 1998). L'intervention anthropique comme mode d'exploitation ou de gestion modifie également la composition spécifique et le fonctionnement des prés-salés : pâturage (Hofmann & Mason, 2006 ; Bos, 2005 ; Tessier *et al.*, 2003 ; Milson *et al.*, 2002 ; Lafaille, 2000 ; Vickery, 1997 ; Reimold, 1975), fauche (ONCFS, 2007), gestion interventionniste (Burger *et al.*, 2003 ; Aerts *et al.*, 1996 ; Kahlert *et al.*, 1996 ; Vickery, 1994), aménagement portuaire (Cox, 2003)...

Dans le contexte des changements globaux, la modification des régimes de submersibilité et de salinité est également susceptible d'impacter les marais maritimes (Simas, 2001 ; Allen & Duffy, 1998). L'évolution spécifique et structurelle des communautés végétales estuariennes influence directement les possibilités d'alimentation, de repos et de nidification de l'avifaune.

La mise en œuvre d'études sur l'évolution de l'avifaune et de la végétation d'un site peut permettre d'apporter des éléments nécessaires à la compréhension de variations d'effectifs et sur les potentialités d'accueil des populations d'oiseaux. La cartographie de la végétation peut constituer un excellent outil permettant de spatialiser l'état initial des habitats naturels et semi-naturels, d'une part, et des populations d'oiseaux, d'autre part. Dans le cadre d'une étude diachronique des espaces protégés, la cartographie permet d'évaluer qualitativement et quantitativement les changements spatio-temporels, à condition de disposer de jeux de données comparables.

L'objectif de cet article est de présenter la démarche méthodologique liée à cartographie de la végétation d'un site.

Présentation méthodologique de la cartographie de la végétation

L'objet d'étude de la cartographie de la végétation d'un territoire est l'association végétale voire l'habitat naturel ou semi-naturel.

La méthode proposée se décompose en trois étapes successives.

Inventaire de terrain associé à la photo-interprétation

La première phase permet d'obtenir une idée générale de la végétation et d'élaborer la typologie des habitats cartographiables.

La typologie des habitats est fondée sur une phase de terrain consistant en la réalisation de relevés phytosociologiques, selon la méthodologie de la phytosociologie sigmatiste (Géhu, 1986 ; Géhu & Rivas-Martinez, 1981). Pour chaque relevé géoréférencé et effectué sur une aire de végétation homogène d'un point de vue physiognomique, floristique, et écologique, les paramètres suivants sont notés : surface étudiée, pourcentage de recouvrement total de la végétation (*figure 9*), liste des espèces et coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité de Braun-Blanquet, hauteur et stratification de la végétation...).

Dans un deuxième temps, les grands ensembles sont identifiés par photo-interprétation pour faciliter le contourage ultérieur des polygones (photo-identification sur SIG), en utilisant la signature colorée des différents habitats lorsque cela est possible. La réalisation de relevés phytosociologiques géoréférencés au sein de chaque grand ensemble identifié permet de confirmer et d'affiner la typologie des habitats.

La carte est dressée au 1 : 300 ou 1 : 5 000 en fonction des objectifs et de la superficie du site. L'échelle du 1 : 5 000 est souvent la plus appropriée pour le croisement de la cartographie de végétation avec d'autres couches d'informations : reprosoirs, zones alimentaires, reproduction...

Une typologie détaillée (associations végétales, espèces caractéristiques, facteurs écologiques...) et illustrée de photographies, permet de constituer un catalogue des unités de végétation, en indiquant les correspondances avec les systèmes européens de classification des habitats (EUNIS,

EUR 27). Des éléments complémentaires pour chaque type d'habitat (surface occupée, localisation, fonctionnalité pour l'avifaune...) peuvent être intégrés.

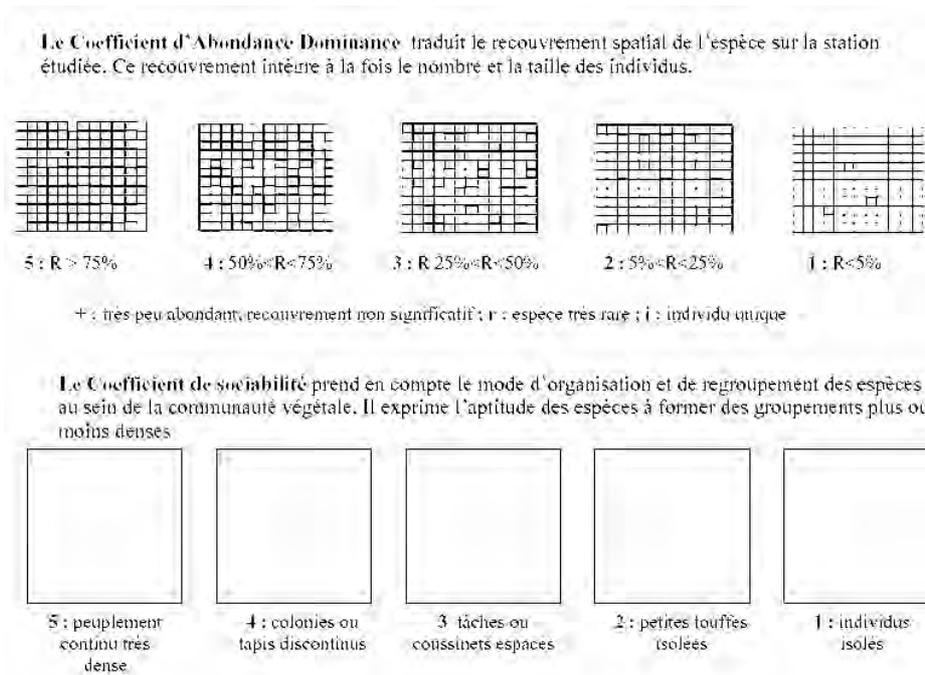


Figure 9 : échelles des coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité (d'après Braun-Blanquet, 1932)

Intégration des données au sein d'un SIG

L'identification des polygones sur le terrain s'effectue par photo-interprétation en utilisant des orthophotographies récentes. Lorsqu'elles sont disponibles, des photographies à basse altitude peuvent également apporter des compléments intéressants pour la délimitation spatiale de certains habitats, ou pour les mosaïques d'habitats.

Les données sont saisies dans une table attributaire reprenant pour chaque entité spatiale (polygone) des attributs tels que le type d'habitat, la hauteur moyenne de la végétation... Plus l'échelle de numérisation est fine, plus la précision du travail doit être importante.

Analyse fonctionnelle et restitution cartographique de l'information

Dans un troisième temps, la cartographie de la végétation peut constituer une base pour étudier le rôle fonctionnel d'un marais maritime dans le maintien des populations d'oiseaux hivernantes et/ou nicheuses. La cartographie produite peut être intégrée à une approche fondée sur le renseignement de différents critères choisis en fonction de l'espèce ou du groupe d'espèces visés ainsi que des fonctionnalités du marais à étudier (alimentation, nidification, refuge, reposoir...). La mise en place de suivis complémentaires peut s'avérer indispensable.

S'il s'agit, par exemple, d'étudier la ressource alimentaire présente dans des prés-salés pour des anatidés herbivores, des calculs de la biomasse disponible peuvent être réalisés *in-situ* et être confrontés aux besoins énergétiques des espèces étudiées.

Dans le cadre d'une approche fonctionnelle, il est également souhaitable de prendre en compte les autres groupes taxonomiques pour lesquels les marais maritimes revêtent une importance dans tout ou partie de leur cycle biologique (ichtyofaune, entomofaune...), ainsi que les habitats présents en périphérie du marais ou à l'échelle du bassin versant.

Cette double approche peut permettre d'évaluer les potentialités écologiques d'un marais maritime par rapport à une espèce ou un groupe d'espèces et revêt un aspect prédictif, en intégrant les orientations ou les scénarii de gestion du site (non-intervention, fauche, pâturage, restauration écologique, lutte contre des espèces envahissantes...) et l'évolution supposée de la végétation.

Les exemples des baies de l'Aiguillon et de Saint-Brieuc

L'exemple de la gestion des mizottes en baie de l'Aiguillon pour favoriser l'accueil hivernal des anatidés herbivores

La réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon a conduit des opérations expérimentales de fauche et de pâturage sur les mizottes (nom local désignant les prés-salés) destinées à favoriser le développement de la Puccinellie maritime, espèce consommée par les anatidés herbivores hivernant sur le site (Meunier & Joyeux, 2003). Des comptages ont été réalisés et les différents groupes d'oiseaux ont été localisés précisément sur les mizottes. Ces données ont ensuite été superposées à la cartographie de végétation. Cette analyse a permis de montrer que les Oies cendrées *Anser anser* répondaient positivement aux opérations de gestion et fréquentaient les sites fauchés ou

pâturés pour s'alimenter durant l'hiver (*figure 10*). La juxtaposition des données sur l'avifaune et la végétation présente localement un aspect prédictif pour cette espèce au regard des différentes opérations de gestion conduites et/ou programmées. Des suivis de la végétation peuvent également être entrepris pour étudier l'impact de l'abrouissement par les anatidés herbivores sur les prés-salés.

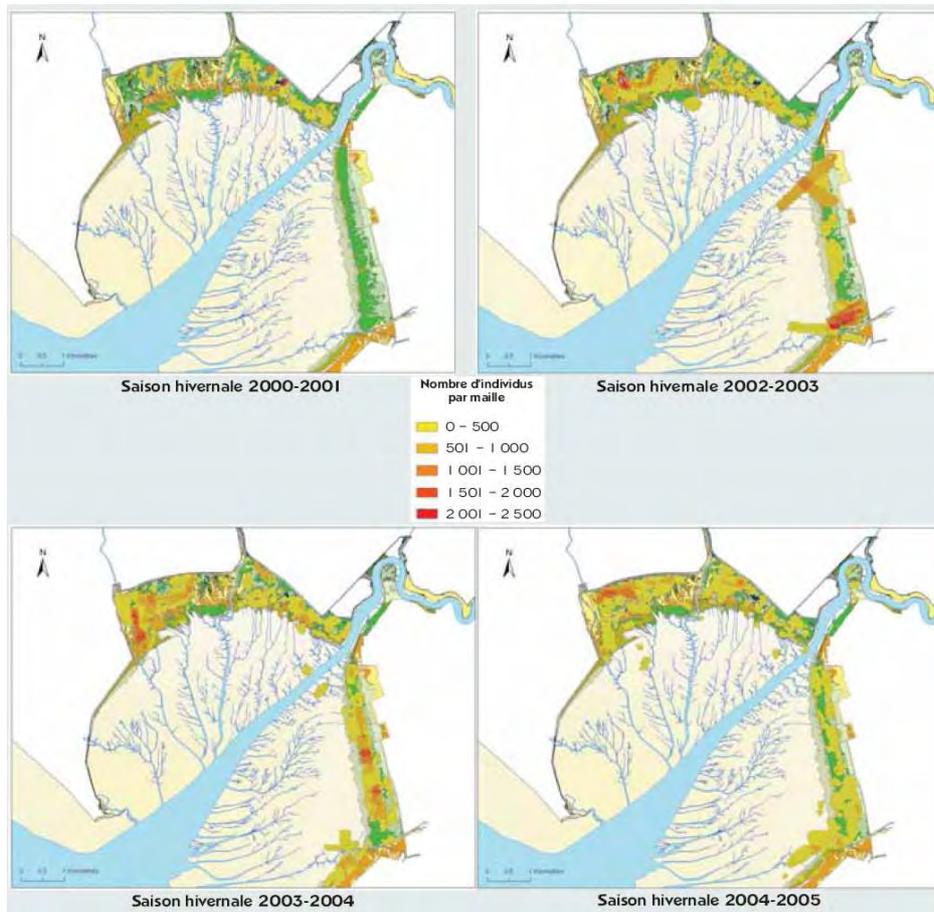


Figure 10 : répartition de la végétation et de son utilisation par l'Oie cendrée (Meunier & Joyeux , 2003)

Consommation d'Ulva armoricana et potentialités de substitution par les prés-salés: l'exemple de la Bernache cravant en Baie de Saint-Brieuc.

La réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, située sur le littoral nord de la Bretagne, est un site d'hivernage d'importance internationale pour la Bernache cravant à ventre sombre *Branta bernicla bernicla*, bien que les herbiers de zostères qui constituent sa nourriture préférée, soient totalement absents. Une étude du régime alimentaire de l'espèce a permis de mettre en évidence que les ulves *Ulva armoricana*, représentent 90 % de la nourriture ingérée localement par les Bernaches, soit près de 400 tonnes par hiver. Ces ulves sont par ailleurs responsables des spectaculaires marées vertes qui impactent très fortement la baie chaque été. La politique actuelle de résorption des excédents azotés arrivant en baie afin de lutter contre la prolifération estivale des ulves pourrait, à terme, réduire cette ressource alimentaire et amener les Bernaches à devoir trouver une nourriture de substitution. Dans la baie, celle-ci pourrait être une graminée poussant sur les prés-salés (*Puccinellia maritima*) ou les céréales d'hiver semées dans les champs bordant la baie (Ponsero *et al.*, 2009). Le Canard siffleur *Anas penelope*, se nourrissant également d'ulves en baie de Saint-Brieuc, est une autre espèce potentiellement affectée par une diminution du stock hivernal d'ulves.

La cartographie des prés-salés du fond de baie pourrait préciser les superficies potentielles pour l'alimentation des anatidés herbivores en baie de Saint-Brieuc, en répertoriant l'ensemble des habitats où la Puccinellie maritime est dominante. D'autres notions telle que le dérangement à proximité des sentiers susceptibles d'entraîner la non utilisation de zones *a priori* favorables, ou la présence de cultures de blé d'hiver seraient également à intégrer à la réflexion. Dans un second temps, il serait intéressant de modéliser la biomasse et la productivité en Puccinellie dans les prés-salés d'Yffiniac et de confronter les résultats aux besoins énergétiques des anatidés herbivores fréquentant le fond de baie de Saint-Brieuc.

Si la gestion des prés-salés permet d'optimiser l'accueil d'une espèce ou d'un groupe d'espèces particulier, il est cependant important de prendre en considération l'ensemble des enjeux et des groupes faunistique et floristique pour la gestion d'un marais maritime : habitats ou espèces floristiques à forte valeur patrimoniale, nourricerie des poissons, reproduction et alimentation des oiseaux, habitat pour l'entomofaune, rôle de protection des côtes, intérêt paysager...

Cartographie des espèces et des habitats

Application à la baie de Somme

Antoine MEIRLAND et Olivier CHABRERIE

Une première cartographie des espèces et des habitats végétaux de l'ensemble de la baie de Somme a été réalisée en 2006 dans le cadre du programme Picardie connaissance et exploitation du littoral (PICCEL) cofinancé par l'Union européenne (FEDER), la région Picardie et le département de la Somme. Le besoin d'une cartographie des espèces végétales a nécessité un ajustement du protocole de cartographie des habitats utilisé (Clair *et al.*, 2005). Une typologie des habitats est réalisée au préalable afin de disposer d'un inventaire des habitats phytosociologiques présents sur la zone d'étude. Des recherches bibliographiques ont également permis d'avoir une première typologie sur le site d'étude (Géhu, 1975 ; 1979). Les grands ensembles ont ensuite été tracés sur photographie aérienne dans un logiciel de SIG afin de faciliter le travail sur le terrain. Pendant la saison de développement optimal de la végétation, l'ensemble de la zone végétalisée a été parcouru et les zones de végétation homogènes ont été tracées sur photographie aérienne à une échelle du 1 : 5 000^e. Pour chaque zone tracée, un relevé de végétation a été réalisé. Le recouvrement est estimé sous forme de pourcentage. Dans le cas d'une végétation trop fragmentée, des relevés sont réalisés sous forme de mosaïques. Pour chaque relevé est précisé le recouvrement (en %) de chaque espèce, la proportion de sol nu, la hauteur de la végétation, la surface du relevé ainsi que l'habitat selon la typologie réalisée. Différentes informations concernant l'usage de la zone (pâturage, cheminement, chasse...) ou le descriptif de la zone (plateau, « gouille » [mares], « filandre » [fossés sinueux], zone en colonisation...) ont également été ajoutés.

Les résultats obtenus permettent :

- d'affiner la typologie des habitats grâce à un nombre très important de relevés,
- de disposer d'une carte des habitats végétaux,
- de disposer d'une carte des espèces végétales.

À titre d'exemple, considérons la thématique du pâturage en baie de Somme. Les lots de pâturage de l'État définis dans le cadre de l'autorisation d'occupation temporaire (AOT) du domaine public maritime (DPM) ont été définis sur les bases suivantes :

- les lots doivent être facilement repérables sur le terrain,
- ils ne doivent pas se prolonger sur des zones en colonisation (habitats à Spartine, à salicornes de bas niveaux et à Aster-Soude),
- ils ne doivent pas s'étendre sur des zones de plus de 60% d'Obione (*Halimione portulacoides*),
- les zones de Chiendent (*Elymus athericus*) sont incluses dans les surfaces des lots de pâturage (et donc dans l'estimation du troupeau pouvant y paître) dans la mesure où ils sont l'objet d'une stratégie de reconquête de la part de l'éleveur.

Pour chaque lot de pâturage dont les limites ont été repérées à l'aide d'amers, la cartographie de la végétation a permis de calculer la surface entière du lot ainsi que la surface pâturable du lot (c'est-à-dire la surface du lot complet sans les surfaces de filandres, de mares de chasse, de zones de colonisation et de zones d'Obione à plus de 60 %). Au sein de ces zones pâturables, les zones de plus de 75 % et de plus de 50 % de Chiendent ont été signalées aux différents éleveurs concernés afin qu'ils puissent adapter leur stratégie de pâturage de la zone à une reconquête de ces espaces (à l'aide de parcs de contention, de fauches, ou de passages répétés).

Ce type d'analyse a été réalisé sur différentes thématiques liées aux végétaux en baie de Somme : travaux sur la Spartine, travaux pour l'entretien de la concession d'exploitation de salicornes, évaluation des biomasses exploitables de végétaux marins, suivi de dynamique de certaines zones particulières...

Mesurer la pression de pâturage sur les prés-salés

Patrick TRIPLET

Pour quelle utilisation ?

Les herbues assurent les fonctions suivantes :

- reposoir de marée haute pour les limicoles,
- gagnage nocturne pour le Canard siffleur, la Sarcelle d'hiver, voire pour le Canard colvert,
- gagnage diurne pour la Bernache cravant, le Canard siffleur, en particulier lors des vagues de froid,
- gagnage et reposoir pour le Tadorne de Belon,
- site de reproduction, dans les parties les plus hautes, pour de nombreuses espèces, parfois de manière occasionnelle (Sarcelle d'été), parfois plus régulièrement (Caille des blés, Pitpit farlouse).

Le pâturage doit permettre de maintenir ces fonctions essentielles de préservation de la biodiversité animale, tout en sauvegardant la biodiversité végétale et le fonctionnement des peuplements végétaux. La connaissance de son impact constitue un élément fondamental préalable à toute mesure de gestion dans un espace protégé.

Ce protocole vise donc à :

- déterminer la composition et l'évolution des peuplements phytocœnotiques en fonction de l'absence ou de la présence de pâturage et dans ce dernier cas, déterminer le rôle de la pression de pâturage sur ces mêmes peuplements,
- déterminer la production végétale par grands types de milieux et selon les différentes pressions de pâturage,
- ajuster la répartition géographique de la pression de pâturage en fonction des résultats précédents, de telle sorte que le pâturage constitue un élément de gestion patrimoniale et non un facteur d'appauvrissement,
- déterminer les quantités de végétaux à laisser pour le pâturage des canards et oies,
- suivre les zones préalablement fauchées avant la mise en pâturage (restauration).

En baie du Mont-Saint-Michel, la hauteur de la végétation, la densité du tapis végétal, la présence d'inflorescences et de fructification ainsi que le recouvrement de la surface de l'herbu par le Glaux maritime (Mainguin, 2002) ont semblé constituer les paramètres les plus pertinents quant à l'évaluation de l'intensité du pâturage sur de grandes surfaces, non délimitées par des clôtures. Cette méthode vient donc en complément de celle, plus classique, de détermination du nombre d'UGB/ha.

Comment procéder ?

Choix des parcelles

Différents types de milieux sont sélectionnés en raison de leur rôle dans le pâturage ou à l'inverse de l'importance du pâturage dans leur maintien ou leur régression. Par exemple :

- prairie halophile de schorre moyen et inférieur à *Puccinellia maritima*,
- pré-salé de moyen schorre à Obione faux-pourpier,
- prairie à Plantain maritime et Lilas de mer,
- prairie à Fétuque littorale,
- végétation à Élyme piquant.

Il peut être mis en place trois stations de suivi, de préférence avec une pression de pâturage différente, sur chacun de ces habitats. Sur le terrain, chaque station doit être repérée au GPS et matérialisée au sol par un pieu enfoncé profondément.

Composition floristique

La composition floristique est établie sur des surfaces rondes de 10 m de rayon dont le centre est le piquet. Sont déterminés :

- la liste des espèces présentes dans le quadrat,
- le pourcentage de recouvrement de chaque espèce.

Hauteur

Deux mesures sont possibles :

- la hauteur est mesurée le long d'un diamètre du quadrat suivant, par exemple, un axe nord-sud, sur un point tous les mètres, en prenant soin de noter l'espèce végétale au point de mesure,
- un quadrat de 40 x 40 cm est posé sur la végétation. La hauteur est mesurée au centre du quadrat.

Quatre relevés sont pris par station (une station est déterminée par un piquet). Les quadrats se situent à 5 mètres des piquets en suivant les points cardinaux. Le premier relevé de hauteur de végétation est accompagné d'un recensement des espèces présentes sur des superficies de 40 cm² et d'une évaluation du pourcentage de recouvrement de chaque espèce.

La végétation est dite rase quand elle est inférieure à 5 centimètres (note 0), puis de plus en plus haute, 5 à 30 centimètres (1), supérieure à 30 centimètres (2).

Le pâturage est intensif lorsqu'il provoque une diminution de la densité de végétation au sol. Lorsque le piétinement est important, le passage des animaux sur le pré-salé peut provoquer l'apparition de plages dénudées de sol :

- tapis végétal peu dense : 0,
- tapis végétal moyennement dense : 1,
- tapis végétal dense : 2.

L'absence d'inflorescences et de fructifications implique que la végétation se renouvelle végétativement :

- moins de 2 inflorescences / m² : 0,
- entre 3 et 10 /m² : 1,
- plus de 10 /m² : 2.

Production

Elle repose sur une coupe de l'herbe à 2 centimètres du sol sur quatre placettes de 0,25 m² (0,5 x 0,5) au mois de mars puis sur ces mêmes placettes et sur une placette contiguë non étudiée au préalable de mai à octobre le long d'un diamètre suivant un axe est-ouest. Les végétaux prélevés doivent être mis en sacs plastiques et acheminés en laboratoire afin d'être séchés (généralement 48 heures à 60°C, jusqu'à stabilisation de la masse) et pesés. Les résultats sont fournis en masse de matière sèche produite par m². Après le premier mois de coupe, les prélèvements sont réalisés sur les placettes coupées le mois précédent et sur des placettes contiguës afin de déterminer si la production est plus élevée sur des zones exploitées (fauche induite par l'expérimentation ou pâturage) ou non exploitées.

Pression de pâturage

Elle est déterminée sur les surfaces d'échantillonnage par le pourcentage de la surface broutée par rapport à la surface observée auquel on

affecte un coefficient en fonction de la hauteur de la végétation réellement broutée :

- 0 pas brouté,
- 1 peu brouté,
- 2 intensément.

Pour l'étude de la pression de pâturage, l'utilisation des maxima instantanés semble être la méthode la plus adaptée.

Selon Mainguin (2002), une pression instantanée de 1,3 UGB/h est obtenue suivant l'équation reposant sur cinq brebis suitées :

$$5 \text{ brebis à } 0,15 \text{ UGB} + 1,2 \text{ (nombre moyen d'agneaux par brebis)} \times 5 \times 0,07 \text{ (équivalent agneau en UGB)} = 1,254 \text{ UGB/ha}$$

Guillon (1980) constate que les zones très pâturées ne contiennent pas d'Obione, tandis que les zones avec un pâturage de faible importance abritent des taches de cette espèce. La régression est marquée à partir de 2 brebis par ha. À trois brebis/ha, l'Obione disparaît. Le chargement acceptable est de 5 à 10 brebis / ha sur les prairies à Puccinellie.

Matériel

- ciseaux,
- sacs plastiques,
- piquets,
- GPS,
- étuve,
- four à calcination,
- balance électronique.

Période et fréquence

Analyse mensuelle au cours de la période de croissance de la végétation.

Types de données recueillies

Tableau de synthèse des notes chiffrées

station	1	2	3
hauteur de la végétation			
densité du tapis végétal			
inflorescences et fructifications			
recouvrement d'une espèce			
total			

Si note inférieure à 3 : pression de pâturage forte

Si note comprise entre 4 et 7 ; pression de pâturage moyenne

Si note supérieure à 7 : pression de pâturage faible

Interprétation des résultats

Les comparaisons entre les échantillons (sites, habitats, quadrats, mois) sont réalisées au moyen de tests non paramétriques.

	composition floristique (liste espèces et % de recouvrement)	hauteur (tous les m)	Production	pression de pâturage
prairie halophile de schorre moyen et inférieur à <i>Puccinellia maritima</i>	St 1 St 2 St 3		4 prélèvements analysés par saison et par station 60 placettes / 150 prélèvements	
pré-salé de moyen schorre à Obione faux-pourpier	St 1 St 2 St 3			
prairie à Plantain maritime et Lilas de mer	St 1 St 2 St 3			
prairie à Fétuque littorale	St 1 St 2 St 3			
végétation à Élyme piquant	St 1 St 2 St 3			

Références bibliographiques

- ADAM P. (1990) *Saltmarsh Ecology*. Cambridge University Pres., Cambridge (Royaume-Uni), 461 p.
- ADNIT C., BREW D., COTTLE R., HARDWICK M., JOHN S., LEGGET D., McNULTY S., MEAKINS N. & STANILAND R. (2005) *Saltmarsh Management Manual*. DEFRA, Royal Haskoning, Environment Agency, Bristol (Royaume Uni), 123 p.
- AERTS B. A., ESSELINK P. & HELDER G. J. F. (1996) Habitat selection and diet composition of greylag geese and barnacle geese during fall and spring statging in relation to management in the tidal marshes of Dollard. *Okologie U. Naturshutz*, 5: 65-75.
- ALLEN J. R. L. & DUFFY M. J. (1998) Medium-term sedimentation on high intertidal mudflats and salt marshes in the Severn Estuary, SW Britain: the role of wind and tide. *Marine Geology*, 150:1-27.
- ALLEN J. R. L. (2000) Morphodynamics of Holocene saltmarsh: a review of sketch from the Atlantic and Southern North Sea coast of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 19: 1155-1231.
- ANDERSEN T.J., SVINTH S. & PEJRUP M. (2011) Temporal variation of accumulation rates on a natural salt marsh in the 20th century – The impact of sea level rise and increased inundation frequency. *Marine Geology*, 279: 178-180.
- ANDRESEN H., BAKKER J. P., BRONGERS M., HEYDEMANN B. & IRMLER U. (1990) Long-term changes of salt marsh communities by cattle grazing. *Vegetatio*, 89: 137-148.
- ANRAS L. & MIOSEC G. (2006) *Les prés-salés du littoral Atlantique - Manche*. Forum des marais atlantiques, Rochefort (France), 19 p.
- AUBY I. (1991) *Contribution à l'étude des herbiers de Zostera noltii dans le bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée*. Volume I. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I, Bordeaux (France), 357 p.
- BAKKER J. P. & DE VRIES Y. (1992) Germination and establishment of lower salt marsh species in grazed and mown saltmarsh. *Journal of Vegetation Science*, 3: 247-252.
- BAKKER J. P. (ed.) (1989) *Nature management by grazing and cutting*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Pays-Bas), 416 p.
- BAKKER J. P. (1985) The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio*, 62: 391-398.
- BAKKER J. P., ESSELINK P., VAN DER WAL R., DIJKEMA K. S. (1997) Options for restoration and management of coastal salt marshes in Europe. in URBANSKA K. M., WEBB N. R., EDWARDS P. J. (eds.) *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge (Royaume-Uni),: 286-322.
- BARDAT J., BIORET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GEHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G. & TOUFFET J. (2011) http://habitats-naturels.fr/prodrome/prod_index.htm. Consultation du 7 novembre 2011.

- BEEFTINK W. G. (1977) The coastal salt marshes of Western and Northern Europe: an ecological and phytosociological approach. *in* CHAPMAN V. J. (ed.) *Wet coastal ecosystems*. Elsevier, Amsterdam (Pays-Bas),: 109-155.
- BENSETTITI F., BIRET F., ROLAND J. & LACOSTE J.-P. (éds.) (2004) « *Cahiers d'habitats* » *Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire*. t. II, *Habitats côtiers*. MEDD/MAAPAR/MNHN, La Documentation française, Paris (France), 399 p. + cédérom.
- BERTNESS M. D. & ELLISON A. M. (1987) Determinants of pattern in a New-England and salt marsh plant community. *Ecological Monographs*, 57: 129-147.
- BIRET F. & GLEMAREC E. (2010) *Évaluation des changements phytocoenotiques des vases salées du Finistère*. Colloque international, centenaire de la Phytosociologie, Brest, 3 au 5 novembre 2010.
<http://www.cbnbrest.fr/site/html/colloque/colloque.html>
- BIRET F. & GOURMELON F. (2004) Cartographie dynamique de la végétation terrestre des îlots marins en réserve naturelle. *Braun-Blanquetia*, 37 : 31 p.
- BIRET F., FICHAUT B. & GOURMELON F. (1995) Cartographie de la végétation de la partie terrestre de l'archipel de Molène (Réserve de Biosphère de la mer d'Iroise). *In, Colloques Phytosociologiques, 24, International Association for Vegetation Science Symposium, « Large area vegetation survey »*, Bailleul, septembre 1994 : 169-187.
- BOESCH D. F. & TURNER R. E. (1984) Dependence of fishery species on saltmarshes: the role of food and refuge. *Estuaries*, 7: 460-468.
- BOS D. (2005) Utilisation of Wadden Sea salt marshes by geese in relation to livestock grazing. *Journal for Nature Conservation*, 13: 1-15.
- BOUCHARD V. (1996) *Production et devenir de la matière organique des halophytes dans un marais salé européen en système macrotidal (baie du Mont-Saint Michel)*. Thèse de doctorat, université de Rennes 1. Rennes (France), 202 p.
- BOUCHARD V. & LEFEUVRE J.-C. (2000). Primary production and macro-detritus dynamics in a European saltmarsh: carbon and nitrogen budgets. *Aquatic Botany*, 67: 23-42.
- BOUCHARD V., TESSIER M., DIGAIRE F., VIVIER J.-P., VALERY L., GLOAGUEN J.-C. & LEFEUVRE J.-C. (2003) Sheep grazing as management tool in Western European saltmarshes. *Comptes Rendus Biologies*, 326: 148-157.
- BOUVET A. (2010). *Suivi de la végétation intertidale des baies de Somme et d'Authie : étude de l'effet de pâturage*. GEMEL/Université de Picardie Jules Verne, Saint-Valery-sur-Somme (France), 55 p.
- BRAUN-BLANQUET J. (1928) *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Berlin (Allemagne), 330 p.
- BRAUN-BLANQUET J. (1932) *Plant sociology : The study of plant communities. (English language reprint 1966)*. MacGraw-Hill, New-York, USA.
- BUCKERIDGE K. M. & JEFFERIES R. L. (2007) Vegetation loss alters soil nitrogen dynamics in an Arctic salt marsh. *Journal of Ecology*, 95: 283-293.
- BURGER J., SHISLER J. & LESSER F.H. (2003) Avian utilisation on six saltmarshes in New Jersey. *Biological Conservation*, 23: 187-212.
- CABIOCH J., FLOCH J.-Y. & TOQUIN L. (1992) *Guide des algues des mers d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lausanne (Suisse), 231 p.

- CARDONI D.A., ISACCH J.P., FANJUL M.E., ESCAPA M. & IRIBARNE O.O. (2011) Relationship between anthropogenic sewage discharge, marsh structure and bird assemblages in an SW Atlantic saltmarsh. *Marine Environmental Research*, 71: 122-130.
- CATTEAU E., DUHAMEL F., BALIGA M.-F., BASSO F., BEDOUET F., CORNIER T., MULLIE B., MORA F., TOUSSAINT B. & VALENTIN B. (2009) *Guide des végétations des zones humides de la Région Nord-Pas-de-Calais*. Centre régional de phytosociologie. Conservatoire botanique national de Bailleul, Bailleul (France), 630 p.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D. (1998) Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecological Applications*, 8: S104-S109.
- CLAIR M., GAUDILLAT V. & HERARD K. (2005) *Cartographie des habitats naturels et des espèces végétales appliquée aux sites terrestres du Réseau Natura 2000. Guide méthodologique*. Muséum national d'histoire naturelle. Fédération des conservatoires botaniques nationaux, 66 p.
- COLES S. M. (1979) Benthic populations on intertidal sediments and their role as precursors to saltmarsh development. In JEFFERIES P. L. & DAVY A. J. (eds.) *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell Scientific Publications Oxford (Royaume-Uni): 25-42.
- COX R. (2003) Long-term changes in salt marsh extent affected by channel deepening in a modified estuary. *Continental Shelf Research*, 23: 1833-1846.
- CROUVEZIER V. (1996) *Les moutons de prés salés de la baie du Mont-Saint-Michel, utilisation des marais salés et techniques d'exploitation*. DEA environnement, université Paris I, 63 p.
- DAISIE (2011) *European Invasive Alien Species Gateway, 2008. Spartina anglica*. www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=50432. Consultation du 3 avril 2011.
- DALIBARD V., (2007) *Atriplex longipes* Drejer : une protégée française plus méconnue que rare. E.R.I.C.A. *Bulletin de Botanique Armoricaine*, 20 : 3-10.
- DAVY A. J., BISHOP G. F. & COSTA C. S. B. (2001) *Salicornia* L. (*Salicornia pusilla* J. Woods, *S. ramosissima* J. Woods, *S. europaea* L., *S. obscura* P.W. Ball & Tutin, *S. nitens* P.W. Ball & Tutin, *S. fragilis* P.W. Ball & Tutin and *S. dolichostachya* Moss). *Journal of Ecology*, 89: 681-707.
- DELASSUS L. (2009) *Caractérisation des végétations de prés-salés de Basse-Normandie*. Caen (France), Conservatoire botanique national de Brest, 69 p.
- DEN HARTOG C. & HILY C. (1997) Les herbiers de zostères. In DAUVIN J.-C. (éd.) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes atlantiques, Manche et mer du Nord. Synthèse, menaces et perspectives*. MNHN, Paris (France): 140-144.
- DUPONT J.-P. (1981) *Relations entre bios et phénomènes sédimentaires intertidaux : le modèle de la baie de Somme*. Thèse de doctorat de l'université de Rouen-Haute Normandie, Rouen (France), 310 p.
- DURANT D. (2003) *Conséquences du pâturage ovin et du broyage sur la végétation de la réserve de chasse maritime de la Baie du Mont-Saint-Michel*. ONCFS, CEBS, 21 p

- DUVAL J. & LINDER R. (1972) La productivité primaire des grandes formations halophiles en baie de Canche. *Bulletin de la Société botanique du Nord de la France*, 25 : 55-62.
- DYER R. K. (1997) *Estuaries. A physical introduction*. 2^e édition, Wiley, Londres (Royaume-Uni), 195 p.
- ELKAÏM B. & RYBARCZYCK H. (2000) Structure du peuplement des invertébrés des zones halophiles de la Baie de Somme. *Cahiers de Biologie Marine*, 41 : 295-311.
- ESSELINK P. (1999) The impact of grubbing by Greylag Geese (*Anser anser*) on the vegetation dynamics of a tidal marsh. *Aquatic Botany*, 55: 261-279.
- FOUILLET P. (1986) *Évolution des peuplements d'arthropodes des schorres de la baie du Mont-Saint-Michel : influence du pâturage ovin et conséquences de son abandon*. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes 1, Rennes (France), 330 p.
- GÉHU J.-M. (1975) Données sur la végétation des prés-salés de la baie de Somme. *Colloques Phytosociologiques*, 4 : 197-225.
- GÉHU J.-M. (1978) Les phytocénoses endémiques des côtes françaises occidentales. *Bulletin de la Société botanique de France*, 125 : 199-208.
- GÉHU J.-M. (1979) *Étude phytocoenotique, analytique et globale de l'ensemble des vases et prés salés et saumâtres de la façade atlantique française*. Rapport de synthèse. Ministère de l'Environnement et du Cadre de vie, Bailleul, 514 p.
- GÉHU J.-M. (1986) Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Inf. Bot. Ital.*, 18 : 53-83.
- GÉHU J.-M. (1989) Les salicornes annuelles d'Europe : système taxonomique et essai de clé de détermination. *Colloques phytosociologiques*, 18 : 227-240.
- GÉHU J. M. & MESLIN R. (1968) Sur la répartition et l'écologie d'*Halimione pedunculata* (L.) Aell. (Dicotyledoneae, Chenopodiaceae) en France. *Bulletin du Laboratoire Maritime de Dinard*, 1 : 116-136.
- GÉHU J.-M. & GÉHU-FRANCK J. (1979) *Étude phytocoenotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés-salés et saumâtres de la façade atlantique française*. Ministère de l'Environnement et du Cadre de vie, convention de recherche n°77-29, Bailleul (France), 514 p.
- GÉHU J.-M. & RIVAS-MARTINEZ S. (1981) Notions fondamentales de phytosociologie. In DIERSCHKE H. (ed.) *Syntaxonomie. Berichte der Internationalen Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde* (Rinteln, 1980). Ed. J. Crame, Vaduz: 5-33
- GRAY A. J. (1992a) Saltmarshes plant ecology: zonation and succession revisited. In ALLEN J. R. L., PYE K. (eds.) *Saltmarshes: Morphodynamics, conservation and engineering significance*. Cambridge University Press, Cambridge (Royaume-Uni): 63-79.
- GRAY A. J. (ed.) (1992b) *The ecological impact of estuarine barrages*. Field Studies Council, Shrewsbury (Royaume-Uni), 43 p.
- GRAY A. J., WARMAN E. A., CLARKE R. T., JOHNSON P. J. (1995) The niche of *Spartina anglica* on a changing coastline. *Coastal Zone Topics: Process Ecology and Management*, 1: 29-34.

- GREGORY SHRIVER W. (2004) Landscape context influences salt marsh bird diversity and area requirements in New England. *Biological Conservation*, 119: 545-553.
- GROENENDIJK A. M. (1984) Primary production of four dominant saltmarsh angiosperm in the SW Netherlands. *Vegetatio*, 57: 143-152
- GROENENDIJK A. M. (1986) Establishment of a *Spartina anglica* population on a tidal mudflat: a field experiment. *Journal of Environmental Management*, 22: 1-12.
- GULLON L.-M. (1980) *Les moutons de prés salés en baie du Mont-Saint-Michel*. Université de Rennes, Rennes, 121 p.
- HANDA I. T. & JEFFERIES R. L. (2000) Assisted revegetation trials in degraded saltmarshes. *Journal of Applied Ecology*, 37: 944-958.
- HOFMANN T. A. et MASON C. F. (2006) Importance of management on the distribution and abundance of Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) on coastal grazing marshes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114: 397-406.
- HUBBARD J. C. E. (1969) Light in relation to tidal immersion and the growth of *Spartina townsendii* (s.l.). *Journal of Ecology*, 57: 795-804.
- JENSEN A. (1985) The effect of cattle and sheep grazing on saltmarsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio*, 60 : 37-48.
- JOYEUX E. (2001) Les prés-salés de la baie de l'Aiguillon - intérêt et enjeux. In DREVES L. & CHAUSSEPIED M. (éd.) *La restauration des écosystèmes côtiers*, IFREMER, Brest (France) : 143-152.
- KADEREIT G., BALL P., BEER S., MUCINA L., SOKOLOFF D., TEEGE P., YAPRAK A.E., FREITAG H. (2007) A taxonomic nightmare comes true: Phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*). *Taxon*, 56: 1143-2007.
- KAHLERT J., FOX A.D. & ETTRUP H., (1996) Nocturnal feeding in moulting Graylag geese *Anser anser*. An antipredator response. *Ardea*, 84: 15-22.
- KIEHL K., EISCHEID I., GETTNER S. & WALTER J. (1996) Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. *Journal of Vegetation Science*, 7: 99-106.
- LAFAILLE P. (2000) Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biological Conservation*, 96: 271-277.
- LAFAILLE P., FEUNTEUN E. & LEFEUVRE J.-C. (2000a) Composition of fish communities in a european macrotidal salt marsh (the Mont-Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 429-438.
- LAFAILLE P., LEFEUVRE J.-C. & FEUNTEUN E. (2000b) Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal saltmarshes. *Biological Conservation*, 96: 271-277.
- LAFAILLE P., PÉTILLON J., PARLIER E., VALÉRY L., YSNEL F., RADUREAU A., FEUNTEUN E. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65: 739-746.
- LAHONDERE C. (1997). Initiation à la phytosociologie sigmatiste. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, nouvelle série, numéro spécial*, 16 : 1-47.

- LAHONDERE C. (2004) Les salicornes s.l. (*Salicornia* L., *Sarcocornia* A. J. Scott et *Arthrocnemum* Moq.) sur les côtes françaises. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, nouvelle série, 24 : 1-122.
- LAMBINON J. & VANDERPOORTEN A. (2007) Les salicornes (*Salicornia* s.l.) groupe taxonomique emblème de la flore des sols salés et de sa complexité. *Bulletin de la Société linnéenne Nord-Picardie*, 25 : 11-17.
- LANGLOIS E., BONIS A. & BOUZILLE J. B. (2003) Sediment and plant dynamics in saltmarshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 239-249.
- LEFEUVRE J.-C. (1993) *Comparative studies on saltmarsh processes*, Commission of the European Community, ECC contract n°EV4V-0172.
- LEFEUVRE J.-C. (ed.) (1996) *Effect of environmental change on European saltmarshes*. EEC contract No EV5V-CT92-0098. Rapport final volume 1-5. Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, Université de Rennes 1, Rennes (France).
- LEFEUVRE J.-C. (2005) La baie du Mont-Saint-Michel, un cas d'école. Fonctionnalité écologique des milieux naturels. *Espaces naturels*, 11 : 30-31.
- LEFEUVRE J.-C., BOUCHARD V., FEUNTEUN E., GRARE S., LAFFAILLE P. & RADUREAU A. (2000) European saltmarshes diversity and functioning: the case study of the Mont-Saint-Michel bay, France. *Wetland Ecology and Management*, 8: 147-161.
- LEONARD L. A. (1997) Controls on sediment transport and deposition in an incised mainland marsh basin, southeastern North Carolina. *Wetlands*, 17: 263-274.
- LEONARD L. A., WREN P. A. & BEAVERS R. L. (2002) Flow dynamics and sedimentation in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* marshes of the Chesapeake bay. *Wetlands*, 22: 415-424.
- LITTLE C. (2009) *The biology of soft shore and estuaries*. Oxford (Royaume-Uni), Oxford University Press, 252 p.
- LONG S. P. & MASON C. F. (1983) *Saltmarsh Ecology*. Blackie, Glasgow (Royaume Uni), 161p.
- MAINGUIN G. (2002) *Vers une gestion intégrée des prés salés de la baie du Mont-Saint-Michel*. ULP, DIREN Basse-Normandie, 67 p. + annexes.
- MARION C. (2007) *Processus de sédimentation fine en domaine estuarien macrotidal : approche trans-disciplinaire et multi-échelles ; application à l'estuaire de l'Authie, nord de la France*. Thèse de doctorat de l'université du Littoral Côte d'Opale, Dunkerque (France), 316 p.
- MEIRLAND A., LANGIN S. & WATTERLOT A. (sous presse). Nouvelles données sur la présence de l'Arroche stipitée (*Atriplex longipes* Drejer) sur le littoral Nord-Pas-de-Calais et Picardie. *Bulletin de la Société linnéenne Nord Picardie*, 28.
- MEUNIER F. & JOYEUX E. (2003) *Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon 2004-2008*. ONCFS / LPO, 164 p.
- MILSOM T. P., HART J. D., PARKIN W. K. & PEEL S. (2002) Management of coastal grazing marshes for breeding waders: the importance of surface topography and wetness. *Biological Conservation*, 103: 199-207.

- MNHN (2011). Muséum national d'Histoire naturelle. 2003-2011. *Inventaire national du Patrimoine naturel*, site Web : <http://inpn.mnhn.fr>, Consultation du 14 novembre 2011.
- MORGAN T. S. (1997) *The formation and dynamics of Pygospio elegans tubebeds in the Somme Bay, France*. Thèse de doctorat de l'université de Southampton. Southampton (Royaume-Uni), 246 p.
- MUDD S. M., FAGHERAZZI S., MORRIS J. T. & FURBISH D. J. (2004). Flow sedimentation, and biomass production on a vegetated saltmarsh in South Carolina: toward a predictive model of marsh morphologic and ecologic evolution. In FAGHERAZZI S., MARANI M., & BLUM L. K. (eds.) *The ecogeomorphology of tidal marshes*. 268 p.
- ODUM E. P. (1968) A research challenge; evaluating the productivity of coastal and estuarine water. *Proceedings of the second sea grant conference*. University of Rhodes Island, Kingston (Etats-Unis): 63-64.
- ONCFS (2007) La gestion des prés salés pour l'Oie cendré en baie de l'Aiguillon. Ou comment le suivi d'une espèce peut orienter la gestion d'un espace. *Faune sauvage*, 278 : 35-39.
- PARLIER E. (2006) *Approche quantitative de la fonction de nourricerie des systèmes estuaires-vasières. Cas du Bar européen (Dicentrarchus labrax, L. 1758 ; a.k.a. Morone labrax) dans cinq nourriceries du Ponant : estuaire de la Seine, estuaire de la Loire, baie du Mont-Saint-Michel, baie de Saint-Brieuc et baie de l'Aiguillon*. Thèse de doctorat de l'université de La Rochelle, La Rochelle (France), 282p.
- PETHICK J. S. (1992) Saltmarsh geomorphology. In ALLEN J. R. L., PYE K. (eds.) *Saltmarshes: Morphodynamics, conservation and engineering significance*. Cambridge University press, Cambridge (Royaume-Uni): 41-62.
- PÉTILLON J., YSNEL F., CANARD A. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations. *Biological Conservation*, 126: 103-117.
- PÉTILLON J., YSNEL F., CANARD A. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations. *Biological Conservation*, 126: 103-117.
- PONSERO A., LE MAO P., YÉSOU P., ALLAIN J. & VIDAL J. (2009) Qualité des écosystèmes et conservation du patrimoine naturel : le cas de l'eutrophisation littorale et l'hivernage de la Bernache cravant *Branta b. bernicla* en baie de Saint-Brieuc (France). *Revue d'écologie. (Terre Vie)*, 64 : 157-170.
- PREVOTEAUX B. & FOLGOAS G. (2010) *Évolution géomorphologique du littoral picard*. GEMEL /Institut polytechnique LaSalle Beauvais, Saint-Valery-sur-Somme (France), 124 p.
- PROVOST M. (1975) La végétation du Havre de Barneville (Manche - France). *Colloques Phytosociologiques*, 4 : 331-365.
- RANDERSON P. F. (1979) A simulation model of saltmarsh development and plant ecology. In KNIGHTS B. & PHILLIPS A. J. (eds.) *Estuarine and coastal land rec-*

- lamation and water storage. House Edition, Saxon Farnborough (Royaume-Uni): 48-67.
- RANWELL D. S. (1961) *Spartina* saltmarshes in Southern England. *Journal of Ecology*, 49: 325-340.
- RAUSS I. (2001) *Préservation du caractère maritime de la baie de Somme et son patrimoine environnemental. Étude d'impact sur l'environnement. État et dynamique des mollières. (France)*. STUCKY/Conseil général de la Somme/DDE de la Somme, direction des subdivisions Ouest, Nîmes (France), 45 p.
- RAUSS I. (2003) *Spartina anglica C.E. Hubbard (Poaceae), une espèce structurale et fonctionnelle de l'écosystème marais salé (baie des Veys, baie de Seine occidentale, Manche orientale)*. Thèse de doctorat de l'université de Rennes 1, Rennes (France), 182p.
- RAVEN P. H., EVERT R. F. & EICHHORN S. E. (2003) *Biologie Végétale*. 6^e éd., De Boeck, Paris (France), 968 p.
- REIMOLD R. J. (1975) Effects of grazing on a salt marsh. *Biological Conservation*, Volume 8,
- RICHARDS F. J. (1934) The saltmarshes of the Dovey Estuary. IV. The rates of vertical accretion, horizontal extension and scarp erosion. *Annals of Botany*, 48: 225-259.
- RICKLEFS E. & MILLER G. L. (2005) *Écologie*. Traduction de la 4^e édition américaine. New York (États-Unis), De Boeck, 858 p.
- ROOTH J., STEVENSON J. C. & CORNWALL J. C. (2003) Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: the role of litter. *Estuaries*, 26: 475-483.
- ROWCLIFFE J. M. (1998) Aggregative response of brent geese on salt marsh and their impact on plant community dynamics. *Oecologia*, 114: 417-426.
- SICOT M.-C. (2008) *Cartographie de la végétation de la Réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon*. RN baie de l'Aiguillon/ONCFS-LPO/Université de La Rochelle. (France), Sainte-Ragedonde-des-Noyers, 52 p.
- SIMAS T., NUNES J.P. & FERREIRA J.G. (2001) Effects of global climate change on coastal salt marshes. *Ecological Modelling*, 139: 1-15.
- STUMPF R. P. (1983) The process of sedimentation on the surface of a saltmarsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17: 495-508.
- SVENSSON C. J., HYNDES G. A. & LAVERY P. S. (2007). Food web analysis in two permanently open temperate estuaries: Consequences of saltmarsh loss? *Marine Environmental Research*, 64: 286-304.
- TEAL J. M. (1962). Energy flow in the saltmarsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, 43: 614-624.
- Tela Botanica (2011). http://www.tela-botanica.org/page:Menu_Phytosocio, consultation du 15 novembre 2011.
- TESSIER M., VIVIER J. P., OUIN A., GLOAGUEN J.-C. & AND LEFEUVRE J.-C. (2003) Vegetation dynamics and plant species interactions under grazed and ungrazed conditions in a western European salt marsh. *Acta Oecologica*, 24: 103-111.

- TEXIER J. (2009) *Suivi de l'impact des activités agricoles sur l'habitat des prés-salés de la baie de l'Aiguillon*. RN baie de l'Aiguillon/ONCFS-LPO/Université de La Rochelle (France), Sainte-Ragedonde-des-Noyers (France), 18 p.
- TOUSSAINT B. (1997) L'étude phytocoenotique appliquée au diagnostic, à l'évaluation et au suivi phytocoenotique d'un site littoral protégé : la Reserve naturelle de la baie de Somme (département de la Somme, France). *Colloques Phytosociologiques*, 27 : 1043-1069.
- TRIPLET P. & MEIRLAND A. (2008) Une expérience de contrôle de Spartine anglaise *Spartina anglica* en baie de Somme. *Æstuarina*, 13 : 125-133.
- TRIPLET P., FAGOT C., VAN IMBECK S., SOURNIA A. & SUEUR F. (2002) Rôle de la végétation dans l'utilisation de l'estran par les limicoles. *Alauda*, 70 : 445-449.
- TRIPLET P., DUCROTOY J.-P., BASTIDE J., MEIRLAND A. (2008) La Spartine anglaise dans le monde : une synthèse des connaissances. *Æstuarina*, 13 : 135-163.
- VALÉRY L. (2006) *Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive : le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation*. Thèse de doctorat de l'université de Rennes 1. Rennes (France), 276 p.
- VAN den BERGHEN C. (1964) La végétation terrestre du littoral de l'Europe occidentale. *Les Naturalistes Belges*, 45 : 198-219, 251-277, 299-337, 393-411.
- VERGER F. (2005) *Marais maritimes et estuaires du littoral français*. Belin, Paris (France), 335 p.
- VICKERY J. A. (1994) The management of grass pastures for brent geese. *J. Appl. Ecol.* 31: 282-290.
- VICKERY J. A. (1997) Managing coastal grazing marshes for breeding waders and over wintering geese: Is there a conflict? *Biological Conservation*, 79: 23-34.
- VIVIER J.-P. (1997) *Influence du pâturage sur la disponibilité de l'azote pour l'exportation dans un marais salé (baie du Mont-Saint-Michel)*. thèse de doctorat de l'université de Rennes 1. Rennes (France), 205 p.
- WIGGERSHAUS A. (1994). *Zur populationsbiologie von Aster tripolium*. thèse de doctorat de l'université de Kiel. Kiel (Allemagne), 123 p.

Chapitre IV : Canards, oies et bernaches

Principales caractéristiques biologiques en zone côtière Vincent SCHRICKE, Matthieu GUILLEMAIN, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	235
Étudier le comportement alimentaire Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	251
Déterminer le régime alimentaire Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	265
Déterminer les besoins énergétiques Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	269
Marquer individuellement les oies, bernaches et canards Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT	273

Principales caractéristiques biologiques en zone côtière

**Vincent SCHRICKE, Matthieu GUILLEMAIN,
Maud POISBLEAU, Daphné DURANT**

De toutes les espèces d'oiseaux fréquentant les zones côtières, les canards constituent le groupe le plus recherché, par les chasseurs et une partie des ornithologues. Si leurs habitats de prédilection ne se situent pas sur l'estran, fréquenté régulièrement par quelques espèces uniquement, tous les fréquentent temporairement au moment des mouvements soit migratoires soit liés à la recherche de nourriture. Toutes font activement l'objet d'observations ornithologiques ou d'activités cynégétiques. Ce n'est pas un hasard en effet si la chasse représente un usage ancien et bien implanté sur les zones côtières. Les canards y constituent les espèces chassables les plus prisées, ce qui a conduit, en France comme ailleurs, à la mise en place d'espaces de non chasse et d'études approfondies. Assez curieusement cependant, peu de ces études concernent spécifiquement le comportement des anatidés dans les espaces estuariens. Seules deux espèces sont assez bien étudiées, la Bernache cravant *Branta bernicla* et le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*, pour lesquelles les données collectées illustreront une partie de ce chapitre. Le Canard siffleur *Anas penelope* a également fait l'objet de quelques études, mais qui ne sont pas spécifiques aux milieux littoraux. Le Canard pilelet *Anas acuta* et la Sarcelle d'hiver *Anas crecca* fournissent enfin quelques éléments qui peuvent également être utilisés pour présenter le comportement global des anatidés dans les zones côtières. Les données relatives aux autres espèces sont rares, et il n'en existe à notre connaissance pas de synthèse.

Périodes de présence et cycle d'abondance

Les écosystèmes estuariens et littoraux répartis le long de la Manche et de l'océan Atlantique sont le lieu de stationnement de milliers d'anatidés, dont l'abondance numérique varie dans l'espace et dans le temps en fonction de leur cycle annuel spécifique. Parmi les espèces les plus inféodées à ces milieux figurent le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*, la Bernache cravant à ventre sombre *Branta b. bernicla* (espèces protégées), ainsi que le Canard

pilet *Anas acuta* (espèce chassable). D'autres espèces fréquentent régulièrement ces habitats, bien que n'étant pas spécialisées dans leur usage : le Canard colvert *Anas platyrhynchos*, la Sarcelle d'hiver *Anas crecca*, le Canard siffleur *Anas penelope*, le Canard souchet *Anas clypeata*, l'Oie cendrée *Anser a. anser* et le Cygne tuberculé *Cygnus olor*.

L'estran, constitué de la slikke (vasières intertidales, bancs de sable) et du schorre (appelé également prés-salés ou marais salés, localement herbus ou mizottes), est utilisé principalement par les anatidés lors de leurs déplacements migratoires à l'automne (migration postnuptiale), au printemps (migration pré-nuptiale) et pendant la période d'hivernage.

Les périodes d'intense activité migratoire sont relativement bien connues : en automne, le pic est observé en octobre et novembre chez la majorité des espèces, sauf chez la Sarcelle d'été *Anas querquedula* et le Canard souchet pour lesquels il se situe en août et septembre (Schricke *et al.*, 1992 ; Triplet & Trolliet, 1994). Au printemps le pic varie selon les espèces : ainsi, chez l'Oie cendrée, la migration peut démarrer à la mi-janvier, avec un pic en février, et se poursuivre jusqu'à la mi-avril (Fouquet *et al.*, 2009). La durée du transit migratoire est variable selon les espèces et les ressources alimentaires disponibles sur chaque site, les contraintes environnementales et les conditions météorologiques (Schricke, 1989). En hiver, les effectifs sont les plus élevés entre décembre et février. Ils sont parfois grossis, sur les zones les plus méridionales, par des oiseaux qui ne peuvent rester plus longtemps dans les zones nordiques en raison des conditions météorologiques devenant plus contraignantes (vagues de froid). Les oiseaux peuvent ainsi affluer sur certaines zones côtières par milliers d'individus qui s'avèreront très sensibles à l'existence ou non de réserves de chasse fonctionnelles ou de mesures de contrôle des activités (loisirs, chasse) leur permettant de remplir au moins en partie leurs besoins journaliers et de ne pas subir de pertes énergétiques trop importantes en raison de dérangements trop intenses.

L'estran est peu fréquenté en période de reproduction si ce n'est par le Tadorne de Belon, espèce dépendant étroitement du littoral, et de façon anecdotique par l'Eider à duvet *Somateria mollissima* et le Canard colvert (Schricke, 1995 ; Fouque *et al.*, 2005), voire, exceptionnellement par la Sarcelle d'été (Mouronval & Triplet, 1991). Les possibilités de nidification des anatidés sur ce type de milieux sont en effet limitées par deux facteurs principaux : les mouvements quotidiens des marées et la pression anthropique estivale (Fouque *et al.*, 2008). Les cas de reproduction ont donc uniquement lieu sur le haut estran colonisé par le Chiendent maritime *Elymus athericus*

ou par des espèces végétales de milieux doux (par exemple, Fétuque rouge *Festuca rubra*).

Le Tadorne de Belon abandonne partiellement les grands sites intertidaux au moment de la reproduction : les couples établissent plutôt leurs territoires alimentaires dans les petits estuaires et dans une large gamme de zones humides peu profondes, riches en invertébrés et présentant un paysage ouvert (lagunes côtières, marais salants, lagunages de stations d'épuration, bassins de décantation [Gélinaud, 1997 ; Rigaux, 2006]). Pour la nidification proprement dite, le Tadorne de Belon recherche d'autres types de milieux – dunes, îles et îlots, arbres creux – parfois éloignés des zones d'alimentation d'une distance pouvant atteindre jusqu'à 30 km (Leneveu & Debout, 1994).

Le Cygne tuberculé, espèce commune en France, peut être très abondant localement en période de mue estivale (pic de 2 000 individus dans le bassin d'Arcachon en juillet/août [Péré *et al.*, 2010]), phase importante du cycle biologique de chaque espèce et se déroulant généralement entre la période de reproduction et la migration postnuptiale. En effet, la période de mue est une phase critique du cycle annuel pendant laquelle les adultes (reproducteurs ou non) des deux sexes subissent une perte totale des plumes, et particulièrement des rémiges, se traduisant par une incapacité temporaire de voler pendant trois semaines à un mois. Ceci les expose à d'éventuels dangers s'ils ne trouvent pas sur leurs zones de mue de bonnes conditions de sécurité vis-à-vis des prédateurs et du dérangement. En outre, la mue entraîne une perte de poids et une grande dépense d'énergie pour la formation des nouvelles plumes, de sorte que l'oiseau doit trouver une alimentation riche pendant cette période. Ainsi, si l'une de ces conditions (sécurité et nourriture) vient à manquer sur le site de mue, les adultes le quittent pour aller souvent sur des zones très éloignées de leur zone de nidification, où ils se rassemblent par milliers d'individus. C'est notamment le cas bien connu du Tadorne de Belon, dont la plupart de la population du nord-ouest de l'Europe se concentre à ce moment dans la partie allemande de la mer des Wadden (Bauer & Glutz Von Blotzheim, 1968 ; Walmsley, 1987).

Enfin, lors de vagues de froid pouvant s'accompagner d'un gel prolongé, ces milieux littoraux soumis au cycle des marées sont des refuges climatiques d'importance majeure, par exemple, pour les canards siffleurs qui affluent par milliers en provenance de leurs quartiers d'hiver traditionnels (notamment Pays-Bas, Belgique et Angleterre). D'autres espèces indicatrices de vagues de froid peuvent également être observées pendant ces périodes : citons, par exemple, la Bernache nonnette (*Branta leucopsis*) ou

encore l'Oie rieuse (*Anser a. albifrons*). Certains sites sont ainsi reconnus pour leur rôle majeur de refuge pendant les vagues de froid (baie du Mont Saint-Michel et baie des Veys en particulier) (Schricke, 1985 et 1988, Schricke *et al.*, 1991). De tels afflux, en particulier d'espèces phytophages, sont dictés par une impossibilité de rester sur leurs zones traditionnelles d'hivernage en raison du gel et/ou de la neige qui rendent inaccessibles les zones d'alimentation. En effet, dans ce cas le facteur limitant les capacités de survie n'est pas le froid en tant que tel mais la disponibilité alimentaire. Le Canard siffleur et la Sarcelle d'hiver sont les espèces les plus sensibles à ces variations des conditions climatiques (Ridgill & Fox, 1990).

S'ils survivent, beaucoup de ces anatidés reviendront l'année suivante, voire plusieurs années successives, sur le site qui leur a été profitable au cours d'une vague de froid. Ce phénomène est connu sous le terme de rémanence migratoire (Saint-Gérand, 1981).

Utilisation des milieux

D'une manière générale, les exigences écologiques des anatidés hivernant ou en transit migratoire le long du littoral sont différentes selon les espèces, et peuvent se résumer de la façon suivante : les canards de surface ont besoin de milieux complémentaires à proximité les uns des autres pour satisfaire leurs activités sur un cycle de 24 heures. Les différents types de milieux (slikke, schorre, marais arrière-littoraux) constituent une « unité fonctionnelle » permettant aux canards de mener à bien leurs activités de confort (sommeil, toilette, nage) le jour sur de vastes zones dépourvues de végétation émergente (vasières, bancs sablo-vaseux) appelées remises, et, d'autre part, leurs activités alimentaires la nuit sur d'autres zones appelées gagnages (prés-salés, marais et prairies humides arrière-littorales) (Tamisier & Dehorter 1999). Ces gagnages nocturnes sont rarement au contact des remises diurnes et sont le plus souvent éloignés de quelques kilomètres à quelques dizaines de kilomètres.

La plupart des canards effectuent ainsi, deux fois par 24 heures, ce déplacement entre remises et gagnages aux heures crépusculaires, de sorte que le maximum de temps diurne est passé sur les remises et le maximum de temps nocturne sur les gagnages. Cependant, en début et en fin d'hivernage (époque des migrations), les canards ont des durées alimentaires qui excèdent la longueur des nuits (*e.g.* Arzel *et al.*, 2007). La recherche de nourriture commence sur les remises et les départs du soir vers les gagnages se font plus tôt. De même, les vols du retour le matin se font plus tard. Inversement, pendant les mois d'hiver quand les oiseaux ne préparent pas encore

la migration, ces vols ont lieu presque à la nuit noire. Sur les sites d'hivernage soumis au cycle tidal, l'horaire de ces déplacements crépusculaires peut être modifié par le rythme des marées qui permet ou oblige une alimentation diurne sur les lieux de remise découverts à basse mer (Mahéo et Constant, 1971). Le rythme quotidien d'activités des canards est donc lié au cycle nycthéral (alternance jour/nuit) mais il peut aussi être lié au cycle tidal pour quelques espèces sur certains sites où ils utilisent plus massivement l'estran (Canard siffleur dans le golfe du Morbihan [Mahéo, 1982]). Le rythme quotidien d'activités des Bernaches cravants est, dans la plupart des sites d'hivernage, également soumis au cycle des marées avec une alimentation à basse mer, au moment du flux et du reflux, alors que le repos a lieu à haute mer. En baie du Mont-Saint-Michel, cette espèce suit le cycle nycthéral avec une activité alimentaire diurne sur les prés-salés et un repos nocturne en pleine mer (Schricke, 1983).

Le Canard siffleur consacre globalement de 56 % (Campredon, 1981, *in* Owen & Black 1990), à 74 % des heures diurnes à l'alimentation (jusqu'à 91,2 % dans Owen et Thomas, 1979). Au contraire, seulement 39 à 48 % de la période nocturne sont passés à s'alimenter (Mayhew, 1985).

Les facteurs affectant l'efficacité alimentaire sont la biomasse, la hauteur de la végétation, la production primaire, la composition en nutriments, et la composition spécifique des aliments. Les deux premiers déterminent l'énergie consommée, alors que des deux derniers dépend l'ingestion de protéines (Mayhew, 1985). La consommation de salicornes *Salicornia ramosissima* dure 10 à 11 heures par 24 heures chez les Canards siffleurs, alors qu'il serait nécessaire que ce temps soit de 18 à 19 heures pour combler les besoins quotidiens. Les contraintes évoquées pour expliquer ce déséquilibre sont la quantité de sel contenue dans les salicornes et le temps de digestion lié à la cuticule cireuse (Durant *et al.*, 2006).

Ceci contraste avec les canards granivores ou omnivores, qui consacrent par exemple 35 % de leur temps à l'alimentation chez le Canard colvert et 42 % chez la Sarcelle d'hiver. Chez le Canard siffleur, la recherche de nourriture sur pied est le principal comportement adopté, mais le picorage d'éléments végétaux représente près de 30 % du temps diurne, ce qui atténue les conséquences d'une périodicité tidale de l'accessibilité aux herbiers (Campredon, 1984).

Dans la Réserve naturelle de la baie de Somme, les trois principales espèces de canards fréquentent régulièrement l'estran essentiellement pour

leur alimentation. Les phases de repos sont prises en dehors de la zone intertidale pour deux d'entre elles (Canard pilet et Canard colvert), dans une zone où les dérangements d'origine humaine sont absents. Sur l'estran, les oiseaux, susceptibles d'être dérangés à tout moment, par des promeneurs, des pêcheurs, des rapaces, pendant les heures diurnes, consacrent leur temps à la recherche de proies, en l'occurrence pour les trois espèces l'hydrobie *Hydrobia ulvae* (Triplet, données inédites, automne 2004)

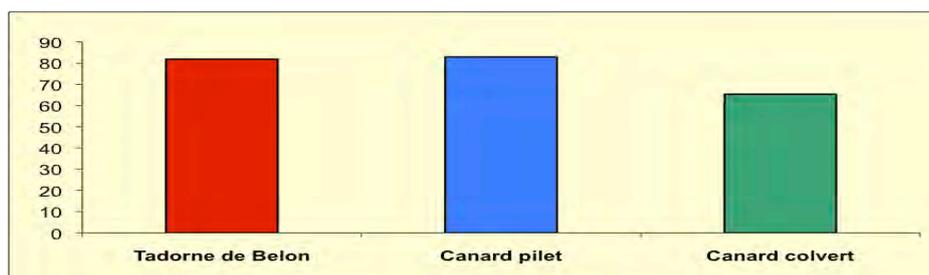


Figure 1 : rythme d'alimentation moyen au cours d'un automne chez trois espèces d'anatidés en baie de Somme (données diurnes)

Enfin, les oies grises telles que l'Oie cendrée ont une activité quotidienne inverse de celle des canards : alimentation diurne et repos nocturne.

En baie de l'Aiguillon, les Oies cendrées et les Bernaches cravants s'alimentent ainsi de jour sur les prés-salés ou mizottes, avec une fréquentation préférentielle des zones fauchées à *Puccinellia maritima* (Joyeux, 2008). L'établissement des budgets-temps confirme que les mizottes sont principalement utilisées comme site d'alimentation par les oies et les bernaches. Elles y passent en moyenne entre 60 et 79 % de leur temps à s'alimenter (Fritz, 2004).

L'existence d'unités fonctionnelles sur les quartiers d'hiver en zone littorale est connue chez plusieurs espèces : Sarcelle d'hiver en baie des Veys (Schricke, 2002), Canard colvert et Canard siffleur en baie du Mont-Saint-Michel (Schricke, 1983 et 1998), Canard siffleur dans le golfe du Morbihan (Mahéo, 1974), plusieurs canards de surface en baie de l'Aiguillon (Duncan *et al.*, 1999).

L'unité fonctionnelle correspond en fait à un schéma d'organisation sociale (Tamisier, 1985). Le grégarisme diurne est considéré comme une adaptation à la pression de prédation exercée par les prédateurs aériens (laridés, rapaces). La sécurité individuelle des canards est assurée par une sur-

veillance collective. Le regroupement des canards sur les remises conférerait aussi à ces rassemblements diurnes la fonction de « centres d'information » pour une exploitation optimale des ressources alimentaires : c'est en effet à partir des remises que se fait la distribution de tous les oiseaux vers les gagnages, et cette distribution est orientée selon certaines directions très précises, pratiquement constantes, qu'empruntent les individus habitués à la remise.

L'alimentation nocturne apparaît alors comme une conséquence directe des exigences diurnes des canards. L'avantage pour un individu d'appartenir à ces unités fonctionnelles est donc d'accroître ses chances de survie vis-à-vis des prédateurs et potentiellement de réduire ses dépenses d'énergie lors de la recherche de terrains d'alimentation. L'habitat diurne, sur les remises, est défini par les exigences spécifiques des canards quant à la surveillance vis-à-vis des prédateurs et à leurs activités de confort : le choix de milieux ouverts et dégagés comme les vasières intertidales, les bancs sablo-vaseux, les bancs de sable correspond à ce type d'exigences. L'habitat nocturne, défini par les exigences alimentaires (granivore, herbivore, malacophage, planctonophage), est particulier à chaque espèce. En zone intertidale, on distingue deux types d'habitats alimentaires :

- les vasières, dont les importantes ressources végétales, accessibles pendant les phases de découverture de la mer, sont exploitées par les Canards siffleurs (zostères, algues vertes). Des quantités importantes d'invertébrés benthiques, notamment des mollusques *Hydrobia* (Patterson, 1982), sont aussi consommées par les Canards pilets et les Tadornes de Belon. Les ressources en graines sont pauvres et ce milieu convient peu aux espèces granivores. La prédation du Tadorne sur l'Hydrobie a longtemps été considérée comme l'exemple même de l'imposant prédateur trouvant sa nourriture dans l'infiniment petit escargot. Pourtant, Anders *et al.* (2008) viennent de montrer que l'Hydrobie ne représentait que 0,03 % de l'énergie acquise quotidiennement par le Tadorne de Belon. L'analyse d'autres données permet aux auteurs de calculer que le *Corophium* n'entre au maximum que dans 7 % de l'énergie nécessaire quotidiennement. Le Tadorne de Belon trouve en fait la plus grande part de sa nourriture dans les vers polychètes (vers marins comme *Nereis diversicolor*).

- les prés-salés, situés dans la partie supérieure de la zone intertidale, ne sont recouverts que lors des forts coefficients de marée. Les anatidés herbivores (Canard siffleur, Bernache cravant, Oie cendrée) s'y nourrissent de graminées (Puccinellie maritime) et les canards granivores (Canard colvert, Sarcelle d'hiver en particulier) y trouvent, dans des dépressions faiblement inondées, toute une variété de graines de plantes halophiles (salicorne, soude

marine, aster, spergulaires, etc.). La Salicorne *Salicornia europea* est une source de nourriture importante pour le Canard siffleur (feuilles) et pour la Sarcelle d'hiver (graines). 70 % de la biomasse en est consommée à des biomasses de 20 à 50 grammes de masse sèche par m², contre 50 % à des valeurs plus élevées. Les Sarcelles ne prélèvent en général que 7 % des graines. Cette exploitation est dépendante de la pluie, des inondations et de l'absence de glace (Van Eerden, 1984). La Sarcelle d'hiver et le Canard siffleur utilisent préférentiellement deux types d'habitats bien distincts pour leur activité alimentaire : les prés-salés (graines de *Salicornia* sp et de *Suaeda maritima*) et les marais et prairies humides dulçaquicoles faiblement inondées (graines d'*Eleocharis palustris*, *Ranunculus sardous*, *Polygonum persicaria*), (Schricke, 2001).

Dans ce type de milieux, les Oies cendrées peuvent être la cause principale d'une régression et d'un manque de reprise des Scirpes maritimes *Scirpus maritimus*, et exercer une pression très forte sur les pousses de Spartine anglaise *Spartina anglica* (Esselink *et al.*, 1997). Les Bernaches nonnettes *Branta leucopsis* y utilisent essentiellement les zones intensément pâturées de Puccinellie *Puccinellia maritima*, alors que l'Oie cendrée se montre plus diversifiée. La Puccinellie, le Chiendent maritime et la Fétuque route constituent la base de l'alimentation de ces deux espèces (Aerts *et al.*, 1996).

Dans la zone intertidale, l'accessibilité aux ressources trophiques est indépendante des précipitations mais peut se trouver réduite, voire nulle, lors d'une vague de froid intense (gel et neige). En baie du Mont-Saint-Michel, par exemple, le schéma d'occupation de l'espace est propre à chaque espèce d'anatidés et diffère selon leurs exigences alimentaires en période hivernale. Deux catégories se distinguent :

- les espèces dites généralistes, aux exigences écologiques souples, se caractérisent par une occupation nocturne de plusieurs types d'habitats alimentaires. Le Canard colvert est l'exemple-type : concentration diurne sur la remise maritime dans la réserve et dispersion nocturne des groupes dans les polders, les marais et prairies humides périphériques, hors réserve.
- les espèces dites spécialistes, aux exigences écologiques strictes qui sont inféodées à un seul type de milieu pendant l'alimentation.

Le Canard siffleur et la Bernache cravant présentent une concentration diurne (Canard siffleur) ou nocturne (Bernache cravant) sur la remise maritime dans et hors de la réserve ; dispersion nocturne (Canard siffleur) et

diurne (Bernache cravant) essentiellement sur les prés-salés dans et hors de la réserve.

Mesures de gestion

Les réserves côtières (en France, initialement réserves de chasse maritime, devenues aujourd'hui des réserves de chasse et de faune sauvage ou des réserves naturelles nationales) sur les principaux sites d'accueil des anatidés jouent essentiellement le rôle de remise diurne hivernale pour la majorité des canards de surface. L'accueil de ces espaces protégés dépend pour une large part, en dehors de leur mode de gestion propre (entretien du milieu, réglementation des activités humaines), de la présence de gagnages nocturnes accessibles et disponibles en périphérie. Le rôle de remise diurne de la baie de l'Aiguillon s'est ainsi considérablement amoindri avec la perte des gagnages périphériques dans le Marais poitevin (Duncan *et al.*, 1999). Certaines réserves où les milieux sont riches et diversifiés jouent à la fois le rôle de remises et de gagnages (exemple du golfe du Morbihan pour le Canard siffleur, voir aussi Guillemain *et al.*, 2002 pour les marais littoraux charentais).

Les différentes formes de conchyliculture, notamment la mytiliculture, appelées à se développer pour répondre aux besoins croissants en matière de coquillages, vont permettre à de nombreuses espèces dites de Canards marins, comme l'Eider à duvet, de se rapprocher du littoral soit pour consommer ces coquillages soit pour tirer profit du développement afférent des populations d'invertébrés autour des zones de production conchylicole (Zydelis *et al.*, 2008).

À l'inverse, des problèmes de coexistence risquent de se poser avec d'autres espèces d'anatidés, voire de limicoles, qui fréquentent aujourd'hui les zones de production conchylicole de demain. Une analyse par site des besoins des espèces, replacée dans un cadre global pour tenir compte des complémentarités entre sites, paraît indispensable avant toute procédure modificative.

La Bernache cravant à ventre sombre : une espèce des écosystèmes estuariens et littoraux

Espèce paléarctique, la Bernache cravant à ventre sombre occupe une aire de répartition géographique très vaste : zone de reproduction sur le littoral arctique de la Sibérie, haltes migratoires post et prénuptiales en mer des Wadden et en mer Blanche, quartier d'hivernage le long des côtes ouest européennes (Allemagne, Danemark, Pays-Bas, Angleterre et France). Le bassin d'Arcachon (France) représente la limite sud de son aire d'hivernage.

Reproduction

La Bernache cravant se reproduit sur la côte nord de la Russie en bordure de l'océan Arctique. Le principal site de nidification et de mue se situe sur les toundras maritimes de la région de Taymir (mi-juin/mi-août).

Migrations post et prénuptiales

Les migrations de la Bernache cravant sont relativement bien connues grâce aux dénombrements mensuels effectués dans le nord-ouest de l'Europe et au suivi d'individus marqués (bagues de couleur, balises) (Ebbing & Saint-Joseph, 1992).

Dès la mi-août, après la mue effectuée sur leurs zones de reproduction arctiques, les adultes accompagnés de leurs jeunes entament la migration qui va les mener vers leurs quartiers d'hiver européens. Les oiseaux passent le long de la mer Blanche russe en y faisant une brève halte, puis atteignent début septembre la partie occidentale de la mer Baltique. Ils arrivent ensuite en mer des Wadden où sont notés des pics d'abondance entre la mi-septembre et la mi-octobre. Les premières arrivées d'hivernants en Angleterre et en France sont enregistrées fin septembre-début octobre.

La migration prénuptiale se déroule essentiellement en mars et avril. La population totale se concentre ensuite en mer des Wadden (partie orientale) jusqu'en mai, puis atteint ses zones de reproduction russes à la mi-juin, en empruntant la même route migratoire qu'à l'automne, notamment via la mer Blanche (Clausen, 1997).

Hivernage

Les bernaches fréquentent principalement un quartier d'hiver caractérisé par un réseau d'habitats naturels constitué de baies et estuaires de la mer du Nord, de la Manche et de l'Atlantique français, où les individus se dispersent d'octobre à mars. Elles exploitent aussi dans certains pays les

prairies pâturées ou encore les céréales d'hiver (Danemark, Angleterre, Allemagne, Pays-Bas) (Czajkowski & Schricke, 1999).

Caractères écologiques

Utilisation de l'espace et activités

Les Bernaches cravants stationnent en France sur des sites soumis au cycle des marées, les grandes vasières littorales. Essentiellement inféodées au milieu maritime, elles ont un rythme quotidien d'activités étroitement lié à l'accessibilité des ressources alimentaires :

- rythme nyctéméral (alimentation diurne, repos nocturne) lorsque la recherche de nourriture s'effectue sur le schorre ou pré-salé (prairies à Puccinellie maritime),
- rythme tidal (alimentation pendant la basse mer, le flux et le reflux, repos pendant la haute mer) lorsque la recherche de nourriture s'effectue pendant la phase d'exondation des vasières intertidales (principalement herbiers de zostères) et des fonds sablo-vaseux (principalement algues vertes).

Soixante-quinze pour cent des sites abritent plusieurs habitats alimentaires. Le plus souvent, on y trouve l'association Zostères et algues vertes.

Au cours de l'hiver, et selon les secteurs occupés, les bernaches vont consommer préférentiellement les zostères avant de se reporter sur une ressource alternative comme les algues vertes ou les prés-salés. Ainsi, sur l'île d'Oléron, l'évolution des stationnements hivernaux est marquée par une redistribution spatiale des individus, induite par la déplétion des ressources, qui s'accompagne également d'un changement de régime alimentaire correspondant à un passage des zostères aux algues vertes (Dalloyau, 2009).

Les bancs de sable et les prés-salés sont les principaux types d'habitats de repos et coexistent souvent sur un même site. Dans 50 % des cas, les oiseaux stationnent à la fois sur l'eau et sur pied. En général, le rythme tidal, et notamment l'importance du coefficient de marée, déterminent la localisation spatiale des habitats de repos dont le nombre peut varier au cours de la journée et au cours de la saison.

Les distances entre les habitats alimentaires et les zones de repos varient selon les sites : dans 35 % des cas il n'y a pas ou peu de déplacements entre les remises et les gagnages, alors que pour 40 % des cas les distances varient entre 1 et 5 kilomètres. La distance remises-gagnage peut dépasser

5 kilomètres, comme, par exemple, sur le bassin d'Arcachon (Schricke, 2004).

Régime alimentaire et potentialités trophiques des milieux

Le régime alimentaire des bernaches, strictement herbivore, comprend typiquement des végétaux de la slikke (zostères, *Zostera marina* et *Zostera noltii* ; algues vertes, *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp.) et du schorre (principalement une graminée, *Puccinellia maritima*). Les ressources alimentaires disponibles et accessibles sont en perpétuelle évolution sous l'influence de facteurs liés aux végétaux (dynamique des peuplements) et de facteurs locaux (aménagements, pollution, etc.). Sur le littoral français, les potentialités trophiques se caractérisent par des situations diverses selon les types d'habitats :

- prés-salés (secteurs à Puccinellies), tendance à la stabilité, voire à la diminution sur quelques sites (baie du Mont-Saint-Michel) (Valéry, 2006),
- zostères, diminution ou fluctuations au bassin d'Arcachon (Dalloyau *et al.*, 2009), dans le golfe du Morbihan (Mahéo & Denis, 1987) en baie de Bourgneuf (Harin, 2004),
- algues vertes, tendance à la stabilité des surfaces, voire à l'augmentation sur quelques sites de Bretagne-Nord, comme en baie de Saint-Brieuc (Ponsero *et al.*, 2009).

En baie du Mont-Saint-Michel, 90 % de la population hivernante stationne sur un seul secteur de pré-salé, l'herbu de Vains (295 ha), qui présente une forte diminution de surface alimentaire (130 hectares en 1984, 86 hectares en 2002) et une augmentation des surfaces impropres à l'alimentation, notamment en raison du développement du Chiendent maritime (162 hectares en 1984, 205 hectares en 2002). L'invasion récente du Chiendent sur cet herbu risque à moyen ou long terme de réduire la qualité de ce site d'hivernage, dont la capacité d'accueil semble d'ores et déjà à saturation (Valéry *et al.*, 2008).

De manière plus générale, les Bernaches cravants exploitent préférentiellement les zones de zostères les plus basses, à proximité immédiate des chenaux tidaux, là où la biomasse et le contenu en nutriments des végétaux sont les plus élevés et où la déplétion par le pâturage est probablement la moins importante. Elles profitent ainsi des marées de vives eaux pour accéder, à marée basse, à des zones alimentaires non accessibles lors des marées de plus faible coefficient (Moore & Black, 2006).

La recherche de nourriture en milieu terrestre (prairies naturelles et artificielles, céréales d'hiver) est marginale à l'échelle de la France et concerne moins de 3 % de l'effectif total présent en janvier (Schricke, 1997).

Actuellement les conflits avec l'agriculture, sans commune mesure avec ceux existant dans les autres pays d'hivernage (Angleterre, Allemagne, Pays-Bas), se limitent à deux localités (baie de Bourgneuf et île d'Oléron).

Ce phénomène de fréquentation des cultures constaté sur ces deux sites semble lié à la période de pénurie de nourriture sur les herbiers de zostères (anonyme, 2009). En effet, le pic de fréquentation des cultures par les bernaches (mi-janvier) correspond à la période où la biomasse disponible sur les herbiers est la plus faible, du fait du cycle végétatif des zostères et de l'impact du pâturage des bernaches (Bredin & Métais, 1982 ; Gillier & Mahéo, 1998).

État des populations et menaces potentielles

État des populations

Depuis le début du XX^e siècle, la Bernache cravant est suivie au niveau international et les effectifs sont connus avec une bonne précision. Estimée à 15 000 individus en 1955, la population a augmenté sensiblement au début des années 1970, puis s'est accrue de manière plus marquée jusqu'au début des années 1990, avec un effectif mondial estimé à 220 000 à 315 000 oiseaux selon les années en fonction du succès de la reproduction (Ebbinge, 2005), succès gouverné indirectement par le cycle d'abondance des lemmings *via* le taux de prédation des oisons (Ebbinge, 2009). Aujourd'hui, la population est estimée à 245 900 oiseaux avec une tendance au déclin (Fox *et al.*, 2010). Ce déclin est dû en partie à une diminution du taux de reproduction et à un faible taux de survie consécutif à un effet de densité-dépendance sur les zones arctiques de reproduction, lié à la saturation des sites de nidification (Ebbinge *et al.*, 2002). Une augmentation de la compétition alimentaire avec la Bernache nonnette, espèce en pleine explosion démographique, sur les haltes migratoires printanières en mer des Wadden et sur la côte nord de la Russie est aussi évoquée sérieusement, bien que non prouvée à ce jour (Ebbinge, com. pers.). D'autres facteurs sont également cités comme intervenant et/ou pouvant intervenir dans la dynamique actuelle de la population : la perte et la détérioration des habitats au printemps et en hiver (en particulier la perte potentielle des herbiers à zostères en mer Blanche due à l'eutrophisation, leur diminution en France et au Danemark),

la chasse en Russie au printemps et à l'automne, et l'effet du changement climatique (AEWA Dark-bellied Brent goose Working group, 2009).

Menaces potentielles

Elles sont liées à la régression des habitats et au dérangement excessif ou exagéré par les activités récréatives répétées.

Les aménagements touristiques et portuaires ont largement entamé l'espace intertidal, tandis que de nombreux marais littoraux ont été drainés pour la culture ou, au contraire, totalement abandonnés. La régression de l'habitat alimentaire en milieu naturel, liée au développement de la conchyliculture, apparaît actuellement comme la menace principale. La collecte de la Palourde « japonaise » *Ruditapes philippinarum* entraîne la destruction de l'herbier de zostères et par conséquent une réduction substantielle de la capacité d'accueil des sites sur lesquels cette activité est pratiquée, dans le golfe du Morbihan, par exemple (Desmots, 2007, Desmots *et al.*, 2009). La pollution des eaux littorales entraînant une eutrophisation responsable de la diminution des herbiers de zostères est aussi citée comme menace au niveau européen.

En général, le développement des cultures marines, la pêche à pied ou professionnelle, le développement du Chiendent maritime *Elymus athericus* sur les prés-salés, comme en baie du Mont-Saint-Michel, par exemple (Valéry *et al.*, 2008), sont considérées comme les principales menaces potentielles et/ou existantes sur les habitats fréquentés par les bernaches.

Outre le dérangement par la pêche à pied ou professionnelle, les activités potentiellement les plus perturbatrices mais dont les effets et les impacts en termes de capacité de survie et de reproduction à l'échelle de la population n'ont toutefois jamais été quantifiées sont les survols aériens (hélicoptères, ULM) la planche à voile, les promeneurs avec chiens, le kayak de mer, le kitesurf, les randonneurs, le scooter de mer et la chasse.

À long terme, les changements climatiques risquent d'avoir un impact très négatif sur l'espèce. L'élévation du niveau des océans pourrait entraîner dès la fin du XXI^e siècle une réduction importante des zones intertidales, notamment en Europe du Nord-Ouest. La croissance vers le nord de la forêt boréale (taïga) pourrait se faire au détriment de la toundra (où niche cette espèce) qui pourrait, par endroits, être réduite de près de la moitié de sa superficie (Zockler & Lysenko, 2001).

Gestion

Sous l'égide de l'AEWA, un plan international d'action devrait être adopté à la prochaine réunion des Parties contractantes en 2012 (Dereliev S., com. pers).

Ce plan est fondé sur le plan de gestion de la voie migratoire de la Bernache cravant à ventre sombre élaboré en 1997 (Van Nugteren, 1997). En France, par exemple, il prévoit la réduction des dérangements, le maintien de la qualité et de la quantité des sites d'hivernage et, où cela se justifie, la réduction des conflits avec l'agriculture.

Exemple de sites ayant fait l'objet de mesures de gestion spécifiques

En baie du Mont-Saint-Michel, un programme de réduction du Chiendent maritime est en cours dans la réserve de chasse maritime par broyage de la végétation haute associé à un pâturage ovin contrôlé (Schricke, 2010b).

Dans le golfe du Morbihan, des mesures de réduction du dérangement et de protection des herbiers de zostères ont été prises (interdiction de la pêche à pied dans certains secteurs).

En baie de Bourgneuf et sur l'île d'Oléron, des mesures de prévention des dégâts consistent en une combinaison de différents moyens d'effarouchement (effarouchement actif en continu, statique, utilisation de bandes fluorescentes).

Le problème majeur pour une meilleure gestion de l'espèce doit consister à rendre compatible la pratique des activités économiques et de loisirs avec la présence des bernaches. Ceci pourra être étudié et réglé dans le cadre de l'application du plan d'action au niveau national, notamment sur les sites Natura 2000.

Étudier le comportement alimentaire

**Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE,
Maud POISBLEAU & Daphné DURANT**

Pour quoi faire ?

Étudier le comportement des animaux permet en partie de déterminer leurs besoins écologiques, et donc d'ajuster en conséquence la gestion pratiquée dans certaines zones et/ou à certaines périodes. Pour le gestionnaire, il est crucial de déterminer, par exemple, où et quand les oiseaux se reposent, afin de leur assurer des conditions minimales de tranquillité lorsque cela est nécessaire. Savoir à quel moment et dans quels habitats les oiseaux se nourrissent peut également permettre de pratiquer une gestion visant à favoriser l'abondance et l'accessibilité des ressources alimentaires. On sait ainsi depuis longtemps que les canards de surface utilisent pendant la nuit des zones d'alimentation (gagnages) différentes des zones qu'ils fréquentent pendant la journée pour les activités sociales, de repos et de toilette (remises) (Tamisier, 1974, 1976). De récents travaux ont également montré que ces oiseaux augmentent de manière très nette leur temps d'alimentation journalier pendant la migration pré-nuptiale et à leur arrivée sur les zones de reproduction, du fait de l'augmentation de leurs besoins nutritionnels à ces périodes (Arzel *et al.*, 2007).

Outre la mesure du temps total passé à se nourrir, étudier le comportement alimentaire de manière plus fine permet parfois de mettre en évidence certaines des contraintes s'exerçant sur les individus. Par exemple, l'augmentation de la profondeur d'alimentation chez les canards au cours de l'hiver traduit l'épuisement graduel des ressources (Guillemain & Fritz, 2002), voire un changement dans les types de proies consommées (Guillemain *et al.*, 2000).

Comment faire ?

L'étude du comportement repose soit sur l'établissement du budget d'activités, qui décrit ce que font les individus en général, soit sur des mesures plus précises du comportement individuel telles que, par exemple, la fréquence de coups de bec.

Le budget d'activités, ou budget temps, est défini comme la proportion de temps passé par les individus dans chaque type de comportements pendant une période et dans une zone donnée. Dans l'exemple des remises-gagnages des canards, le budget d'activités des oiseaux sur les remises montre une forte proportion de temps passé à dormir, se toiletter ou interagir avec les congénères pendant la journée.

Méthode des balayages (scan sampling)

Le budget d'activités est le plus simplement mesuré par la méthode des « balayages » (*scan sampling* en anglais [Altman, 1974]) : l'observateur balaie le paysage d'un point à un autre en notant le comportement de chaque individu visible. L'objectif est d'obtenir une image instantanée de la proportion d'individus engagés dans chaque type d'activité au lieu et au moment précis du balayage, qui doit donc être effectué le plus rapidement possible.

On extrapole ensuite le résultat en considérant par exemple que si 50% des individus s'alimentent au moment du balayage, un individu moyen passe 50 % de son temps à s'alimenter à cette période de la journée. Les balayages sont généralement réalisés de manière répétée, à intervalles réguliers au cours de cette période (par exemple, toutes les heures au cours d'une journée) afin de pouvoir ensuite calculer le budget d'activités moyen sur cette période (par exemple proportion de temps passé en moyenne à s'alimenter un jour donné). Les balayages permettent donc d'obtenir une estimation du comportement moyen à partir d'observations de groupes d'individus.

On réalise toujours les balayages en un lieu offrant une vue dégagée sur la zone à couvrir. En tout état de cause, les données recueillies ne sont valables que pour la zone effectivement observée : les oiseaux cachés dans la végétation peuvent, par exemple, y avoir trouvé refuge pour se reposer alors que leurs congénères ont été obligés de s'exposer pour s'alimenter.

On utilise des optiques de la meilleure qualité possible, qui sont garantes de la capacité de l'observateur à réaliser des observations précises et soutenues sur une longue période. L'usage d'une longue-vue est à privilégier par rapport à celui de jumelles : fixée sur un trépied, une longue-vue permet de couvrir latéralement la zone sans mouvement vertical du champ de vision. Pour les observations focales (*cf. infra*), ceci permet aussi d'éviter que la fatigue de l'observateur lui fasse, à la longue, perdre temporairement l'oiseau de vue. Un large champ visuel même à fort

grossissement est une nécessité (objectifs « *wide angle* »). Un oculaire zoom peut être un plus.

Il est illusoire de vouloir à la fois observer et noter ses observations, sauf en cas de très petits groupes. Un observateur seul dicte ainsi ses observations à un appareil d'enregistrement (dictaphone numérique ou à cassettes). Un observateur accompagné peut les énoncer au fur et à mesure à un secrétaire notant les données sur une feuille de relevés. La séquence enregistrée est dans les deux cas du type « 1 Colvert nage, 3 Souchets mangent, 2 Colverts nagent, 3 Colverts mangent, 1 Souchet repos, etc. », en fonction des oiseaux et des comportements rencontrés. Dans le cas où la prise de notes est faite par un secrétaire, on veille à ce que les cases des feuilles de terrain pour chaque catégorie (par exemple, pour chaque comportement pour chaque espèce) soient assez grandes pour pouvoir contenir toutes les données. Puisque les informations sont enregistrées au fur et à mesure, chaque donnée est suivie d'un signe de type « + » ou d'une virgule afin d'éviter toute erreur lors du calcul du total. Dans l'exemple précédent on a ainsi pour la case « Colvert –nage » le contenu « 1,2 », soit 3 au total, qui pourrait être confondu avec le chiffre « 12 » sans séparation (*figure 2*).

Observations comportementales canards / oies

Lieu: Ardes-Vignevial Date: 12/11/2010 Observateur(s): MG-AP Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage
 HEURE: 09h40 Recouvrement nuages: 2/8 Vent: Nul Faible Moyen Fort Très fort
 Météo: Soleil Pluie

Heure	Observations par balayage											NB TOTAL			
	Repos	Toilette	Immobile	Vigilance	Marche	Nage	Voile	Alim - Bec	Alim - Tête	Alim - Cou	Alim - Bascule		Parade	Accoupl	Aggressif
Colverts	3, 10, 1, 5 18	2, 1, 2, 1, 4 10		1	1	2, 1, 5 8		1, 1, 1, 2 5							61
Barcelles	1, 1, 5, 2, 3, 1 10	2 2	2 2			3, 3 6	1 1								55
Souchets								6, 2, 3, 4 15							15
Pilets															0
Chipeaux															0
Siffleurs					1 1	1 1		1, 1, 1 3							4
Oies cendrées			2 2	1 1	1 1			5, 1 6							9

Figure 2 : exemple de feuille de terrain utilisée pour les observations par balayage. Noter les totaux calculés pour chaque case, facilitant ensuite la saisie des données.

Sur chaque feuille de terrain sont indiqués le nom de l'observateur mais aussi toutes les informations relatives aux conditions d'observation, telles que le lieu, la date et l'heure, ainsi que les conditions météorologiques, etc. Pour faciliter la saisie, les totaux par case sont calculés à la fin de chaque

balayage, sur le terrain. Dans le cas où pas ou peu de départs d'oiseaux ont été observés entre deux balayages consécutifs, calculer le nombre total d'individus par espèce présents au cours de chacun des balayages permet également de vérifier qu'il n'y a pas d'erreur évidente lors de ceux-ci. Comme pour toute prise de données en extérieur, on utilise un crayon à papier, qui résiste aux gouttes de pluie mieux que l'encre d'un stylo ou d'un feutre.

Il est nécessaire de couvrir l'ensemble du paysage visible lors d'une observation par balayage (au cas où les individus d'une zone particulière aient un comportement particulier, voir ci-dessus). Si le balayage doit être interrompu par un dérangement humain ou par l'envol des oiseaux à la suite de l'arrivée d'un prédateur, il convient d'annuler complètement ce balayage et d'en refaire un une fois que les oiseaux ont repris leur activité initiale.

La méthode des balayages permet donc de calculer le budget d'activités des individus. Elle est bien adaptée à l'étude des grands types d'activités (alimentation, repos, toilette, déplacement, etc.), mais ne permet pas toujours de détecter les comportements brefs (comme les interactions agressives entre individus) ni, surtout, l'enchaînement entre les différents comportements de l'individu. On recourt dans ce cas plutôt à des observations focales.

Observations focales (focal individual sampling)

Il est parfois souhaité de déterminer comment les épisodes de prise alimentaire et de manipulation des ressources collectées s'enchaînent (*e.g.* alimentation des canards en zone terrestre et alternance avec la manipulation des ressources dans l'eau [Guillemain et *al.*, 1999]). Il peut également être important de mesurer à quelle vitesse les oiseaux reprennent un comportement normal après un dérangement ponctuel, qui occasionne transitoirement des épisodes de vigilance plus longs. Pour ce genre de questions, les observations focales (*focal individual sampling* [Altmann, 1974]) sont la méthode la plus adaptée : un individu pris au hasard est suivi pendant un temps donné, et tous ses changements de comportement sont notés ainsi que l'heure exacte à laquelle ils ont lieu. On obtient ainsi des séries comportementales du type « alimentation-vigilance-marche-alimentation » avec les heures correspondantes, permettant de mesurer l'enchaînement des comportements mais aussi leur fréquence et la durée moyenne de chaque épisode comportemental.

En pratique le plus simple, lorsqu'on est seul sur le terrain, est d'enregistrer les données en continu sur un dictaphone. Lors du dépouille-

ment des enregistrements, l'usage d'un chronomètre permet de saisir pour chaque épisode comportemental l'heure exacte à laquelle il se produit.

Un observateur expérimenté peut éventuellement, lorsque les conditions sont favorables, saisir directement ses données sur un ordinateur portable à l'aide d'un logiciel adapté (*cf.* Focal sampler, disponible gratuitement sur le site de l'ONCFS www.oncfs.gouv.fr). L'usage d'un ordinateur (qui offre le gros avantage de permettre la saisie des données directement sur le terrain) est toutefois grandement facilité s'il est réalisé par un assistant auquel l'observateur dicte les données en direct.

Dans tous les cas, la durée de chaque focale est ajustée à la durée moyenne des différents épisodes comportementaux observés, l'idée étant qu'une séquence comporte un assez grand nombre d'épisodes comparables successifs. Il est préférable d'avoir plus de focales enregistrées sur des individus différents que des focales plus longues sur moins d'individus, pour les raisons liées aux analyses exposées plus bas. En pratique, des focales de quelques minutes sont souvent utilisées lorsque les épisodes comportementaux durent de quelques secondes à quelques dizaines de secondes. Une précaution essentielle est de s'assurer que le même individu est suivi du début à la fin de la focale. Si ceci peut paraître trivial dans certaines situations, il est parfois difficile de suivre un individu en particulier dans un grand groupe de congénères. La focale doit ainsi être interrompue dès lors que l'on a perdu de vue l'animal pour un court instant (passage derrière un linéaire de végétation, envol...) ou qu'il existe un doute sur son identité (par exemple, lorsque de nombreux oiseaux se croisent dans un groupe).

Pour analyser statistiquement les données recueillies sur le terrain, il convient d'avoir réalisé des observations focales sur un grand nombre d'individus. Un problème qui risque de se poser est celui de la « pseudoréplication » qui consiste à considérer comme indépendantes des mesures statistiques qui ne le sont pas. Il convient absolument de réaliser les focales sur des individus pris au hasard au sein de la catégorie à étudier (par exemple, les individus juvéniles de tel sexe), afin d'éviter, par exemple, de toujours échantillonner les individus les plus proches de l'observateur, dont le comportement pourrait être altéré. De même, il est nécessaire que les observations soient réalisées sur des individus différents. Le problème se pose peu dans le cas où les animaux étudiés sont grégaires, formant de très grands groupes pour lesquels la probabilité de tirer au hasard deux fois le même individu est minime. Par contre, il devient crucial lorsque les individus sont peu nombreux. Une solution pour pallier ce problème consiste à échantillon-

ner les individus dans des zones différentes au sein de ce qui est visible. Il est également recommandé de ne pas trop multiplier les focales par jour de terrain, surtout lorsqu'il existe un fort renouvellement des individus d'un jour à l'autre (Sutherland, 2009). Enfin, une solution plus sûre consiste à réaliser les focales sur des oiseaux marqués individuellement. Le marquage individuel est parfois nécessaire à la réalisation d'observations focales (par exemple, lorsqu'on veut suivre des animaux qui plongent complètement pour s'alimenter et disparaissent donc temporairement).

Les observations focales et les observations par balayage peuvent être réalisées de jour comme de nuit. Beaucoup d'anatidés se nourrissent en effet la nuit, soit du fait de leur biologie, soit parce que le cycle des marées conditionne l'accès à des zones d'alimentation intertidales (Mc Neil *et al.*, 1992). Dans le cas d'observations nocturnes, on privilégie l'usage d'optiques de grande qualité mais de grossissement limité, de manière à maximiser le peu de lumière ambiante pour que celle-ci soit ensuite concentrée par les lentilles. L'usage d'une caméra thermique n'est généralement pas adapté aux suivis de comportement : ces appareils permettent de très bien distinguer la silhouette des individus mais pas toujours de déterminer avec précision ce qu'ils font. Les appareils les plus efficaces dans ces situations sont plutôt les amplificateurs de lumière. Leur usage est toutefois réglementé et seuls les appareils de très haute qualité, donc très coûteux, fournissent des résultats vraiment satisfaisants (*cf.* leur usage dans Guillemain *et al.*, 2002a).

Méthodes alternatives

Outre les observations par balayage décrites ci-dessus, des méthodes alternatives permettent d'estimer le budget d'activités à partir de mesures individuelles. En effet, certains appareils électroniques tels que ceux composés de cellules photo-électriques et d'une horloge interne permettent par exemple de calculer le temps passé en vol *vs.* le temps passé sur l'eau. Cette méthode est utilisée chez les oiseaux marins (Tremblay *et al.*, 2003). Posés sur le ventre des oiseaux, ils enregistrent l'absence de lumière lorsque l'oiseau est sur l'eau ou au repos sur une falaise, ou au contraire la présence de lumière lorsqu'il est en vol. Ces appareils sont particulièrement adaptés à l'enregistrement des séquences alternant vol et plongeon.

Certains émetteurs VHF utilisés en radio-pistage émettent à des fréquences différentes selon que l'individu est actif ou au repos, et permettent également de mesurer le temps passé dans ces deux types d'activités (Duriez *et al.*, 2005). Une bille de mercure placée dans l'appareil permet, selon comment l'enregistreur a été placé, de faire contact lorsque l'oiseau a, par

exemple, la tête baissée pour s'alimenter. Si le contact n'a pas lieu, les bips sont émis à une fréquence différente. Certains de ces appareils se mettent également à émettre à une fréquence particulière si le contact au mercure n'a pas varié depuis longtemps, ce qui permet de savoir à distance que l'oiseau est mort ou que l'émetteur a été perdu.

Résultats : types de données récoltées lors des balayages et des focales

Dans les observations par balayage et les observations focales, on tente de distinguer les comportements à l'échelle la plus fine possible, quitte ensuite à regrouper certains en plus grandes catégories d'activités pour établir le budget d'activités. Typiquement, on distingue les différents comportements alimentaires, parfois associés à des postures différentes, quitte à en faire ensuite le total pour estimer la proportion de temps passé à s'alimenter. Chez les canards de surface, par exemple, on distingue les individus s'alimentant avec uniquement le bec dans l'eau, la tête dans l'eau, le cou dans l'eau ou « en bascule », c'est-à-dire immergeant toute la partie antérieure du corps. Connaître la posture permet en effet de déterminer la profondeur d'alimentation (Pöysä, 1983). La posture essentiellement utilisée peut aussi renseigner sur les contraintes subies par les individus : s'alimenter avec uniquement le bec immergé peut être lié au choix des zones d'alimentation les moins profondes, mais peut aussi être une réponse au besoin de maintenir une activité de vigilance (les yeux sont au-dessus de la surface) dans les conditions où les risques de prédation ou de dérangement sont les plus élevés (Guillemain *et al.*, 2002b).

En pratique, à partir des feuilles d'observation, on calcule la proportion d'individus engagés dans chaque type d'activité lors de chaque balayage, dont on fait la moyenne pour chaque jour de travail sur le terrain (ou tout autre groupement pertinent : on peut à l'inverse préférer calculer la moyenne des données issues de différents jours de terrain pour chaque période de la journée). Dans la *figure 3*, par exemple, est présentée la proportion moyenne des Canards souchets s'alimentant en filtrant la surface de l'eau parmi tous ceux s'alimentant à chaque période de la journée.

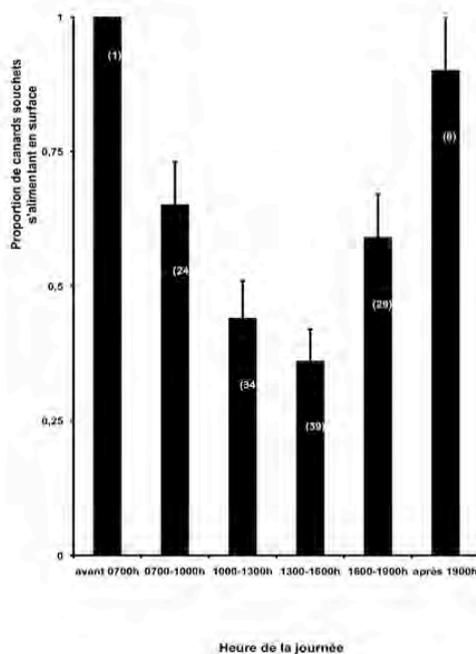


Figure 3 : proportion moyenne de Canards souchets hivernants s'alimentant avec uniquement le bec immergé (par opposition aux oiseaux s'alimentant plus en profondeur) au cours de la journée sur la réserve d'Yves, en Charente-Maritime

Le graphique montre comment les oiseaux adaptent leur profondeur d'alimentation aux migrations verticales du zooplancton dont ils se nourrissent. Les barres verticales représentent les erreurs standards, les nombres entre parenthèses le nombre de jours pendant lesquels des observations par balayage ont été réalisées pour chaque période de temps. Tiré de Guillemain et al. 2000 avec la permission de la revue (Waterbirds).

De la même manière, les résultats des observations focales peuvent être transcrits sous forme de proportion de temps passé par l'individu en question dans les différentes activités, dont on fera ensuite la moyenne pour l'ensemble des individus observés, c'est-à-dire des observations focales enregistrées. Il est souvent plus commode de présenter ce type de résultats sous forme de proportions (qui varient donc de 0 à 1) ou de pourcentages (qui varient de même de 0 à 100 %). Dans les analyses statistiques, cependant, il conviendra en général de transformer ces données pour réaliser certains tests. La plus commune de ces transformations consiste à utiliser l'arcsinus de la racine carrée de la proportion en question.

En termes de comportement, l'analyse des données de balayages ou de focales permet entre autre de distinguer la prise alimentaire (*feeding time* en anglais) de la recherche alimentaire (*foraging time*) : alors que dans le premier cas, on ne considère que l'ingestion proprement dite (par exemple, chaque épisode de bascule d'un canard), dans le deuxième, on inclut l'ensemble des comportements associés à l'alimentation, tels que les épisodes de déplacement et de recherche entre zones d'alimentation (Stephens & Krebs, 1986). La distinction entre les deux permet dans certains cas de mieux appréhender les contraintes s'exerçant sur les individus : la différence entre prise alimentaire et recherche alimentaire s'accroît lorsque la densité de proies est plus faible, ou lorsque le danger ressenti par l'individu augmente (du fait de prédateurs plus abondants, d'un dérangement plus fréquent par les activités humaines, d'une densité de compétiteurs plus élevée, etc.).

Une bonne connaissance préalable de l'écologie de l'espèce (au travers d'une revue de la littérature scientifique existante) est nécessaire avant de mettre en place le protocole de suivi de comportement le plus adapté. Par exemple, lorsque les Bernaches cravants s'alimentent sur des Zostères *Zostera* spp sur l'estran, elles ont tendance à avaler ces plantes longilignes à la manière de spaghettis. Le temps passé par chaque individu tête baissée, le bec au contact de l'herbier, fournit donc une bonne estimation de la quantité de ressources qu'il a ingérée. Des observations par balayage aussi bien que des observations focales permettent d'obtenir cette information. Au contraire, lorsque ces mêmes Bernaches s'alimentent sur les prés-salés de *Puccinellia Puccinellia* sp, elles prélèvent les brins d'herbe quasiment un à un en broutant. C'est alors la fréquence de ces coups de bec qu'il convient de mesurer (Pettifor *et al.*, 2000). Les observations focales sont ainsi beaucoup plus appropriées. Il est même possible de simplifier ces observations en ne mesurant que le nombre de coups de bec de chaque individu au cours d'une période de temps donné. Dans la *figure 4*, par exemple, est présentée la fréquence des pas et la fréquence des coups de bec des Bernaches cravants s'alimentant pendant la période de reproduction. Les femelles doivent s'alimenter efficacement pendant de courts moments entre deux épisodes d'incubation des œufs. Les mâles peuvent s'alimenter à tout moment de la journée mais ils restent moins efficaces (*i.e.* fréquence des pas plus importante et fréquence des coups de bec moins importante) lorsque les femelles ne sont pas sur le nid, et qu'ils doivent alors assurer la surveillance à la fois de la femelle et du nid (Poisbleau *et al.*, 2007).

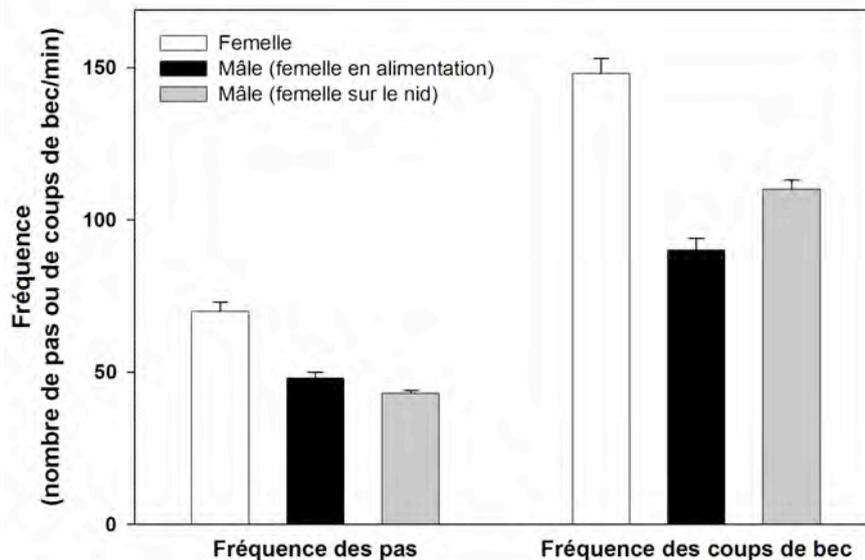


Figure 4 : fréquence des pas et fréquence des coups de bec des Bernaches cravants pendant la période d'incubation

Moyenne \pm erreur standard. Les nombres au-dessus des barres d'erreur représentent les tailles d'échantillons. D'après Poisbleau *et al.*, 2007, reproduit avec l'accord de la revue (*Polar Biology*).

Le comportement des individus est constamment ajusté aux conditions environnementales rencontrées : abondance des ressources, risque de prédation, conditions météorologiques, etc. Outre le comportement proprement dit, il convient donc d'enregistrer le maximum de ces variables environnementales, en fonction des questions posées par le gestionnaire, telles que la température, la vitesse du vent, etc. De manière parfois plus fine, la présence des congénères peut aussi influencer sur le comportement alimentaire : vivre en groupe procure une certaine sécurité, qui peut permettre d'augmenter l'efficacité alimentaire (Elgar, 1989), mais la promiscuité peut aussi entraîner des relations de compétition pouvant limiter cette efficacité (Sutherland, 1996). Il est toujours intéressant d'enregistrer, par exemple au début et à la fin d'une observation focale, la taille du groupe dans lequel se trouve l'individu et sa distance au plus proche voisin (Pöysä, 1994) (*figure 5*). Enregistrer ces paramètres permet, outre la description du comportement, de tenter d'en expliquer les changements par d'éventuelles modifications des conditions environnementales.

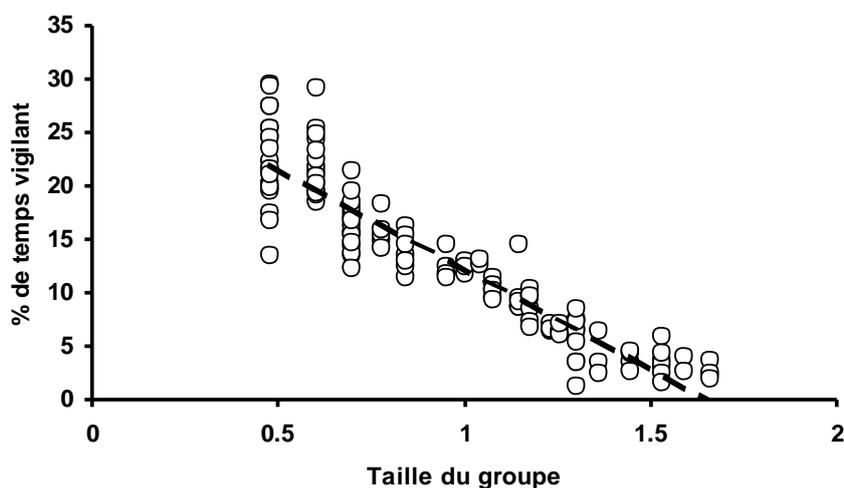


Figure 5 : relation entre le pourcentage de temps passé en vigilance par les Canards siffleurs hivernants (mesure effectuée lors d'observations focales au Pays de Galles) en fonction de la taille des groupes dans lesquels ils se trouvaient (transformée en logarithme) (d'après Portugal et Guillemain, 2011, reproduit avec l'accord de la revue Journal of Ornithology)

Complément de méthode : partager les ressources végétales entre oiseaux sauvages et herbivores domestiques

Savoir sur quelles prairies humides les oiseaux herbivores se nourrissent, quelles communautés végétales et quelles structures de végétation ils préfèrent permet aux gestionnaires d'espaces protégés de maintenir, voire de créer, des milieux favorables au stationnement hivernal des espèces ciblées. Ceci se fait par une gestion visant à leur fournir des sites d'alimentation adéquats. La gestion de ces milieux doit porter sur deux exigences primordiales : le contrôle des niveaux d'eau et de la végétation (Van Wieren, 1998 ; Vulink & Van Eerden, 1998 ; Guillemain, 2000).

Les herbivores domestiques en tant qu'«auxiliaires de gestion »

La gestion de la végétation est quelquefois rendue difficile par l'installation de communautés végétales particulières. En effet, autrefois fortement intégrés à l'économie locale, certains sites ont été délaissés par la diminution, voire l'abandon de certaines pratiques agricoles. Il s'en suit une fermeture des milieux et une modification de la végétation telles que

l'élévation du niveau de la strate herbacée et l'uniformisation de la flore (*e.g.* extension du Chiendent *Elytrigia* sp. et de la Fétuque rouge *Festuca rubra* aux dépens d'autres espèces telles que la Puccinellie *Puccinellia maritima* particulièrement appréciées des anatidés herbivores [Cadwalladr *et al.*, 1972 ; Stahl, 2001]). La tendance actuelle est à la restauration des écosystèmes, souvent par réhabilitation d'une activité traditionnelle : c'est la notion de « gestion conservatoire » (Champion, 2000). Ces activités sont, par exemple, la fauche ou le broyage, mais également le pâturage par des herbivores domestiques. L'activité de ces derniers, véritables « auxiliaires de gestion », permet d'entretenir le couvert végétal, de maintenir son niveau de productivité et la diversité des communautés herbacées le composant (Gordon & Duncan, 1988 ; Hodgson & Illius, 1996). On parle de facilitation dans la mesure où l'action des grands herbivores est généralement bénéfique à l'attractivité des prairies pour les canards et oies (Bos, 2002) et détermine en partie leur capacité d'accueil (Bos *et al.*, 2002), d'autant qu'un site « accueillant » permet, dans une certaine mesure, de prévenir les risques de dégâts occasionnés par les oies aux zones agricoles environnantes, *e.g.* aux cultures de blé d'hiver, par exemple (Patterson *et al.*, 1989 ; Patterson, 1991).

Les grands herbivores ont ainsi souvent un effet facilitateur pour les anatidés herbivores mais cet effet varie selon les espèces. La gestion de la végétation par le pâturage pose la question du choix de l'espèce de grand herbivore à privilégier. Le Canard siffleur, par exemple, le plus petit canard herbivore (environ 700 grammes), préfère s'alimenter sur une herbe assez courte (< 5 centimètres), ce qui expliquerait ses préférences pour les gazons ras créés par les chevaux. L'Oie cendrée, plus grosse (environ 3 kilogrammes), broute généralement une herbe plus haute (4-12 centimètres) qu'elle trouve dans les prairies pâturées par les bovins (Durant, 2001). Ceci induit une ségrégation spatiale des Canards siffleurs et des Oies cendrées pour l'utilisation des ressources alimentaires.

Les moutons font également partie des herbivores souvent utilisés. Leur présence résulte souvent plus de la tradition de l'élevage ovin dans une région que d'un choix réel. Au contraire des bovins (et des chevaux dans une moindre mesure) qui peuvent s'alimenter d'espèces végétales assez coriaces, le mouton est très sélectif et recherche sa nourriture dans les zones où l'herbe est courte et tendre (Sutherland & Hill, 1995). Les Canards siffleurs et les moutons ont des préférences pour les mêmes espèces végétales (*Puccinellia maritima* et *Agrostis stolonifera* en particulier), ce qui peut entraîner une compétition entre ces deux espèces en période hivernale (Cadwalladr & Morley, 1973). De plus, la grande sélectivité des moutons rend la gestion de

la végétation plus difficile dans la mesure où le pâturage ovin ne peut à lui seul contrôler les zones d'herbe haute puisqu'elles sont évitées. Le pâturage doit donc souvent être couplé à la fauche ou au broyage, ce qui induit une augmentation des coûts de gestion (Cadwalladr & Morley, 1973).

Avant que ne soient mis en place des plans de gestion (McKay *et al.*, 1996 ; Benstead *et al.*, 1997), il est nécessaire de comprendre quels sont les besoins essentiels des canards herbivores et des oies, de connaître les critères de la végétation qui y répondent (Summers & Critchley, 1990), et qui reposent essentiellement sur la hauteur moyenne du couvert végétal et la composition spécifique qui peuvent fortement influencer la distribution des oiseaux. La manipulation des niveaux de végétation et des surfaces de communautés végétales attractives pour les oiseaux est cruciale.

Expliciter le choix des sites d'alimentation chez les anatidés herbivores

Les anatidés herbivores montrent des préférences pour certains groupements de végétation. L'étude de leur utilisation peut se faire à distance par des comptages diurnes réguliers et l'observation de la distribution des oiseaux à partir d'une cartographie de végétation préalablement établie. Sur les prés-salés par exemple, il n'est pas rare que les oies utilisent majoritairement les zones à *Puccinellia maritima*, en groupement mono-spécifique ou en association avec des espèces telles que *Aster tripolium* ou *Salicornia* sp., alors que les groupements où dominent *Salicornia* sp. et *Elytrigia* sp. semblent particulièrement évités.

Sur ces différents groupements végétaux, on peut mesurer le temps de « picorage » (*peck-rate*, temps nécessaire à un individu pour réaliser 10 ou 50 coups de bec, par exemple) pouvant être considéré comme un indice de la qualité des ressources alimentaires, *i.e.* plus le temps pour donner x coups de bec est grand, moins le site d'alimentation est de bonne qualité car cela suppose un plus grand effort de recherche alimentaire (ressources dispersées, ou envahies par des espèces végétales non appétentes). De la même manière, plus le temps de déplacement (ou *step-rate*, temps nécessaire à un individu pour faire 10 pas) est long, meilleur est le site car les oies restent plus longtemps sur un bon site d'alimentation. On peut compléter ces observations par un échantillonnage de façon à estimer la qualité moyenne des différentes plantes pouvant être consommées par les oies. Les prélèvements sont lavés, séchés à l'étuve à 60°C pendant trois-quatre jours puis broyés (diamètre de la maille : un millimètre) pour obtenir une poudre. Les analyses biochimiques suivantes sont classiquement réalisées : contenu en protéines

(méthode de Kjeldhal), contenu en fibres : NDF (Neutral Detergent Fibre = hémicellulose, cellulose et lignine) et ADF (Acid Detergent Fibre = cellulose et lignine ; [méthode de Van Soest], contenu en cendres par incinération (passage au four à 550°C pendant 3 heures).

Comme la détermination à distance de l'utilisation des groupements végétaux n'est pas sans risque (risque de confusion sur les limites de ces groupements), ces études sont généralement complétées par la méthode du comptage des crottes (*dropping counts*) (Owen, 1971). Elle consiste en des relevés de densités de crottes déposées par les anatidés dans des quadrats placés sur les prairies (2 mètres × 2 mètres, par exemple, matérialisés par de petits piquets). Cette densité (nombre de crottes/m²) fournit un indice d'utilisation du site par les oiseaux à différents endroits. Ces quadrats sont visités tous les 10 jours environ pour relever les informations suivantes :

- composition spécifique (détermination des espèces et de leur pourcentage de recouvrement),
- hauteur moyenne de la végétation,
- relevé du nombre de fèces d'une ou de plusieurs espèces (la distinction des crottes de chaque espèce se faisant par la taille).

On peut placer plusieurs quadrats dans des zones fauchées ou non, ou faire varier leur composition spécifique et la hauteur de végétation pour déterminer quelles sont les caractéristiques les plus recherchées.

Déterminer le régime alimentaire

**Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE,
Maud POISBLEAU & Daphné DURANT**

Pour quoi faire ?

Étudier le régime est souvent le corollaire de l'étude du comportement alimentaire : on cherche à déterminer sur la base de quelles ressources les oiseaux satisfont leurs besoins énergétiques journaliers (*cf. infra* l'analyse de ceux-ci). Pour le gestionnaire, il est nécessaire de connaître le régime alimentaire des oiseaux lorsqu'il a en charge des zones de gagnage (la question se posant moins dans le cas de la gestion de sites de remise). Une gestion adaptée peut ainsi être mise en place afin de favoriser l'abondance et/ou l'accessibilité des ressources les plus consommées. Il est notable que le régime alimentaire peut varier de manière très marquée au cours du temps : beaucoup de canards de surface sont ainsi granivores en hiver alors qu'ils s'alimentent essentiellement d'invertébrés en été (Arzel *et al.*, 2009). Les oies cendrées peuvent passer d'un régime alimentaire composé majoritairement de tubercules de scirpes (riches en hydrates de carbone, i.e. des glucides) en hiver à un plus grand usage de parties végétatives de graminées au début du printemps (Amat *et al.*, 1991).

Comment faire ?

Les méthodes à employer pour déterminer le régime alimentaire sont très variables en fonction des espèces étudiées, hormis les rares cas où les oiseaux s'alimentent dans des zones où les proies peuvent être déterminées d'après la localisation des oiseaux (par exemple, grandes prairies monospécifiques pâturées par les oies) (Clark *et al.*, 1986).

Pour les espèces chassables, il est possible de récupérer le tube digestif des oiseaux morts et d'en analyser le contenu. On trie sous une loupe binoculaire les proies au niveau taxonomique le plus précis possible (par espèce ou par famille). Un des problèmes de cette technique réside dans la digestion très rapide des aliments souples (invertébrés, certaines graines) qui disparaissent du tube digestif ou deviennent impossibles à identifier avant même d'atteindre le gésier. De ce fait, l'analyse des intestins ne procure souvent pas d'informations suffisantes pour établir le régime. Le gésier, au contraire, est un organe de broyage mécanique, et les aliments les plus durs (graines, en particulier) peuvent y séjourner longtemps. Il convient donc de

bien distinguer dans l'analyse les proies contenues dans le jabot (partie antérieure du tube digestif) de celles contenues dans le gésier, et donc de les trier à part. De même, les tubes digestifs doivent être prélevés le plus vite possible après la mort de l'animal et stockés de manière adéquate (congélation ou alcool à 70°) afin d'éviter toute digestion *post-mortem*. L'identification des différentes proies animales peut être réalisée à l'aide de guides de détermination d'invertébrés (essentiellement insectes et crustacés, voir cependant Campredon *et al.* (1982) pour un guide d'identification du régime alimentaire des canards comprenant leurs proies animales). Il existe pour les graines un certain nombre de collections de référence auxquelles on peut se rapporter. Mettre en place une collection de référence (*tableau I*) pour la zone d'étude considérée, en allant collecter les graines et les invertébrés directement sur le terrain (donc sans digestion) est toujours plus facile car elle est limitée aux espèces effectivement présentes dans la zone. La détermination des plantes entières est en outre souvent plus aisée que celle des simples graines.

Tableau I : collections de référence pour la détermination des graines (d'après Legagneux *et al.*, 2007, reproduit avec permission de la revue Journal of Ornithology)

source	Adresse	Accessibilité
Digital seed atlas of the Netherlands	http://www.seedatlas.nl	accès gratuit
Université du Colorado	http://www.seedimages.com	accès limité
Interactive encyclopedia of North American weeds	http://www.thundersnow.com/weedid.htm	cd-rom, accès limité
Ohio State University	http://www.ag.ohio-state.edu/~seedbio/seed_id/index.html	accès gratuit à 233 espèces
Bioimages.org	http://www.bioimages.org.uk	accès gratuit
Hypermedia for plant protection – weeds	http://www.dijon.inra.fr/hyppa/	accès gratuit
The seed site	http://theseedsite.co.uk/	accès gratuit
Seed for free	http://seed.for.free.fr/	accès gratuit
Atlas of seeds	http://www.cebc.cnrs.fr/atlasofseeds.html	accès gratuit

Pour les espèces typiquement herbivores (oies, bernaches, Canards siffleurs), il est parfois possible de récupérer le tube digestif s'il s'agit d'oiseaux chassés, mais les plantes ingérées sont souvent difficiles à identifier du fait de leur digestion rapide. Dans le cas d'espèces protégées ou s'il n'est pas possible de prélever les oiseaux (en réserve naturelle), on peut collecter leurs crottes lorsqu'elles sont produites sur la terre ferme. Ceci peut être réalisé à une période de la journée où les oiseaux ne sont pas présents,

ce qui évite tout dérangement. L'objectif est d'étudier les épidermes des plantes consommées. Ceci est encore affaire de spécialiste et, comme pour l'analyse des contenus digestifs, la détermination est grandement facilitée par la mise en place d'une collection de référence pour les espèces de plantes de la zone d'étude. Il n'existe pas de collection de référence publiée ou disponible sur Internet pour les épidermes de plantes côtières. En pratique sur le terrain, on ne collecte que des crottes éloignées les unes des autres de manière à ne pas risquer de prélever deux crottes produites par le même oiseau. Chaque crotte est placée dans un sac de congélation et identifiée, en indiquant le lieu et la date de collecte. Les prélèvements sont conservés au congélateur jusqu'à analyse.

Comment trier les prélèvements et présenter les résultats ?

Dans le cas de l'analyse des fragments d'épidermes, on commence par sécher les crottes à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Elles sont ensuite broyées et tamisées de manière à obtenir un mélange homogène de fragments de 0,5 mm à 1 cm. Ces fragments sont ensuite trempés dans un bain d'eau de Javel diluée afin de les rendre translucides. Une fois rincée, la préparation est examinée au microscope. La proportion d'épidermes correspondant à chaque plante comptée dans chaque crotte (ou échantillon de crottes) est utilisée pour estimer la part de chaque plante dans le régime (voir Ponce-Boutin *et al.*, 2000 ou Desnouhes & Lepley, 2004 pour plus de détails sur les protocoles à mettre en œuvre).

Dans le cas de l'analyse des contenus digestifs, il existe différents modes de présentation des résultats. Ils influent sur la méthode de tri à employer. Certains auteurs présentent la fréquence d'occurrence de certaines proies, c'est-à-dire la proportion de tubes digestifs analysés contenant au moins une fois la proie donnée. Dans ce cas, le problème est que la simple présence d'un type de proie ne renseigne pas sur la propension des individus à activement sélectionner cette proie plutôt qu'une autre. D'autres auteurs présentent le poids (frais ou sec) ou le volume relatif de chaque type de proie par rapport au poids ou au volume total. Dans ce cas, le travail de tri des contenus digestifs est plus long, puisqu'il faut isoler chaque type de proies, mais le résultat obtenu est aussi plus précis. Enfin, c'est parfois la proportion de chaque type de proies qui est présentée, *i.e.* le nombre de proies de chaque type par rapport au nombre total de proies dans l'échantillon analysé. Cette méthode présente l'avantage de limiter le tri à un comptage sous loupe binoculaire, sans avoir besoin de physiquement séparer les différentes proies. Dans ce cas, il est difficile de comparer des types de proies très différentes en termes de poids ou de volume. Chaque façon de présenter les résultats

offre donc des avantages et des inconvénients. Cette incohérence entre études mène souvent à l'incapacité à comparer les résultats de différents travaux (Dessborn, soumis). Il est maintenant plutôt recommandé d'utiliser le poids sec ou le volume des différents types de proies. La valeur absolue est à privilégier par rapport à la présentation de proportions, qui peuvent toujours le cas échéant être recalculées. L'analyse des contenus digestifs est une tâche longue et fastidieuse, qui demande de bonnes conditions de travail (laboratoire bien éclairé, bon matériel optique). Il est commode, une fois l'analyse des contenus réalisée, de stocker séparément les proies contenues dans chaque tractus (dans de l'alcool à 70° si elles n'ont pas été étuvées), ce qui constitue ainsi une collection de référence.

Déterminer les besoins énergétiques

**Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE,
Maud POISBLEAU & Daphné DURANT**

Pour quoi faire ?

Permettre aux oiseaux de satisfaire leurs besoins énergétiques journaliers est une des priorités du gestionnaire. Ces besoins peuvent cependant différer entre individus et fluctuer fortement au cours du temps. Il convient donc de déterminer quand et quels types d'individus ont les besoins les plus importants, afin de potentiellement ajuster la gestion des habitats en conséquence : si, sur un site d'hivernage des anatidés, fournir des zones de repos favorables paraît un objectif de gestion adéquat dans des conditions environnementales (par exemple climatiques) normales, le besoin de leur fournir des sources d'énergie suffisantes est plus marqué lors de vagues de froid entraînant un déficit nutritionnel ou sur les haltes migratoires.

Dans ce domaine, il est important de distinguer l'énergie qui est utilisée pour satisfaire les besoins immédiats des individus, de celle qui est emmagasinée sous forme de réserves et utilisée plus tard. Cette distinction est particulièrement claire concernant l'énergie utilisée pour la reproduction : on distingue en général les reproducteurs sur revenu (*income breeders* en anglais), qui vivent à flux tendu et utilisent et sélectionnent pour se reproduire des ressources qu'ils trouvent sur les zones de reproduction elles-mêmes, des reproducteurs sur capital (*capital breeders*) qui accumulent parfois très à l'avance l'énergie utilisée plus tard pour produire les œufs ou assurer la survie de la femelle pendant la couvaison (Jönsson, 1997). De manière schématique, les espèces migratrices les plus grandes sont plutôt des reproducteurs sur capital. Les plus petites sont plus fréquemment des reproducteurs sur revenu, du fait du coût trop élevé pour ces dernières de transporter des réserves trop importantes par rapport à leur masse corporelle pendant la migration pré-nuptiale (Klaassen *et al.*, 2001). Les oies, les bernaches et l'Eider à duvet sont ainsi des reproducteurs sur capital (voir cependant Gauthier *et al.*, 2003), les espèces de canards les plus petites (sarcelles) des reproducteurs sur revenu et les canards de taille moyenne des espèces intermédiaires (Mann & Sedinger, 1993).

On comprend aisément qu'il est nécessaire au gestionnaire d'un site d'hivernage d'oies de leur fournir par conséquent les conditions nécessaires à une bonne alimentation en fin d'hiver, quand elles commencent à préparer la reproduction. Il est notable dans ce cas que les oiseaux peuvent changer de type de ressources consommées par rapport au cœur de l'hiver, afin d'acquérir certains éléments particulier (par exemple des protéines, Prins & Ydenberg, 1985). Les conditions d'hivernage des petites espèces de canards, cependant, ne sont pas non plus sans effet sur leur succès reproducteur futur : la proportion de jeunes sarcelles dans les captures d'automne en Camargue (utilisée comme un indicateur du succès de reproduction) est ainsi plus élevée lorsque les individus semblent, considérant leur masse corporelle, en meilleure condition corporelle à la fin de l'hiver précédent (Guillemain *et al.*, 2008, voir aussi Poisbleau *et al.*, 2006 pour les bernaches cravant). Cette corrélation ne remet cependant pas en cause le fait que les sarcelles soient des reproducteurs sur revenu, mais il est possible qu'une meilleure condition corporelle en fin d'hiver leur permette de migrer de manière plus efficace (plus vite ? en évitant certaines zones ?) et donc d'arriver en plus grand nombre et plus tôt sur les zones de reproduction, leur permettant alors d'être plus productives (*figure 6*).

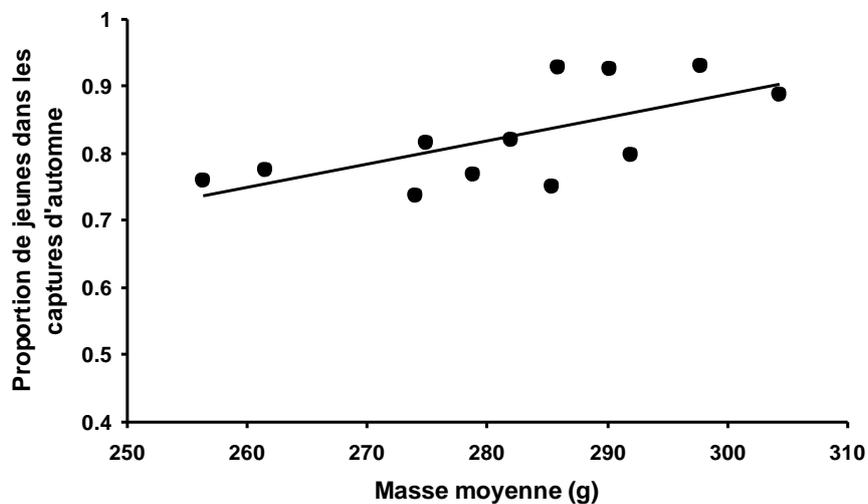


Figure 6 : relation entre la proportion de jeunes Sarcelles d'hiver dans les captures d'automne (utilisée comme un indicateur du succès de reproduction de l'année) et la condition corporelle des oiseaux à la fin de l'hiver précédent (tiré de Guillemain *et al.* (2008) avec la permission de la revue Ibis).

Outre cette satisfaction des besoins énergétiques nécessaires à la migration et à la reproduction, les besoins journaliers pendant l'hivernage sont importants à prendre en compte. Les espèces se nourrissant de parties végétatives de plantes (Canard siffleur, oies et bernaches dans certains cas) s'alimentent sur des ressources relativement pauvres en énergie (par rapport à certaines proies animales par exemple), tout en comprenant des ressources nutritionnelles essentielles (oligoéléments, protéines, vitamines). Ceci les contraint à ingérer de grandes quantités et donc à passer plusieurs heures par jour à se nourrir. En conséquence, alors que les canards granivores peuvent, à certaines périodes de l'hiver, combler leurs besoins par une alimentation essentiellement nocturne, les Canards siffleurs sont contraints à s'alimenter aussi pendant la journée (Bruinzeel *et al.*, 1997). Il convient donc de fournir à ces espèces non seulement des remises mais aussi des prairies pour se nourrir pendant la journée (voir par exemple, le cas de la réserve de chasse et de faune sauvage de la baie du Mont-Saint-Michel [Schricke, 2005, 2010]).

Les besoins d'une même espèce évoluent en fonction du climat général de la zone d'hivernage : ainsi les oiseaux hivernant plus au nord passent une part plus grande des 24 heures en recherche de nourriture (Tamisier, 1972 ; Guillemain *et al.*, 2002c).

Comment faire ?

Les besoins énergétiques des individus peuvent être mesurés de plusieurs manières, mais qui font souvent appel à des techniques relativement poussées et onéreuses. La seule exception, qui présente toutefois une relative incertitude quant à une mesure précise de la dépense énergétique, est l'étude du budget d'activités : on peut considérer que l'observation d'une augmentation des temps d'alimentation journaliers correspond à des périodes de plus grands besoins énergétiques. Ainsi les « stratégies d'hivernage » des canards de surface les amènent-ils à s'alimenter plus en début (engraissement pré-hivernal) qu'en milieu de saison (Tamisier *et al.*, 1995). Les besoins sont également plus élevés pendant la migration pré-nuptiale elle-même (le terme « migrateur sur revenu » étant employé [Arzel *et al.*, 2007]). Chez beaucoup d'oies, des phénomènes d'« hyperphagie », pendant lesquels l'alimentation occupe une part croissante du budget d'activité au cours de la migration et juste avant la reproduction, ont également été décrits (Mc Landress & Raveling, 1981). Sachant ce que représente chaque type de comportement en termes d'énergie par rapport au métabolisme basal, le budget d'activités permet d'estimer, avec une certaine incertitude toutefois, les besoins totaux des individus (par

exemple, une heure de vol représente un coût énergétique x fois plus grand qu'une heure de repos [Goldstein, 1988]). Les autres méthodes de mesure des besoins énergétiques journaliers sont réalisées au niveau individuel, et impliquent la capture des individus (les *time energy budgets* ci-dessus sont souvent fondés au départ sur ces mesures individuelles, afin de calibrer le rapport entre coût énergétique d'une activité et coût énergétique au repos).

La respirométrie est fondée sur le principe qu'un individu augmente sa fréquence respiratoire lorsque son métabolisme (ses besoins énergétiques) est plus élevé. L'animal est placé dans une chambre hermétique (appelée chambre respirométrique) qui mesure la quantité d'oxygène consommée et le dioxyde de carbone rejeté. La différence de teneur en oxygène entre l'air entrant et l'air sortant reflète l'activité respiratoire de l'individu au repos (taux métabolique basal, ou *Basal Metabolic Rate*, BMR), qui peut varier en fonction des saisons, de la température, etc. Ces chambres calorimétriques sont le plus souvent des engins de laboratoire fixes (Duriez *et al.*, 2010), ce qui oblige à capturer l'individu, à le déplacer vers le site de mesure et à l'y maintenir en captivité pendant un certain temps. Du fait du stress engendré par ces manipulations, il est recommandé d'attendre quelques heures avant de réaliser la mesure du BMR sur l'animal, afin de lui donner le temps de revenir à son métabolisme de base.

Une deuxième technique pour mesurer les besoins énergétiques est celle de l'« eau doublement marquée » ou « eau lourde » : on injecte à un individu de l'eau dont les atomes d'oxygène et d'hydrogène sont marqués de manière radioactive, ou des atomes de différents types (isotopes stables) en proportions connues. Après un temps de diffusion de ces atomes particuliers dans l'organisme, une prise de sang est réalisée et l'animal est relâché. Après une période d'activité normale (souvent 24 heures), l'oiseau est re-capturé et subit une nouvelle prise de sang. La vitesse à laquelle ces atomes particuliers ont disparu de son organisme permet d'estimer la production de dioxyde de carbone, donc le métabolisme. Il s'agit cette fois du *Field Metabolic Rate* (FMR), qui correspond aux besoins énergétiques d'un individu ayant une activité normale en nature (revue détaillée de la technique dans Butler *et al.*, 2004).

Enfin des enregistreurs de rythme cardiaque sont parfois posés sur les oiseaux pour mesurer, comme précédemment, leur taux métabolique sur le terrain à partir de leur fréquence cardiaque (Weimerskirch *et al.*, 2000).

Marquer individuellement les oies, canards et bernaches

**Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE,
Maud POISBLEAU & Daphné DURANT**

Le type de marquage le plus simple utilisé pour les oies, les canards et les bernaches consiste en des bagues métalliques posées sur les pattes et porteuses d'une information sur le centre de baguage émetteur (« OIS. MUS. PARIS » pour les oiseaux bagués en France dans le cadre des programmes coordonnés par le Muséum national d'histoire naturelle de Paris) et d'un code alphanumérique unique permettant de reconnaître chaque individu. Ces bagues sont souvent en acier inoxydable pour être adaptées aux milieux côtiers salés que les anatidés fréquentent au moins une partie de l'année, et sont ainsi plus résistantes que les bagues en aluminium utilisées pour la plupart des autres oiseaux. Lorsqu'elles sont retrouvées, ces bagues doivent être renvoyées au centre de baguage du pays (le Muséum à Paris pour la France). Ce dernier contacte le centre de baguage du pays initial d'où provenait l'oiseau. Le lieu, la date et les circonstances de reprise (tué à la chasse, trouvé mort, etc.) doivent être indiquées, ainsi que les coordonnées de l'observateur s'il souhaite recevoir en retour l'historique de l'oiseau. Il est également possible de transmettre ces données par Internet *via* le site d'EURING, qui coordonne le baguage à l'échelle internationale (www.ring.ac).

Les caractères inscrits sur ces bagues métalliques sont très petits, de sorte qu'il est le plus souvent nécessaire d'avoir la bague en main pour en lire le code. Ceci réduit donc les informations aux cas de reprises (oiseaux tués volontairement ou trouvés morts) ou de contrôles (oiseaux capturés vivants puis relâchés). Afin de permettre une reconnaissance des individus à distance sans avoir besoin de les re-capturer, des marques portant des codes individuels sont aussi posées sur certains oiseaux.

Les bernaches (essentiellement Bernache cravant à ventre sombre *Branta b. bernicla* et Bernache nonnette *Branta leucopsis* en France) se nourrissent souvent dans des prairies où la végétation est rase (prés-salés) ou sur l'estran (vasières intertidales), ce qui permet de voir facilement leurs pattes : des bagues en plastique comportant un code couleur, alphanumérique

ou à base de lignes horizontales servent à identifier les individus (Ebbinge *et al.*, 1991).

Chez les oies grises, la méthode de marquage la plus fréquemment utilisée consiste en la pose de colliers en plastique porteurs eux aussi d'un codage alphanumérique en plus du codage couleur du collier (*e.g.* Swann *et al.*, 2005). Contrairement aux bernaches, les pattes des oies grises sont en effet souvent difficiles à observer, car elles sont le plus souvent dans l'eau ou cachées par la végétation dans laquelle ces oiseaux se nourrissent.

Pour les canards, qui passent la plupart du temps dans l'eau, les combinaisons de bagues colorées ne sont pas une solution efficace puisque leurs pattes sont le plus souvent invisibles. Une exception concerne cependant le Canard siffleur *Anas penelope* dont le mode d'alimentation à terre en prairies humides facilite l'observation des bagues (Mitchell, 1997).

Les marques patagiales, attachées à l'avant de l'aile, ont été utilisées dans le passé mais semblent mal acceptées par les chasseurs et le public en général, et leur effet sur les oiseaux eux-mêmes reste débattu (Saunders, 1988).

La technique la plus efficace pour identifier les canards à distance semble être la pose de marques nasales en plastique : cette technique a été testée à la fois en volière et en nature, permettant de démontrer son innocuité pour les espèces concernées (Guillemain *et al.*, 2007a). Aujourd'hui, plusieurs centaines de canards sont ainsi marqués par an en France, auxquels s'ajoutent les oiseaux marqués à l'étranger dans le cadre de projets coordonnés à l'échelle européenne. Différentes couleurs de marques nasales sont utilisées pour les différentes espèces dans les différents pays (*figure 7*).



Figure 7 : Sarcelle d'hiver baguée et porteuse d'une marque nasale (code B10)
(cl. D. Lédan)

Tous les programmes de marquage colorés d'oiseaux en Europe sont recensés sur le site www.cr-birding.be. Les observations d'oies marquées peuvent être directement saisies sur le site www.geese.org. Pour les canards, les observations peuvent être renvoyées directement à Alain Caizergues (alain.caizergues@oncfs.gouv.fr) pour les plongeurs, et à Matthieu Guillemain (matthieu.guillemain@oncfs.gouv.fr) pour les canards de surface.

Outre les marquages présentés ci-dessus, des appareils électroniques sont parfois posés sur les canards, les oies et les bernaches, mais n'ont pas pour objet l'identification visuelle à distance de chacun d'eux. Trois types d'appareil sont généralement utilisés :

- *les émetteurs radio*. Ils émettent en VHF un bip à intervalle régulier (dont la vitesse d'émission peut varier en fonction de l'activité de l'oiseau) sur une fréquence propre à chaque individu. En utilisant un récepteur radio et en scannant les différentes fréquences, l'observateur peut s'assurer de la présence de chaque individu dans un rayon donné qui dépend de la puissance de l'émetteur (voir Bregnballe *et al.*, 2009 pour l'usage de cette technique dans des analyses d'utilisation de l'habitat par les Sarcelles d'hiver).

- *des transpondeurs*. Une puce est placée sous la peau, et l'individu porteur est reconnu lorsqu'il passe à proximité d'un lecteur (portique ou autre). Le très faible poids de ces transpondeurs confère un avantage certain à cette technique. Par contre, la portée du lecteur limitée à quelques mètres maximum restreint leur usage à des conditions très particulières (par exemple, chez les Manchots lorsque la localisation des colonies les oblige à emprunter des trajets très précis pour atteindre l'océan [Gendner *et al.*, 2005]).

- *des enregistreurs* (qui peuvent parfois également transmettre automatiquement les données). Ils ont pour but de renseigner sur le comportement ou le déplacement des individus qui les portent. Dans cette catégorie se rangent, par exemple, les altimètres et les enregistreurs de fréquence cardiaque. Les plus connus sont les enregistreurs de position, basés sur le système Argos ou le système GPS utilisés de plus en plus fréquemment sur les anatidés (Gaidet *et al.*, 2010). Lorsqu'un oiseau équipé de cette manière est retrouvé, il est important de récupérer l'appareil. En effet, certains de ces appareils ne font qu'enregistrer les données et ne peuvent pas les transmettre, de sorte qu'il faudra connecter l'appareil à un ordinateur pour en récupérer les informations. L'adresse de retour est le plus souvent indiquée directement sur l'appareil. Dans le cas contraire, il convient de contacter le Muséum national d'histoire naturelle comme on le ferait pour une bague.

Références bibliographiques

- AERTS B. A., ESSELINK P. & GUIDO J. F. H. (1996) Habitat sélection and diet composition of greylag geese (*Anser anser*) and barnacle geese (*Branta leucopsis*) during fall and spring staging in relation to management in the tidal marshes of the Dollard. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 5: 65-75.
- AEWA Dark-bellied Brent goose Working group (2009) *Knowledge needs for conservation*. AEWA Dark-bellied Brent goose Action Plan workshop, 15-16 December 2009, Bonn, Germany, 1 p.
- ALTMANN J. (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- AMAT J. A., GARCIA-CRIADO B. & GARCIA-CIUDAD A. (1991) Food, feeding behaviour and nutritional ecology of wintering greylag geese *Anser anser*. *Ardea* 79: 271-282.
- ANDERS N. R., CHURCHYARD T. & HIDDINK J. G. (2008) Predation of the shelduck *Tadorna tadorna* on the mud snail. *Hydrobia ulvae*. *Aquat Ecol*. DOI 10.1007/7 p.
- Anonyme (2009) Bernache cravant, *Branta bernicla* (Linné, 1758). *Cahiers d'Habitat « Oiseaux »*, MEEDDAT-MNHN.
- ARZEL C., ELMBERG J. & GUILLEMAIN M. (2007) A flyway perspective of foraging activity in Eurasian Green-winged Teal, *Anas crecca crecca*. *Canadian Journal of Zoology*, 85: 81-91.
- ARZEL C., ELMBERG J., GUILLEMAIN M., LEPLEY M., BOSCA F., LEGAGNEUX P. & NOGUES J.B. (2009) A flyway perspective on food resource availability in a long-distance migrant, the Eurasian Teal (*Anas crecca crecca*). *Journal of Ornithology*, 150: 61-73.
- BAUER K. M. & GLUTZ VON BLOTZHEIM U.N. (1968) *Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Anseriformes (I. Teil), swans, geese, ducks*. AVG, Frankfurt am Main, 535 p.
- BREDIN D. & METAIS M. (1982) *Hivernage de la Bernache cravant en Baie de Bourgneuf. Hivers 1981-1982*. LPO, DPN, Rochefort.
- BREGNBALLE T., ANDERSEN U. D., CLAUSEN P., KJAER P. A. & FOX A. D. (2009) Habitat use and home range size of autumn staging radio-marked Teal *Anas crecca* at Ulvshale-Nyord, Denmark. *Wildfowl Sp. Issue*, 2: 100-114.
- BRUINZEEL L. W., VAN EERDEN M. R., DRENT R. H. & VULINK J. T. (1997) Scaling metabolisable energy intake and daily energy expenditure in relation to the size of herbivorous waterfowl: limits set by available foraging time and digestive performance. in VAN EERDEN M.R. *Patchwork – patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands*. PhD thesis, University of Groningen: 111-132
- BUTLER P. J., GREEN J. A., BOYD I. L. & SPEAKMAN J. R. (2004) Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional Ecology*, 18: 168-183.

- CAMPREDON S., CAMPREDON P., PIROT J.-Y. & TAMISIER A. (1982) *Manuel d'analyse des contenus stomacaux de canards et de foulques*. Office national de la Chasse, Paris.
- CAMPREDON P. (1984) Comportement alimentaire du Canard siffleur (*Anas penelope* L.) en période hivernale. *Gibier Faune Sauvage*, 3 : 5-20.
- CLARK R. G., GREENWOOD H. & SUDGEN L. G. (1986) Influence of grain characteristics on optimal diet of field-feeding mallards *Anas platyrhynchos*. *Journal of Applied Ecology*, 23: 763-771.
- CLAUSEN P. (1997) Dark-bellied Brent geese *Branta b. bernicla* use of the White Sea. A progress report . In VAN NUGTEREN J. (ed.) *Dark-bellied brent goose Branta bernicla bernicla flyway management plan*. IKC Natuurbeheer N° C-17. Information and Reference Centre for Nature Management, Wageningen, The Netherlands: 174-183.
- CZAKOWSKI A. & SCHRICKE V. (éd.) (1999) *Atelier Scientifique International « Vers une gestion cynégétique européenne de la Bernache cravant à ventre sombre Branta b.bernicla »*, Vannes, Morbihan, France : 5-7 novembre 1998. FACE/OMPO/ONC, Paris, France, 77 p.
- DALLOYAU S. (2008) *Réponse fonctionnelle et stratégies d'hivernage chez un anseridé en lien avec la disponibilité de la ressource alimentaire. Cas de la Bernache cravant à ventre sombre (Branta bernicla bernicla) en hivernage sur le littoral atlantique (île d'Oléron, Charente-maritime, 17)*. Mémoire EPHE, Montpellier, 117 p., annexes.
- DALLOYAU S., TRUT G., PLUS M., AUBY I. & EMERY E. (2009) *Caractérisation de la qualité biologique des masses d'eau côtières : cartographie des herbiers de Zostera noltii et Zostera marina du Bassin d'Arcachon*. Rapport IFREMER, juin 2009, 52 p.
- DESMONTS D (2007) *Intégration du lien consommateur-ressource dans l'étude de l'influence des activités humaines sur l'hivernage des bernaches cravants dans un écosystème littoral fortement anthropisé*. Thèse, Université de Bretagne occidentale, Brest, 159 p
- DESMONTS D., FRITZ H., CORNULIER T. & MAHÉO R. (2009) Rise in human activities on the mudflats and Brent Geese (*Branta bernicla*) wintering distribution in relation to *Zostera* spp. beds: a 30-year study. *J Ornithol.*, 150: 733-742.
- DESNOUHES L. & LEPLEY M. (2004) Régime alimentaire hivernal de l'Oie cendrée *Anser anser* en Camargue (France, Méditerranée). *Alauda*, 72 : 329-334.
- DESSBORN L., BROCHET A. L., ELMBERG J, LEGAGNEUX P., GAUTHIER-CLERC M. & GUILLEMAIN M. (2011) Geographical and temporal patterns in the diet of pintail *Anas acuta*, wigeon *Anas penelope*, mallard *Anas platyrhynchos* and teal *Anas crecca* in the Western Palearctic. *European Journal of Wildlife Research*, soumis.
- DUNCAN P., HEWISON A. J. M., HOUTE S., ROSOUX R., TOURNEBIZE T., DUBS F., BUREL F. & BRETAGNOLLE V. (1999) Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. *Journal of Applied Ecology*, 36: 11-23.
- DURANT D., KERSTEN M., FRITZ H., JUIN H. & LILA M. (2006) Constraints of feeding on *Salicornia ramosissima* by wigeon *Anas penelope*: an experimental ap-

- proach. *J. Ornithol.*, 147: 1-12.
- DURIEZ O., FRITZ H., BINET F., TREMBLAY Y. & FERRAND Y. (2005) Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: starvation versus predation risk trade-off? *Animal Behaviour*, 69: 39-49.
- DURIEZ O., ERAUD C. & BRETAGNOLLE V. (2010) First measurements of metabolic rates in the Stone-Curlew, a nocturnal inland wader. *Wader Study Group Bull.*, 117: 119-122.
- EBBINGE S. B. (2005) Plan d'action international pour la Bernache cravant à ventre sombre. In *AEWA ed. 1995-2005 : Dix années au service des oiseaux migrateurs* : 22-25.
- EBBINGE S. B. (2009) *Numbers of Dark-bellied Brent Geese, 1991-2008*. AEWA Dark-bellied Brent goose Action Plan Workshop, 15-16 December 2009, Bonn, Germany, 3 p.
- EBBINGE S. B. & ST-JOSEPH A. K. M. (1992) The Brent goose colour-ringing scheme: unraveling annual migratory movements from high arctic Siberia to the coast of western Europe. In EBBINGE S. B., *Population Limitation in Arctic-breeding Geese*. Thèse de doctorat, Rijkuniversiteit Groningen, mars 1992: 92-104.
- EBBINGE S. B., VAN BIEZEN J. B. & VAN DER VOET H. (1991) Estimation of annual adult survival rates of Barnacle Geese *Branta leucopsis* using multiple resightings of marked individuals. *Ardea*, 79: 73-112.
- EBBINGE S. B., HEESTERBEEK H., ENS B. J. & GOEDHART P. W. (2002) Density dependent population limitation in dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla*. *Avian Science*, 2: 63-75.
- ELGAR M. A. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.*, 64: 13-33.
- ESSELINK P., HELDER G. J. F., AERTS B. A. & GERDES K. (1997) The impact of grubbing by greylag geese (*Anser anser*) on the vegetation dynamics of a tidal marsh. *Aquatic Botany*, 55: 261-279.
- FOUQUE C., TRIPLET P., LERAY G. & SCHRICKE V. (2008) Rôle des zones humides estuariennes pour les oiseaux d'eau. *Zones Humides Infos*, 61 : 10-12.
- FOUQUET M., SCHRICKE V. & FOUQUE C. (2009) Greylag Geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980-2005. *Wildfowl*, 59: 145-153.
- FOX D. A., EBBINGE S. B., MITCHELL C., HEINICKE T., AARVAK T., COLHOUN K., CLAUSEN, P., DERELIEV S., FARAGO S., KOFFIJBERG K., KRUCKENBERG H., LOONEN M. J. J. E., MADSEN J., MOOIJ J., MUSIL P., NILSSON L., PIHL S. & VAN DER JEUGD H. (2010) Current estimates of goose population sizes in western Europe, a gap analysis and an assessment of trends. *Ornis Svecica*, 20: 115-127.
- FRITZ H. (2004) *Suivi des Oies cendrées Anser anser et des Bernaches cravants Branta bernicla sur les mizottes de la Réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon*. Rapport technique final 2000-2003, ONCFS, CEBC, LPO, 69 p.
- GAIDET N., CAPPELLE J., TAKEKAWA J. Y., PROSSER D. J., IVERSON S. A., DOUGLAS D. C., PERRY W. M., MUNDKUR T. & NEWMAN S. H. (2010) Potential spread of highly pathogenic avian influenza H5N1 by wildfowl: dispersal ranges and rates

- determined from large-scale satellite telemetry. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1147-1157.
- GAUTHIER G., BÊTY J. & HOBSON K. A. (2003) Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 84: 3250-3264.
- GÉLINAUD G. (1997) *Écologie et démographie d'une espèce en expansion : le Tadorne de Belon (Tadorna tadorna)* en France. Thèse Université de Rennes 1.
- GENDNER J.-P., GAUTHIER-CLERC M., LE BOHEC C., DESCAMPS S. & LE MAHO Y. (2005) A new application for transponders in studying penguins. *Journal of Field Ornithology*, 76: 138-142.
- GILLIER J. M. & MAHÉO R. (1998) La Bernache cravant à ventre sombre *Branta b. bernicla*. Exemple de la saison 1995-1996. *Ornithos*, 5 : 54-60.
- GOLDSTEIN D. L. (1988) Estimates of Daily Energy Expenditure in birds: the time-energy budget as an integrator of laboratory and field studies. *American Zoologist*, 28: 829-844.
- GUILLEMAIN M. & FRITZ H. (2002) Temporal variation in feeding tactics: exploring the role of competition and predators in wintering dabbling ducks. *Wildlife Biology*, 8: 81-90.
- GUILLEMAIN M., CORBIN J. & FRITZ H. (1999) Interruptions of terrestrial feeding as a way to decrease the non-digestible fraction of the bolus: field observations and laboratory experiments in Mallard. *Wildfowl*, 50: 123-132.
- GUILLEMAIN M., FRITZ H. & GUILLON N. (2000) Foraging behavior and habitat choice of wintering Northern Shoveler in a major wintering quarter in France. *Waterbirds*, 23: 355-363.
- GUILLEMAIN M., FRITZ H. & DUNCAN P. (2002a) The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. *Biological Conservation*, 103: 183-198.
- GUILLEMAIN M., MARTIN G & FRITZ H. (2002b) Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Functional Ecology*, 16: 522-530.
- GUILLEMAIN M., FRITZ H. & DUNCAN P. (2002c) Foraging strategies of granivorous dabbling ducks wintering in protected areas of the French Atlantic coast. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1721-1732.
- GUILLEMAIN M., POISBLEAU M., DENONFOUX L., LEPLEY M., MOREAU C., MASSEZ G., LERAY G., CAIZERGUES A., ARZEL C., RODRIGUES D. & FRITZ H. (2007) Multiple tests of the effect of nasal saddles on dabbling ducks: combining field and aviary approaches. *Bird Study*, 54: 35-45.
- GUILLEMAIN M., ELMBERG J., ARZEL C., JOHNSON A. R. & SIMON G. (2008) The income-capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. *Ibis*, 150: 172-176.
- HARIN N. (2004) *Téledétection des herbiers de Zostera noltii dans un écosystème conchylicole*. Rapport DEA, université de Nantes, 83 p.
- JÖNSSON K. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- JOYEUX E. (2008) *Influence du mode de gestion des prés salés sur la distribution spatiale et les choix alimentaires des Oies cendrées Anser anser en baie de l'Aiguillon*. Mémoire EPHE, Montpellier, 106 p.

- KLAASSEN M., LINDSTRÖM Å., MELTOFTE H. & PIERSMA T. (2001) Arctic waders are not capital breeders. *Nature*, 413: 794.
- LEGAGNEUX P., DUHART M. & SCHRICKE V. (2007) Seeds consumed by waterfowl in winter : a review of methods and a new web-based photographic atlas for seed identification. *J. of Ornithology*, 148: 537-541.
- LENEVEU P. & DEBOUT G. (1994) Déplacements des Tadornes de Belon *Tadorna tadorna* de l'archipel de Chausey vers la baie du Mont-Saint-Michel en période de reproduction. *Alauda*, 62 : 81-90.
- MAHÉO R. (1974) Le Golfe du Morbihan : une réserve... pour quoi faire ? *Penn Ar Bed*, 9 : 155-164.
- MAHÉO R. (1982) Étude du Canard siffleur *Anas penelope* dans le sud de la Bretagne. *Proc. 2nd Tech. Meet. West-Pal. Migr. Bird. Mgmt*, Paris, 1979 : 152-163.
- MAHÉO R. & CONSTANT P. (1971) L'hivernage des Anatidés de surface en Bretagne méridionale, du golfe du Morbihan à l'estuaire de la Loire : relations entre les remises et les zones de gagnage. *L'Oiseau et la Revue française d'ornithologie*, 41 : 203-224.
- MAHÉO R. & DENIS P. (1987) Les bernaches hivernant dans le golfe du Morbihan (sud Bretagne) et leur impact sur les herbiers de zostères : premiers résultats. *Revue d'écologie (Terre et Vie)*, suppl. 4 : 35-45.
- MANN F. E. & SEDINGER J. S. (1993) Nutrient-reserve dynamics and control of clutch size in Northern Pintails breeding in Alaska. *The Auk*, 110: 264-278.
- MAYHEW P. W. (1985) *The feeding ecology and behaviour of Wigeon Anas penelope*. PH-D thesis, 241 p.
- MCLANDRESS M. R. & RAVELING D. G. (1981) Hyperphagia and social behavior of Canada geese prior to spring migration. *Wilson Bull.*, 93: 310-324.
- MCNEIL R., DRAPEAU P. & GOSS-CUSTARD J. D. (1992) The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biol. Rev.*, 67: 381-419.
- MITCHELL C. (1997) Re-mating in migratory Wigeon *Anas penelope*. *Ardea*, 85: 275-277.
- MOORE J. E. & BLACK J. M. (2006) Slave to the tides: spatiotemporal foraging dynamics of spring staging black Brant. *The Condor*, 108: 661-677.
- OWEN M. & BLACK J. M. (1990) *Waterfowl ecology*. Blackie, Glasgow and London, 105 p.
- PATTERSON I. J. (1982) *The shelduck Tadorna tadorna - a study in behavioural ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 276 p.
- PÉRÉ C., HAAS J. & VEIGA J. (2010) Nouvelles données sur le statut du cygne tuberculé dans le Bassin d'Arcachon. *Faune Sauvage*, 287 : 8-15.
- PETTIFOR R. A., CALDOW R. W. G., ROWCLIFFE J. M., GOSS-CUSTARD J. D., BLACK J. M., HODDER K. H., HOUSTON A. I., LANG A. & WEBB J. (2000) Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose populations. *Journal of Applied Ecology*, 37 (Suppl. 1): 103-135.
- POISBLEAU M., FRITZ H., VALEIX M., PERROI P.-Y., DALLOYAU S., LAMBRECHTS M. M. (2006) Social dominance correlates and family status in wintering dark-bellied brent geese, *Branta bernicla bernicla*. *Anim. Behav.*, 71: 1351-1358.

- POISBLEAU M., DALLOYAU S., FRITZ H., BOST C.-A., EBBINGE B.S. (2007) Brent goose *Branta bernicla bernicla* feeding behaviour during incubation, Taïmyr Peninsula, Russia. *Polar Biol.*, 30: 1343-1349.
- PONCE-BOUTIN F., RENONCE O. & LEPLEY M. (2000) *Atlas d'aide à la détermination pour les études de régime alimentaire*. Céderom, Office national de la chasse et de la faune sauvage, APDI, Paris.
- PONSERO A., LE MAO P., YÉSOU P., ALLAIN J. & VIDAL J. (2009) Qualité des écosystèmes et conservation du patrimoine naturel : le cas de l'eutrophisation littorale et l'hivernage de la Bernache cravant *Branta. b. bernicla* en baie de Saint-Brieuc (France). *Revue d'écologie (Terre et Vie)*, 64: 157-170.
- PORTUGAL S. & GUILLEMAIN M. (2011) Vigilance patterns of wintering Eurasian Wigeon: female benefits from male low-cost behaviour. *Journal of Ornithology*, sous presse.
- PÖYSÄ H. (1983) Morphology-mediated niche organization in a guild of dabbling ducks. *Ornis Scandinavica* 14: 317-326.
- PÖYSÄ H. (1994) Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal, *Anas crecca*. *Animal Behaviour*, 48: 921-928.
- PRINS H. H. T. & YDENBERG R. C. (1985) Vegetation growth and seasonal habitat shift of the Barnacle goose *Branta bernicla*. *Oecologia*, 66: 122-125.
- RIDGILL S. C & FOX A. D. (1990) *Cold weather movements of waterfowl in Western Europe*. IWRB Spec. Publ. 13, Slimbridge, U.K., 87 p.
- RIGAUX T. (2006) La nidification du Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* en France en dehors de ses habitats littoraux. *Ornithos*, 13 : 300-309.
- SAINT-GÉRARD T. (1981) Analyse des dénombrements d'Anatidés et de Foulques hivernant en France (janvier 1980). *Bull. mens. ONC*, 53: 19-36.
- SAUNDERS D. A. (1988) Patagial tags : do benefits outweigh risks to the animal ? *Australian Wildlife Research*, 15: 565-569.
- SCHRICKE V. (1983) *Distribution spatio-temporelle des populations d'anatidés en transit et en hivernage en baie du Mont-Saint-Michel, en relation avec les activités humaines*. Thèse doct. 3^{ème} cycle, université Rennes 1, 299 p.
- SCHRICKE V. (1985) Effets de la vague de froid de janvier 1985 et conséquences du redoux sur les anatidés de la baie du Mont-Saint-Michel. *Bull. ONC*, 93 :10-16.
- SCHRICKE V. (1988) Évolution du stationnement des anatidés en baie du Mont-Saint-Michel pendant la vague de froid de janvier 1987. *Bull. ONC*, 120 : 11-14.
- SCHRICKE V. (1989) Synthèse bibliographique sur les études relatives à la migration pré-nuptiale des anatidés en France. *Bull. ONC*, 137 : 5-12.
- SCHRICKE V. (1995) Le domaine public maritime. Situation des réserves de chasse, rôle pour les populations d'oiseaux d'eau et recommandations pour une amélioration de la gestion cynégétique. *Bull. ONC*, 206 : 2-23.
- SCHRICKE V. (1997) Les oies en France, conflits avec l'agriculture. In P. CLERGEAU (coord.) *Oiseaux à risques en ville et en campagne*. INRA Éd., Paris : 43-51.
- SCHRICKE V. (1998) Modalités d'utilisation de la baie par les anatidés. *Penn ar bed*, 169 : 11-16.
- SCHRICKE V. (2002) Utilisation de la baie des Veys et des marais du Cotentin par les anatidés. in *Rapport scientifique ONCFS 2001* : 76-81.

- SCHRICKE V. (2004) La Bernache cravant à ventre sombre *Branta bernicla bernicla*. In *Connaissance des espèces de la Faune sauvage et gestion de leurs habitats*. CD-Rom, ONCFS, Paris.
- SCHRICKE V. (2005) Les aménagements de la réserve de chasse maritime de la baie du Mont-Saint-Michel : bilan du suivi ornithologique et botanique. In *Rapport Scientifique 2004*, ONCFS : 60-64.
- SCHRICKE V. (2010a) Some recent news of the Brent Goose *Branta b. bernicla* in France. *Goose Bulletin Issue*, 10-may 2010: 31-33.
- SCHRICKE V. (2010b) La gestion des herbues de la baie du Mont-Saint-Michel. In *Actes du Colloque Zones humides, chasse et conservation de la nature*, Maison de la baie de Somme et de l'Oiseau, 17-19 juin 2009, *Æstuarina* : 97-110.
- SCHRICKE V., BLET J.-N. & BROCHIER J.-J. (1992) *Les Canards*. Éd. Hatier, coll. Faune sauvage, Paris, 253 p.
- SCHRICKE V., TRIPLET P., BERNARD F. & ELDER J.-F. (1991) Effet de la vague de froid de février 1991 sur les anatidés sur trois sites maritimes du littoral de la Manche. *Bull. ONC*, 169 : 22-29.
- STEPHENS D. W. & KREBS J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- SUTHERLAND I. T. (2009) Foraging behaviour of wild Tufted Duck *Aythya fuligula* in winter. *Wildfowl*, 59: 53-61.
- SUTHERLAND W. J. (1996) *From individual behaviour to population ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, New York,.
- SWAN B. R. L., BROCKWAY I. K., FREDERIKSEN M., HEARN R. D., MITCHELL C. & SIGFUSSON A. (2005) Within-winter movements and site fidelity of Icelandic Greylag Geese *Anser anser*? *Bird Study*, 52: 25-36.
- TAMISIER A. (1972) Rythmes nycthéméraux des sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue. *Alauda*, 40 : 107-135 et 235-256.
- TAMISIER A. (1974) Etho-ecological studies of Teal wintering in the Camargue (Rhône delta, France). *Wildfowl*, 25: 122-133.
- TAMISIER A. (1976) Diurnal activities of green-winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. *Wildfowl*, 27: 19-32.
- TAMISIER A. (1985) Some considerations on the social requirements of ducks in winter. *Wildfowl*, 36: 104-108.
- TAMISIER A. & DEHORTER O. (1999) *Camargue. Canards et Foulques*. Centre ornithologique du Gard, 369 p.
- TAMISIER A., ALLOUCHE L., AUBRY F. & DEHORTER O. (1995) Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. *Wildfowl*, 46: 76-88.
- TREMBLAY Y., CHEREL Y., OREMUS M., TVERRA T. & CHASTEL O. (2003) Unconventional ventral attachment of time depth recorders as a new method to investigate time budget and diving behaviour of seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1929-1940.
- TRIPLET P. & TROLLIET B. (1994) Canard souchet. In *Nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs de France 1985-1989*. SOF, Paris, : 136-137.
- VALÉRY L. (2006) *Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive – Le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation*. thèse, MNHN,

Paris, 261 p.

- VALÉRY L., SCHRICKE V., FRITZ H & LEFEUVRE J.-C. (2008) A synthetic method to assess the quality of wintering sites for the Dark-bellied Brent Goose *Branta bernicla bernicla*-The case study of the salt marsh of Vains in the Mont-Saint-Michel Bay, France. *Vogelwelt*, 129: 221-225.
- VAN EERDEN M. R. (1984) Waterfowl movements in relation to food. In P. R. EVANS, J. D. GOSS-CUSTARD & W. G. HALE (eds) Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University press: 84-100
- VAN NUGTEREN J. (1997) *Dark-Bellied Brent Goose* (*Branta bernicla bernicla*) *Flyway Management Plan*. National Reference Center for Nature Management. Ministry Agriculture, Nature Management and Fisheries. Dutch Society for Preservation of the Wadden Sea, Wageningen, 198 p.
- WALMSLEY J. G. (1987) Le Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) en Méditerranée occidentale. *Oiseau et RfO*, 57 : 102-112.
- WEIMERSKIRCH H., GUIONNET T., MARTIN J., SHAFFER S. A. & COSTA D. P. (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London B.*, 267: 1869-1874.
- ZÖCKLER C. & LYSSENKO I. (2001) Waterbirds on the edge: climate change impact on Arctic breeding waterbirds. In R. E. GREEN, M. HARLEY, M. SPALDING & C. ZÖCKLER, *Impacts of climate change on wildlife*. RSPB/UNEP/WCMC/English Nature/WWF, Cambridge, 71 p.
- ZYDELIS R., ESLER D., KIRK M. & BOYD S. (2008) *Effects of off-bottom shellfish aquaculture on winter habitat use by molluscivorous sea ducks*. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst*. DOI: 10.1002/aqc.977, 11 p.

Chapitre V : Limicoles

Principales caractéristiques biologiques en zone côtière Patrick TRIPLET & Sophie LE DRÉAN QUENÉC’H DU	287
Quantifier les besoins énergétiques des limicoles Alain PONSERO, Patrick LE MAO, Pascal HACQUEBART, Mickaël JAFFRE, Laurent GODET	311
Prendre en compte les surfaces réellement exploitables Alain PONSERO, Patrick LE MAO, Pascal HACQUEBART, Mickaël JAFFRE, Laurent GODET	321
Mesurer le rythme de captures Patrick TRIPLET	331
Quantifier la consommation de coques par les Huîtres pies Patrick TRIPLET	337
Recenser une population nicheuse Patrick TRIPLET	341

Principales caractéristiques biologiques en zone côtière

Patrick TRIPLET & Sophie LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU

Un des challenges de l'écologie appliquée à la conservation est de comprendre l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques qui entraînent des variations dans l'abondance et la distribution des espèces, en l'occurrence ici des limicoles. Tel est l'objectif de ce chapitre qui vise à fournir des éléments d'appréciation sur les grands traits de la biologie des espèces de limicoles, de leurs exigences, avant d'aborder les mesures qui peuvent être mises en œuvre pour leur étude ou leur conservation.

Périodes de présence et cycle d'abondance

Les limicoles ne sont jamais totalement absents des zones côtières. Certaines espèces s'y reproduisent, sur les hauts de plage ou les cordons de galets et y demeurent toute l'année, d'autres y séjournent pendant la période de reproduction ou lors de leur phase d'immaturité sexuelle, avant de regagner des zones continentales, prairies et champs en Europe, tundra arctique pour nombre d'espèces de bécasseaux et de chevaliers. Sans aller en profondeur dans les théories qui expliquent pourquoi les oiseaux quittent leurs zones de reproduction pour gagner les zones littorales, force est de constater qu'il s'agit essentiellement d'un opportunisme alimentaire poussé à l'extrême. Passer la saison printanière dans les latitudes les plus élevées, où la concurrence est excessivement faible en raison de l'immensité des espaces et de la faible densité d'oiseaux, permet de disposer de ressources alimentaires pratiquement illimitées, tant à cette période, toute espèce présente n'a qu'un but, produire une descendance nombreuse. Mais dès que le froid revient, et que la période diurne diminue, les ressources commencent à se faire plus rares et le départ est nécessaire. À ce moment, la reproduction des invertébrés benthiques a déjà produit des quantités énormes d'animaux. Il y a, par exemple, plusieurs millions de *Corophies* à l'hectare sur les hauts de plage, ce qui fournit des ressources extrêmement abondantes à des oiseaux consommant ces proies. Par définition, aucun oiseau ne se reproduit sur la zone intertidale, aussi, en été, la compétition est-elle faible et cela explique probablement pourquoi tant d'oiseaux s'y regroupent. Les arrivées sont progressives, de juillet, avec des oiseaux ayant quitté prématurément leurs zones de reproduction, à novembre, quand les derniers migrateurs se déplacent à la

recherche des meilleures conditions d'hivernage. Un estuaire d'Europe occidentale ressemble en fin d'été à une station-service d'autoroute. Des oiseaux s'y arrêtent juste quelques heures, d'autres plus longuement, le temps de récupérer les réserves énergétiques leur permettant de poursuivre leur voyage. La durée de leur séjour est conditionnée par de nombreux facteurs, biotiques et abiotiques qui vont être détaillés.

La perte d'habitats estuariens et littoraux peut donc conduire à la famine et ainsi à la mortalité et/ou à l'émigration des oiseaux vers d'autres sites. Pour cette raison, il est important de conserver les fonctionnalités d'un plus grand nombre possible de sites estuariens et littoraux qui ont tous une fonction, directe par la présence régulière d'oiseaux ou indirecte lors de leur utilisation en tant qu'aire de substitution ou de refuge climatique (Myers *et al.*, 1987 ; Davidson & Piersma, 1992).

Facteurs météorologiques

Les conditions météorologiques peuvent affecter les limicoles en zone littorale à tout moment de l'année, mais c'est surtout en période hivernale, avec la conjonction d'éléments défavorables que les effets sur les oiseaux paraissent les plus importants. Cependant, un événement météorologique estival, comme, par exemple, une vague de chaleur, peut anéantir des populations d'invertébrés en haut d'estran et conduire à une non utilisation par les oiseaux qui s'en nourrissent et à leur départ prématuré vers d'autres zones d'hivernage potentielles.

Températures

Les basses températures augmentent les besoins énergétiques des oiseaux qui doivent maintenir constante leur température interne (en général supérieure à 40°C). Ceci est d'autant plus critique chez les petites espèces qui ont des besoins énergétiques basaux proportionnellement plus importants que les espèces plus grandes (Prokosch, 1984).

Les basses températures réduisent par ailleurs la profitabilité pour les oiseaux qui se nourrissent sur les vasières (Goss-Custard, 1969 ; Page *et al.*, 1979 ; Townshend, 1981 ; Colwell & Dodd, 1997). Certaines espèces, notamment les crustacés *Corophium* sp, rentrent profondément dans leurs terriers dès que la température baisse en-dessous de 12°C. Elles deviennent inaccessibles aux espèces ayant un bec court comme les Gravelots, ce qui peut les conduire à quitter le site où ils séjournent (Triplet, inédit). Le même phénomène se produit avec les bivalves *Macoma balthica* hors de portée du bec des Bécasseaux maubèches, mais également pour les annélides

Nereis diversicolor et les *Arenicola marina*, inaccessibles aux Courlis cendrés excepté lorsqu'elles remontent en surface pour déféquer (Reading & McGroarty, 1978 ; Zwarts, 1997).

Les hautes températures estivales réduisent l'accessibilité des proies qui se réfugient au plus profond de leurs terriers ou sous les rochers afin d'éviter la dessiccation. Des épisodes de canicule peuvent conduire à la quasi-disparition des crustacés sur le haut estran et à une modification de la répartition de leurs prédateurs (exemple, en baie de Somme [Triplet, inédit]).

Lorsque les températures hivernales sont plus douces, les invertébrés se rapprochent de la surface du sédiment et deviennent plus facilement accessibles aux oiseaux. Le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* augmente le nombre de captures d'annélides par minute quand la température augmente entre 10 à 18 °C (Pienkowski, 1983).

Précipitations

Les précipitations n'ont pas d'effets directs sur les oiseaux, excepté lorsqu'elles tombent très violemment. En revanche, il existe des effets indirects (Burger, 1984).

La pluie peut créer des zones temporaires d'eau douce qui provoquent une mortalité importante chez les espèces d'invertébrés strictement marines. La diminution locale d'abondance qui en résulte aura des conséquences sur la répartition des oiseaux en ce lieu précis (Page *et al.*, 1979). À l'inverse, la pluie sur les pâtures peut entraîner une augmentation des manifestations de surface des vers de terre, ce qui peut être attirant pour des espèces comme les Courlis cendrés *Numenius arquata* pour lesquels les pâtures peuvent ainsi devenir plus profitables que les vasières intertidales (Townshend, 1981).

De plus, la pluie crée une perturbation importante dans le comportement des oiseaux qui confondent les impacts des gouttes sur le sol et les manifestations de vie de leurs proies. L'efficacité de prédation des oiseaux chassant à vue comme le Pluvier argenté s'en trouve réduite (Pienkowski, 1983).

Vent et tempêtes

Selon Evans (1976) et Pienkowski (1981), par vent peu important les limicoles peuvent continuer à s'alimenter. Le vent fort (tempête) provoque un refroidissement du corps par ventilation. Les besoins énergétiques sont

augmentés principalement chez les espèces aux longues pattes (Barge rousse *Limosa lapponica*, Courlis cendré *Numenius arquata*, Chevalier gambette *Tringa totanus*) alors que les bécasseaux, plus ramassés, souffrent moins. Le taux de succès est diminué à cause de la gêne occasionnée par un vent fort qui entrave les déplacements de l’oiseau. Le vent crée, là où il reste une pellicule d’eau, de minuscules rides empêchant l’oiseau de voir les manifestations de surface des invertébrés. Quand il ne reste pas de pellicule d’eau, le vent assèche la surface du sédiment : la majorité des invertébrés gagnent les zones plus profondes qu’ils ne quittent que lorsque les conditions extérieures s’améliorent. Cet effet est augmenté lorsque le vent est chargé de grains de sable. En fonction de sa direction, un vent fort peut modifier la période d’exondation des vasières. Le temps d’accessibilité des vasières peut être réduit parfois de plusieurs dizaines de minutes ou au contraire augmenté. Les surfaces découvertes peuvent également être modifiées (Burger, 1984).

L’augmentation de la puissance du vent provoque la formation de vagues plus élevées et plus puissantes qu’en période calme (*figure 1*). Selon le type de substrat, ces vagues ont des effets très différents mais tout autant perturbateurs pour les oiseaux. Des vagues violentes sur substrat meuble érodent les sédiments vaseux superficiels sur des étendues parfois importantes. Avec ces sédiments, disparaissent les invertébrés qui s’y trouvaient et donc la faune de prédateurs-vertébrés associés. Ceci peut conduire à une modification de la distribution des oiseaux (Ferns, 1983).

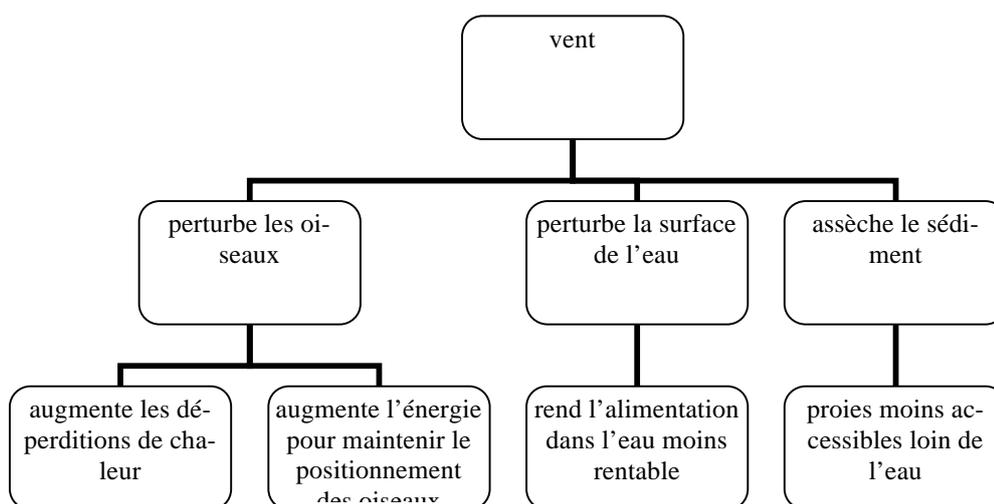


Figure 1: effets du vent sur le comportement (d’après Evans, 1976)

Facteurs biotiques

Le premier facteur biologique expliquant la distribution et l'abondance des limicoles dans un estuaire est l'abondance et la distribution des différentes espèces proies (Wolff, 1969 ; Goss-Custard, 1970), et l'arrivée des oiseaux se produit généralement au pic d'abondance des invertébrés, tandis que leur départ coïncide avec leur plus faible densité (Schneider & Harrington, 1981).

Les surfaces disponibles pour la recherche alimentaire semblent être le facteur principal déterminant les effectifs : les fluctuations ou les tendances peuvent être liées aux déplacements ou à la mortalité des oiseaux, dans le cas extrême où ceux-ci ne trouvent nulle part les conditions requises pour leur survie hivernale (Stillman *et al.*, 2000 ; Durell *et al.*, 2005).

La possibilité pour un site d'accueillir beaucoup de limicoles est donc dépendante de l'importance des vasières productives d'invertébrés (Evans & Dugan, 1984 ; Goss-Custard, 1996). Toutefois, seule une partie de la population totale de proies est réellement disponible. La consommation de proies dépend de leur densité, de leur taille, de leur apport énergétique, de leur digestibilité, de leur profondeur, de leur activité de surface (Zwarts & Blomert, 1992 ; Zwarts *et al.*, 1992). Le rythme d'ingestion est dépendant des interférences entre les oiseaux, et dépend donc de la densité d'oiseaux en elle-même, mais également des relations sociales entre eux qui induisent des dérangements réciproques et des comportements de kleptoparasitisme.

Les relations entre les oiseaux

La compétition intraspécifique

La présence d'oiseaux en groupe implique que chaque individu doit partager les ressources alimentaires avec ses congénères et éviter qu'un autre ne s'installe sur sa zone alimentaire, ou ne lui subtilise sa proie.

Lorsque la densité est élevée, les oiseaux les plus forts s'imposent et leur comportement agressif permet de limiter le nombre d'oiseaux sur les zones d'alimentation les plus favorables. Les oiseaux dominés y ont un rythme de captures moindre et doivent gagner des zones où la nourriture est moins abondante mais où la densité d'oiseaux n'atteint pas des valeurs élevées. Les oiseaux consacrent plus de temps à s'alimenter sur ces zones, mais en compensation, ont moins de risques de compétition, ce qui leur permet, entre deux marées, d'acquérir la quantité de nourriture nécessaire.

Le partage des ressources s'effectue ainsi par l'instauration d'une hiérarchie, fondée sur le seuil de population acceptable pour que les oiseaux présents ne voient pas leur succès de recherche diminuer (Ens & Goss-Custard, 1984 ; Goss-Custard & Durell, 1988 ; Triplet *et al.*, 1999).

Cette domination sociale est fondée sur l'agressivité, dont les manifestations sont plus nombreuses sur les zones riches que sur les zones secondaires. Elle sous-entend des taux d'ingestion différents et peut également aller de pair avec une différence de régime alimentaire. Rares seront les jeunes Huîtriers pies s'alimentant de moules dès leur première année. Leur bec sensible ne les y aide pas mais il est probable que la trop forte compétition soit également responsable de l'occupation d'autres milieux, vasières ou pâtures arrière-littorales où ils se nourriront d'autres proies sans craindre une compétition excessive (Goss-Custard & *al.*, 1996). Ce serait donc durant les étés successifs avant leur maturité complète que ces oiseaux apprendraient à repérer et à utiliser les meilleures zones d'alimentation et à s'y maintenir.

Compétition interspécifique

Elle se produit entre des individus de différentes espèces se nourrissant de la même espèce proie. Depuis le texte pionnier de Zwart (1978), plusieurs études ont montré que la compétition interspécifique entre les différentes espèces de limicoles était limitée en raison de l'utilisation des différents types d'habitats, des différentes espèces, et au sein d'une même espèce, des différentes tailles des individus proies (par exemple, Michaud & Ferron, 1990 ; Fasola & Biddau, 1997 ; Fonseca *et al.*, 2004). Des interrelations se produisent cependant par évitement des oiseaux ou lorsque les espèces proies sont mobiles dans le substrat.

Pour évaluer l'importance de la compétition intra et inter spécifique, on étudie l'interférence qui est la diminution réversible et à court terme du rythme d'ingestion en lien avec la présence de compétiteurs (Goss-Custard, 1980 ; Goss-Custard, 1984 ; Sutherland, 1983). Elle est mesurée comme étant la réduction proportionnelle du rythme d'ingestion associée à un changement proportionnel de conspécifiques (Triplet *et al.*, 1999). Elle est donc essentiellement liée à la densité de compétiteurs, et non à la densité des proies (Goss-Custard, 1984).

Le kleptoparasitisme est également une cause de réduction du rythme d'ingestion des oiseaux. S'il peut se produire chez des individus de la même espèce, il a également été largement étudié chez des oiseaux

d'espèces différentes, par exemple, entre des limicoles et des laridés (Barnard & Thompson, 1985). Le kleptoparasitisme se produit essentiellement lorsque les proies demandent un temps suffisamment long de capture et d'ingestion pour permettre à d'autres oiseaux de déclencher une tentative de subtilisation. Celle-ci a d'autant plus de chance de succès que les oiseaux sont proches les uns des autres (Stillman *et al.*, 2002 ; Triplet, 1994).

Prédation

Alors que la compétition est augmentée lorsque les oiseaux recherchent leur nourriture en groupe, le risque d'être exposé à la prédation diminue : les oiseaux doivent donc trouver un équilibre entre le risque d'être mangés et celui de mourir de faim (Barbosa, 1997, 2002). Pour l'oiseau, le danger de prédation évoluant en permanence, l'intérêt de rechercher sa nourriture en groupe évolue de même : il adaptera sa stratégie alimentaire non seulement en fonction des ressources disponibles mais également en fonction de la présence ou non de prédateurs (Abramson, 1979 ; Creswell, 1994 ; Creswell & Quinn, 2004).

En milieu estuarien, en dehors des chasseurs, les rapaces constituent les principaux prédateurs des limicoles (Page & Whitacre, 1975). Les Faucons pèlerin et émerillon, l'Épervier, les Busards Saint-Martin, et cendré et localement le Hibou des marais sont les espèces les plus couramment citées. Le choix de chacune d'elles se portera vers les oiseaux dont la taille permet au prédateur de s'emparer aisément.

Un risque de prédation élevé sur les zones alimentaires conduit les Bécasseaux maubèches à être plus performants dans leur recherche alimentaire afin de diminuer le temps d'exposition à la prédation (van Gils *et al.*, 2006). Quand les températures sont basses, les coûts métaboliques augmentent et, simultanément, les oiseaux se préparent à subir une prédation accrue en simultané d'une augmentation nécessaire du rythme d'ingestion pour compenser les pertes énergétiques (Hilton *et al.*, 1999).

De nombreux auteurs, et plus particulièrement Goss-Custard (1985) et Ens & Cayford (1996), considèrent que les regroupements des oiseaux sont une des réponses développées vis-à-vis des prédateurs. L'intérêt de rechercher sa nourriture en groupe est multiple au regard du risque de prédation. Premièrement, celui-ci est plus faible pour un individu dans un groupe. D'autre part, les individus bénéficient d'un niveau de vigilance accrue, et ce d'autant plus que les groupes sont mixtes (par exemple, les barges ou les courlis sont plus sensibles que les bécasseaux).

Abondance et disponibilité des ressources

Les limicoles répondent de deux façons aux différences d'abondance de leurs proies. Ces deux réponses sont décrites dans la littérature comme la réponse fonctionnelle et la réponse numérique. La réponse fonctionnelle est celle de l'individu qui adapte son efficacité alimentaire et/ou énergétique à la densité des proies présentes. Cette adaptation se traduit par une variation de la taille de la population quand la ressource alimentaire devient abondante. Ces deux aspects sont à prendre en considération pour la gestion des habitats et des espèces, lorsqu'on a à identifier les zones favorables en termes de conservation.

En termes de réponses aux variations d'abondance des proies, les limicoles présentent une réponse fonctionnelle dite de type 2 (voir Goss-Custard *et al.*, 2006) : la densité des populations augmente graduellement jusqu'à un plateau correspondant à des densités intermédiaires de proies. Les observations montrent que les caractéristiques des proies, le comportement des limicoles (chasseur à vue ou prédateur tactile) et l'environnement (profondeur d'enfouissement des proies, facteurs météorologiques) influencent directement la forme de la réponse fonctionnelle et donc l'« *intake rate* » maximal atteint. La valeur de ce plateau est d'autant plus basse qu'interviennent également d'autres facteurs comme les dérangements humains qui seront traités dans un autre chapitre.

En termes de population et donc de réponse numérique, de nombreuses études montrent que la répartition spatiale des limicoles (comme de tous les prédateurs) est calquée sur la répartition spatiale de leurs proies, ou plus exactement sur les zones de proies disponibles (par exemple, Triplet, 1994). Ainsi les voies de migration et les zones d'hivernage majeures sont situées sur les zones à haute productivité benthique. Ceci est également vrai à des échelles spatiales plus fines comme à l'échelle d'un estuaire.

De ces deux notions découlent le concept de capacité d'accueil, fondamental pour la gestion et la conservation des habitats des limicoles. Ainsi en principe, la connaissance de la densité de proies, de l'« *intake rate* » des prédateurs, de leur densité, permet de prédire la population qu'un site donné est capable d'accueillir. Ce concept est essentiellement valide en dehors de la période de reproduction. La détermination de la capacité d'accueil d'un site est détaillée dans un autre chapitre.

Les proies réellement profitables pour les limicoles

(Patrick Triplet, Sophie le Dréan Quénech'hdu, Alain Ponsero, Patrick Le Mao, Pascal Hacquebart, Mikaël Jaffre, Laurent Godet)

Sur une zone alimentaire, les individus choisissent de préférence les proies les plus profitables c'est-à-dire qui leur permettent d'acquérir le plus d'énergie possible en en dépensant le moins possible. Les proies les plus profitables ne sont pas nécessairement les plus grandes qui peuvent demander trop de temps pour l'ingestion et donc être volées par d'autres oiseaux, ni les plus abondantes, car dans ce cas elles risquent d'être petites et peu riches en matière organique (Triplet, 1994 ; Vam de Kam *et al.*, 2004).

La prédation sur les proies benthiques dépend donc de leur densité de leur taille, de leur accessibilité/profondeur/activité de surface, de leur profitabilité/apport énergétique et de leur digestibilité

Leur densité

La densité de proies constitue un élément très favorable car plus les proies sont abondantes moins l'effort de recherche est important (Van de Kam *et al.*, 2004). Placyk & Harrington (2004) indiquent que, outre la densité des proies, les conditions du milieu, notamment l'exposition aux vagues, jouent un rôle important dans l'utilisation des ressources par différentes espèces. Thompson (1986) et Colwell & Landrum (1993) notent cependant que la densité de proies n'est pas suffisante pour définir la distribution des oiseaux car la taille moyenne des proies, à hautes densités, est plus petite et donc les individus sont moins profitables qu'à des densités plus basses. Ainsi, pour des espèces recherchant leurs proies visuellement, la biomasse par unité de surface constitue un meilleur descripteur de la relation prédateur proie que la densité (Kalejta & Hockey, 1993).

Enfin un élément à ne pas sous estimer est le coût d'un échantillonnage complet (Ens *et al.*, 2005 ; Stillman *et al.*, 2005). Malgré ces limites, la connaissance de la densité des proies peut constituer une approche intéressante des effectifs de limicoles qui tenteront de passer l'hiver sur le site. Cette méthode a, par exemple, été testée avec succès dans la baie de Fundy au Canada pour *Corophium volutator*, proie de différentes espèces de limicoles (Hamilton *et al.*, 2003).

Leur taille

Les oiseaux doivent être capables d'avaler les proies. Il y a une limite, par exemple, pour les Bécasseaux maubèches qui ne peuvent consommer des Macoma de taille supérieure à 16 mm (Zwarts & Blomert, 1992). Chez l'Huîtrier pie, les proies les plus grandes ne s'avèrent pas les plus profitables car le temps d'ouverture est trop long. À l'inverse, les proies de petite taille sont trop peu rentables sur le plan énergétique. L'optimum se situe donc entre 27 et 30 mm (*figure 2*).

Comme Goss-Custard (1977) l'avait mis en évidence, les limicoles sont spécialisées dans la capture de différents spectres de proies ce qui limite la compétition alimentaire interspécifique.

Les densités de prédateurs chassant à vue sont mieux définies en utilisant la biomasse dans le substrat que la densité. Ces prédateurs seraient capables de déterminer la taille et la profitabilité des proies avant de les capturer (Kelsey & Hassal, 1989 ; Kalejta 1993). Thompson (1986) et Colwell & Landrum (1993) notent également que la densité de proies n'est pas suffisante pour définir la distribution des oiseaux car la taille moyenne des proies, à hautes densités, est plus petite et donc les individus sont moins profitables qu'à des densités plus basses. La taille moyenne des proies peut s'avérer être utile à utiliser en pareil cas (Colwell & Landrum, 1993).

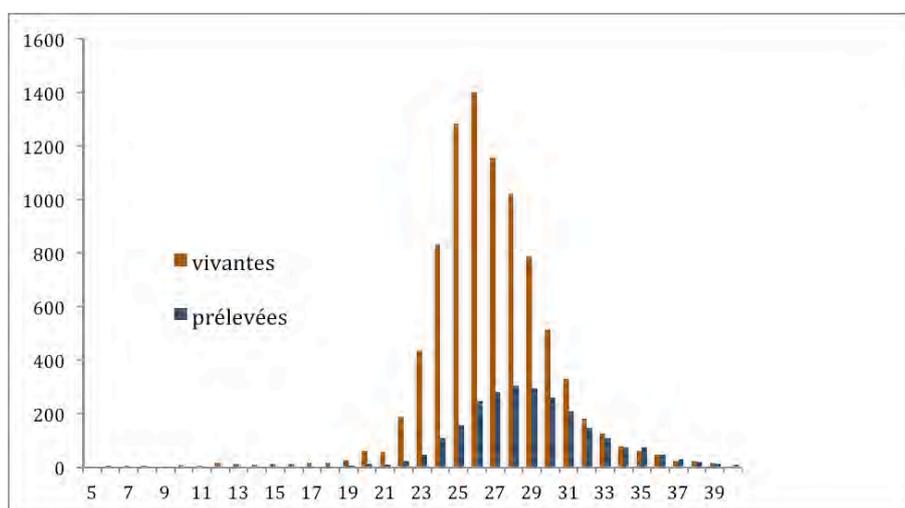


Figure 2 : taille des coques consommées (2 484 coques mesurées) en comparaison des coques présentes dans le substrat (8 757 mesurées) par l'Huîtrier pie en baie de Somme

Leur accessibilité/profondeur/activité de surface

Certaines proies s'enterrent parfois plus profondément que la longueur du bec des oiseaux. Celle-ci détermine si une proie est accessible ou pas (Zwarts & Wanink, 1984 ; Zwarts *et al.*, 1996). La forme du bec, notamment chez l'Huîtrier pie, détermine également le type de bivalves qu'un individu peut ouvrir (Hulscher, 1996). Les proies peuvent aussi devenir moins accessibles si leurs prédateurs sont trop nombreux. Les Corophies *Corophium volutator* viennent moins à la surface s'ils perçoivent trop de déplacements du Chevalier gambette (Selman & Goss-Custard, 1988).

Leur profitabilité/apport énergétique

Les proies doivent être profitables, c'est-à-dire, que l'énergie gagnée doit être supérieure à l'énergie perdue pour capturer, ouvrir et digérer la proie. Les limicoles qui avalent des proies entières (Bécasseau maubèche) doivent dépenser de l'énergie pour broyer les coquilles dans leur gésier. D'autres espèces dépensent de l'énergie pour ouvrir leurs proies et en extraire les parties comestibles (Huîtrier pie). Si la quantité ingérée est trop faible par unité de temps, les oiseaux auront tendance à rejeter ces proies. Par exemple, les Bécasseaux maubèches ignorent les Myes (*Mya arenaria*) plus petites que 4 millimètres, les Courlis cendrés, les Myes plus petites que 25 millimètres (Zwarts & Wanink, 1984). À l'inverse, l'Huîtrier pie ne consomme pas les coques les plus grandes qui sont très difficiles à ouvrir et dont les valves peuvent endommager les mandibules de l'oiseau.

La profitabilité d'une proie est variable en fonction du type de prédateurs. Ainsi, selon Kalejta & Hockey (1993), les densités de prédateurs chassant à vue sont mieux définies en utilisant la biomasse dans le substrat que la densité. Ces prédateurs seraient capables de déterminer la taille et la profitabilité des proies avant de les capturer (Kelsey & Hassal, 1989 ; Kalejta, 1993).

Leur digestibilité

La présence de parasites peut aussi limiter l'ingestion des proies. Hulscher (1982) montre que les huîtres pie de la mer des Wadden (Pays-Bas) rejettent activement les *Macoma balthica* parasités par les métacercaires de *Parvatrema affinitis* après les avoir ouvertes. La consistance granuleuse de la chair du bivalve parasité par les métacercaires incite l'oiseau à ne pas le consommer.

Les parasites qui sont transmis des proies aux prédateurs sont souvent associés à une altération comportementale de la proie. Ces modifications sont une stratégie du parasite pour favoriser sa consommation par l'hôte final. Par exemple, chez le crustacé amphipode *Gammarus insensibilis*, les métacercaires cérébrales du Trématode *Microphallus papillorobustus* sont responsables de profondes modifications de comportement qui facilitent la prédation du crustacé par les oiseaux hôtes définitifs (Helluy 1982).

Meire (1993) fournit de façon graphique la proportion de proies disponibles par rapport à l'ensemble des proies présentes dans le substrat (figure 3).

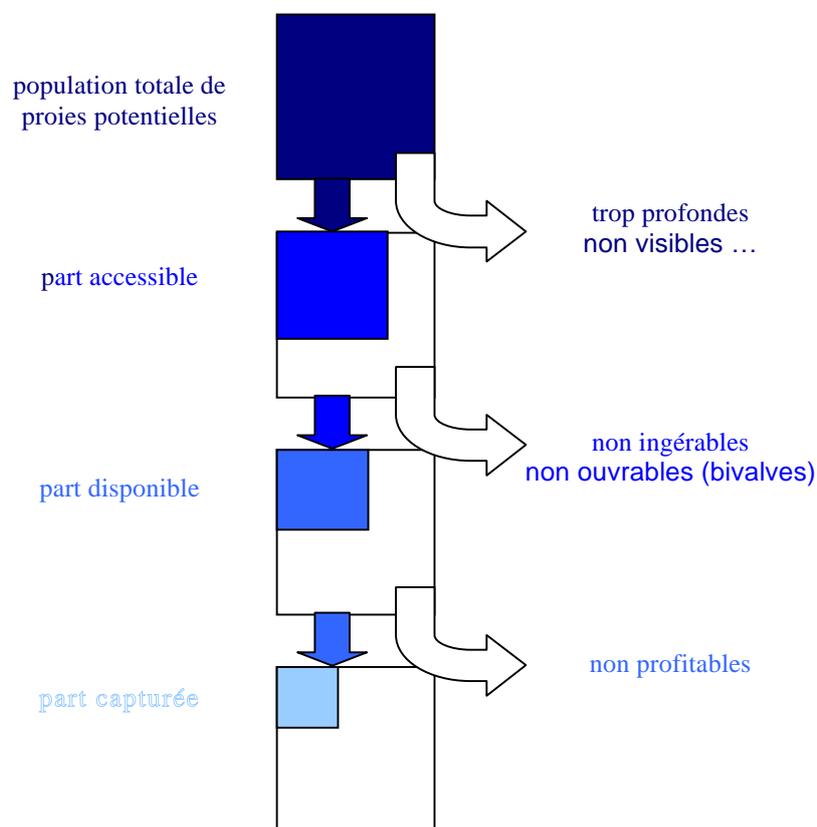


Figure 3 : Les différentes fractions de la population proie totale et la fraction disponible pour le prédateur (d'après Meire, 1993)

Impact des limicoles sur leurs proies

La possibilité pour un site d'accueillir des limicoles est dépendante de l'importance des vasières productives d'invertébrés (Evans & Dugan, 1984 ; Goss-Custard, 1996). En cas d'abondance d'oiseaux, il se produit des phénomènes d'exclusion compétitive, caractérisés par des interférences entre les oiseaux, pouvant conduire à l'exclusion des moins performants, voire à leur mortalité, ce qui contribue à la limitation des effectifs (Goss-Custard, 1980). La qualité d'une zone estuarienne est en partie déterminée par sa période d'émersion qui a un rôle sur la distribution des invertébrés qui nécessitent trois à cinq heures sous l'eau afin de se nourrir (Zwarts, 1988). Un limicole doit consommer assez de nourriture pour couvrir ses besoins quotidiens, sinon, il perd une partie de ses réserves et ses chances de survie diminuent (Stillman *et al.*, 2005 ; Stillman & Goss-Custard, 2006).

Cette consommation est particulièrement élevée de l'automne au printemps quand les limicoles sont les plus abondants sur leurs zones d'hivernage et que les invertébrés qui leur servent de proies. Elle contribue à la mortalité des proies et donc à leur limitation (Goss-Custard, 1980, 1984).

Rythme d'activité

Par cette expression, on entend le temps consacré à l'alimentation, au repos, aux activités de confort (toilette) et aux relations avec les congénères (agressivité, parades nuptiales).

Le rythme correspond à l'évolution du pourcentage des différentes activités au cours des heures successives de la journée. Il peut également être exprimé en temps total par jour consacré à une activité.

De nombreux facteurs déterminent l'importance du temps d'alimentation au cours d'une journée. Dans les latitudes les plus nordiques, les oiseaux consacrent de 80 à 100 % de la période diurne à leur alimentation (Goss-Custard, 1969 ; 1979 ; Baker, 1981) tandis que dans les zones plus tempérées, voire tropicales, ce pourcentage est moindre, par exemple, compris entre 25 et 87 % en Afrique (Puttick, 1984 ; Fasola & Biddau, 1997). Ceci s'explique notamment par des besoins énergétiques supérieurs pour des températures plus froides. Dans les milieux intertidaux, il peut s'avérer compliqué de déterminer l'importance relative du cycle tidal et du cycle nycthéral sur les différentes espèces (Burger, 1984), et des études sont encore nécessaires à ce sujet.

Le rythme tidal

Le rythme d'activité des limicoles est étroitement lié au rythme des marées, indépendamment du rythme nyctéméral. Les marées conditionnent la distribution, l'abondance et le comportement des oiseaux (Evans, 1979 ; Burger *et al.*, 1997). Le repos a lieu pendant la pleine mer, les oiseaux se regroupant sur des espaces réduits, les reposoirs ou refuges de marée haute (voir *supra*). La recherche de nourriture commence au jusant, dès que l'espace alimentaire intertidal devient accessible.

Le temps consacré par heure à l'alimentation varie au cours de la journée. Le pourcentage est élevé juste après la marée haute et diminue ensuite jusqu'à la marée basse. Selon les espèces et les conditions environnementales, les oiseaux peuvent présenter un regain d'activité vers la fin de la période de basse mer.

À marée descendante les oiseaux ont digéré le bol alimentaire collecté lors de la précédente marée basse. La faim les incite à capturer le plus grand nombre de proies possible. Leur collecte est facilitée par la présence d'eau dans le sédiment, qui rend ce dernier beaucoup plus meuble, d'où une meilleure pénétration du bec. De plus, avec l'eau les proies restent en surface pour continuer à s'alimenter.

Au fur et à mesure des prises, la faim des oiseaux s'apaise. Une phase de repos permet la digestion pour les oiseaux ayant acquis suffisamment de ressources alimentaires. Les petites espèces continuent à s'alimenter jusqu'à ce que la montée de l'eau les empêche de rechercher de proies.

Lorsque la mer commence à monter, des oiseaux comme l'Huîtrier-pie ayant conservé pendant quelques temps une phase de repos peuvent s'alimenter de nouveau jusqu'à ce que la mer inonde les zones favorables et ensuite, progressivement, se rassemblent sur leur pré-reposoir. La période d'alimentation ne reprendra que lorsque les vasières seront découvertes à nouveau.

Le rythme d'activité varie :

- au cours de l'hiver,
- pour les différents types de marée, les oiseaux s'alimentant globalement plus longtemps pour les marées de mortes-eaux,
- en fonction des espèces.

En cours d'hiver le rythme d'activité évolue en raison d'une part de l'évolution des effectifs sur les zones d'alimentation (quand les effectifs diminuent en fin d'hiver, l'efficacité alimentaire est moins influencée par les interactions inter et intra-spécifique) et, d'autre part, de l'évolution des besoins énergétiques des oiseaux. Certains auteurs notent une augmentation du temps d'alimentation avant la migration (Zwarts *et al.*, 1990). En effet, les limicoles doivent accumuler des réserves (augmentation de la masse corporelle de 40 à 60 %) dans les quatre semaines qui précèdent leur départ. De plus, les besoins de maintenance (notamment liés à la thermorégulation) ne sont pas les mêmes en hiver ou en automne. Il peut exister également des différences d'« environnement » selon, par exemple, que la chasse est ouverte ou non ou selon la présence de touristes. Enfin comme cela a été évoqué dans le chapitre sur l'impact des facteurs météorologiques, les conditions météorologiques peuvent influencer la période réellement disponible pour l'alimentation.

La phase de recherche de nourriture est plus longue pour les marées de mortes-eaux (Pienkowski, 1982 ; Zwarts *et al.*, 1990). Pour les marées de mortes-eaux :

- la surface découverte est moins importante, la densité d'oiseaux est donc plus élevée. Ens & Cayford (1996) montrent qu'il existe une forte corrélation négative entre la densité d'Huîtres pies et l'activité alimentaire, en relation avec une augmentation des interférences intraspécifiques,
- les vasières sont découvertes plus longtemps, le temps disponible pour l'alimentation est donc plus long. Par exemple, dans les traicts du Croisic, les Huîtres pies et les Bécasseaux variables font des pauses plus importantes à marée basse de mortes-eaux qu'à marée basse de vives-eaux, c'est-à-dire quand la période d'alimentation est plus longue (Le Dréan-Quénec'hdu, 1999),
- les zones de bas d'estran ne sont pas découvertes à marée basse, les mêmes proies ne sont pas accessibles. On peut penser comme Goss-Custard & Durell (1987) que les conditions d'alimentation sont moins bonnes sur les zones exposées en premier, c'est-à-dire sur les niveaux d'estran les plus hauts : les oiseaux ont donc besoin de s'alimenter pendant un temps plus long pour satisfaire leurs besoins énergétiques.
- la marée haute a lieu en milieu de journée, une partie de la marée basse se déroule la nuit : les conditions d'alimentation sont différentes.

Les grandes espèces passent moins de temps en alimentation que les petites (Zwarts *et al.*, 1990 ; Pienkowski, 1979). Ceci est à mettre en relation

avec des besoins énergétiques proportionnellement plus faibles. La méthode de prédation doit également être prise en compte. Dans l'estuaire du Tees en Grande-Bretagne, le Pluvier argenté, qui chasse à vue, passe en moyenne plus de temps en recherche de nourriture que des espèces de taille équivalente comme le Bécasseau maubèche qui sonde la surface de la vase pour détecter ses proies (Pienkowski, 1979). Une diminution du temps disponible pour l'alimentation en raison, par exemple, d'un dérangement est donc plus préjudiciable aux petites espèces et aux espèces chassant à vue comme les pluviers et les gravelots.

Le rythme nyctéméral

La durée du jour contribue très fortement à modifier le comportement alimentaire des limicoles car la lumière disponible est limitée en hiver, mais ce n'est pas le seul élément à prendre en compte. Par exemple, dans le cas du Bécasseau cocorli *Calidris ferruginae*, le nombre de minutes d'alimentation par jour n'est pas corrélé au nombre total de minutes de la période diurne analysée sur l'ensemble de l'année (Puttick, 1979, *in* Burger, 1984). Il est donc nécessaire de bien analyser la situation en hiver indépendamment de la situation estivale. En hiver, de nombreuses espèces augmentent le temps diurne d'alimentation, mais se nourrissent également la nuit. Si cette alimentation est encore mal connue, cela tient plus au peu d'études qui lui ont été consacrées qu'au comportement des oiseaux.

Deux hypothèses permettent d'expliquer une alimentation nocturne chez les limicoles (Robert *et al.*, 1989 ; McNeil & Rodriguez, 1996 ; McNeil *et al.*, 1992) :

- *hypothèse de supplémentation*, quand les besoins énergétiques du limicole ne peuvent pas être couverts par la seule alimentation diurne. On ne peut dissocier l'alimentation de nuit de la longueur de cette même nuit car les nuits longues correspondent à la période hivernale froide pendant laquelle les oiseaux ont besoin de s'alimenter plus que de coutume pour survivre. Dans de telles conditions ne se nourrir que de jour n'est possible que pour les oiseaux parvenant à capturer suffisamment de proies. Cela peut être pour eux une question de survie notamment lors des marées de vives-eaux qui peuvent empêcher des espèces devant se nourrir longtemps de le faire pendant des heures. La nécessité de récupérer de l'énergie pour la migration et pour la mue explique également l'alimentation nocturne (Mouritsen, 1992 ; 1994) qui permet ainsi de compléter l'acquisition de ressources énergétiques (Dugan 1981 ; Zwarts *et al.*, 1990).

- *hypothèse de préférence*, quand les conditions d'alimentation nocturnes sont plus profitables soit du fait de l'augmentation de la disponibilité des

proies (augmentation de l'activité ou migration nyctémérale [McNeil *et al.*, 1995] soit du fait de la diminution du risque de prédation, comme le Pluvier de Wilson *Charadrius wilsonia* dans le nord-est du Vénézuéla (Thibault & McNeil, 1994 ; 1995a et b). La pression de dérangement le jour peut également pousser les limicoles à s'alimenter la nuit. Cette hypothèse est, par exemple, avancée par Le Dréan-Quénech'hdu *et al.* (1999) pour expliquer le rythme nyctéméral de l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* sur la presqu'île guérandaise: les Avocettes s'alimentent de nuit dans les bassins des marais salants qui sont globalement plus dérangés le jour.

Les études sont à mener pour chaque espèce car les résultats peuvent être très variés, entre des espèces qui capturent plus de proies la nuit, d'autres qui en capturent moins mais plus grosses, ou d'autres qui n'obtiennent ainsi qu'un complément (voir par exemple Dugan, 1981), avec, de plus, des différences liées aux sites ou aux conditions météorologiques.

Zone d'alimentation et reposoir: une unité fonctionnelle

L'ensemble zone d'alimentation + reposoir doit être considérée comme la véritable unité fonctionnelle pour l'étude et la gestion des limicoles.

La zone d'alimentation

Pendant la séquence de recherche de nourriture, l'occupation de l'estran varie en fonction des besoins alimentaires propres de chaque espèce, mais également en fonction de sa sensibilité aux dérangements (Zwarts, 1978). Moreira (1993a et b) montre que dans l'estuaire du Tage (Portugal), certaines espèces de limicoles ont tendance à fréquenter certaines zones, en rapport avec des préférences pour des types de sédiments.

Différents paramètres biotiques et abiotiques peuvent influencer la répartition spatiale des limicoles sur leurs zones d'alimentation. En plus de ces facteurs, la distance entre les différents secteurs peut être un paramètre important dans le choix de la zone d'alimentation (Goss-Custard *et al.*, 1982). Ainsi, dans l'estuaire de l'Exe (Grande-Bretagne), les densités d'Huîtres pies seraient plus importantes sur les bancs de moules à proximité des reposoirs, le coût énergétique du déplacement étant moins important. Le dérangement par les activités humaines peut également entraîner un départ des oiseaux vers des zones moins dérangées, comme cela a été observé en baie du Mont-Saint-Michel pour les Barges rousses (Le Dréan-Quénech'hdu *et al.*, 1994).

Le reposoir: un site indispensable pour les limicoles

Comme tous les animaux, les limicoles éprouvent le besoin ou la nécessité de se reposer à un moment donné de la journée. Ils gagnent pour cela une zone qui n'est généralement jamais ou que très rarement submergée par les flots: le reposoir. Ce phénomène s'observe presque exclusivement en dehors de la période de reproduction ou pour des oiseaux non nicheurs. Si le reposoir correspond aux conditions de stabilité et de tranquillité exigées, les oiseaux le fréquenteront de génération en génération. Ainsi existe-t-il des reposoirs connus depuis plusieurs dizaines d'années, voire même au moins un siècle, comme celui de la baie de Somme (Hale, 1980 ; Triplet, 1989).

La façon dont les limicoles passent ce moment les distingue des autres groupes de vertébrés à cause des rythmes tidaux et nycthémeraux qui leur sont imposés.

En milieu estuarien, la contrainte causée par l'obscurité est partiellement négligée. Par contre, lors de la marée haute, seul le repos est possible pour la plupart des espèces, excepté pour les oiseaux qui n'ont pas satisfait à leurs besoins alimentaires à marée basse et qui doivent continuer à s'alimenter à marée haute, soit à proximité immédiate du reposoir, soit sur les champs et prairies situés aux alentours de l'estuaire.

Quatre critères déterminent l'utilisation des reposoirs.

La moindre exposition aux éléments marins

Le milieu choisi ne doit jamais ou occasionnellement être submergé afin qu'au moment de la marée haute les oiseaux n'aient pas à se réfugier ailleurs. Ainsi le schéma d'occupation des reposoirs varie-t-il en fonction de l'intensité de la marée. Pour les marées de vives-eaux, seuls quelques sites restent non couverts par les flots. Il est même parfois possible que les limicoles restent en vol pendant une période de la marée haute (reposoirs aériens) en réponse à l'absence de zone exondées ou à un risque de prédation élevé (voir ailleurs dans cet ouvrage).

Les reposoirs pourraient constituer des zones plus chaudes soit à cause des caractéristiques physiques du milieu, soit en raison de la présence de nombreux oiseaux réchauffant l'atmosphère locale, en diminuant notam-

ment la vitesse du vent au centre des reposoirs. Il a ainsi été démontré que les Chevaliers gambettes adultes forçaient les juvéniles à s'installer du côté exposé au vent, alors qu'eux conservaient les zones centrales mieux protégées. Dans les cas de grandes quantités d'oiseaux (rassemblement de barges, par exemple) il arrive qu'à intervalles réguliers les premiers rangs, face au vent ou à la marée, s'envolent pour aller se mettre à l'abri derrière les autres (Rehfisch *et al.*, 2003).

Ydenberg & Prins (1984) indiquent que les reposoirs permettent aux plus forts de se placer au cœur du groupe et de laisser les places périphériques aux moins expérimentés qui font barrage de leur corps au vent et donc aux diminutions de température induites par le vent.

La proximité des zones alimentaires

Les reposoirs sont généralement situés à proximité des aires alimentaires, ce qui permet de réduire les coûts énergétiques liés aux déplacements (Hale, 1980 ; van Gils *et al.*, 2006). Les oiseaux peuvent cependant effectuer deux fois par jour des allers-retours dépassant 20 kilomètres (Evans, 1976 ; Zwarts, 1981 ; Piersma *et al.*, 1993 ; van Gils *et al.*, 2006). Le reposoir pourrait constituer un centre d'information où les oiseaux se « communiqueraient » la localisation des zones où la nourriture leur est parue abondante. Il s'agirait d'une communication fondée sur une absence de mouvements dans laquelle un oiseau parfaitement au repos équivaldrait à un oiseau bien repu ayant donc trouvé un site d'alimentation convenable. Il suffirait aux autres de le suivre à la marée descendante pour profiter également de la zone alimentaire (van Gils *et al.*, 2006 ; Bijleveld *et al.*, 2010).

Pas de dérangements ou de très faible fréquence

Un reposoir régulièrement perturbé sera temporairement ou définitivement délaissé. Les oiseaux chercheront un site plus accueillant et, s'ils n'en trouvent pas, seront forcés de quitter l'estuaire ou de passer toute la marée haute en vol en attendant que les zones d'alimentation soient découvertes. L'importance des perturbations détermine donc la qualité des reposoirs et probablement également la taille des populations présentes (Davidson & Rothwell, 1993 ; Scheiffarth & Becker, 2008).

Un faible risque de prédation

Certains auteurs ont remarqué que les vols d'arrivée des oiseaux faisaient masse quand un prédateur ailé, généralement un rapace les menaçait. Celui-ci, troublé par cette cohésion de groupe ne pourrait chasser efficacement. Il est bien connu et documenté que rester en groupe permet de mieux

se préserver des prédateurs : la probabilité d'être capturé est plus faible en groupe qu'isolé. De plus, la présence de nombreux oiseaux permet de diminuer la vigilance individuelle et autorise donc les congénères à consacrer plus de temps au sommeil (Myers, 1984 ; Beauchamp, 1999 ; Luis *et al.*, 2001 ; Rogers, 2003). La vigilance collective permet de diminuer la part individuelle de temps consacrée à surveiller les abords (Hale, 1980 ; Myers, 1984). Un reposoir de haute qualité est ouvert, non obstrué, permettant aux oiseaux de voir s'approcher toutes formes de danger, humains, autres mammifères, rapaces.

Les limicoles peuvent également avoir des préférences différentes le jour et la nuit (*e.g.* Hockey, 1985 ; Handel & Gill, 1992 ; Smit & Visser, 1993 ; Rohweder, 2001 ; Sitters *et al.*, 2001) en raison des risques différents de prédation. Les reposoirs nocturnes et diurnes peuvent être différents, bien que très peu d'études comparatives aient été menées sur ce sujet. Conklin & Colwell (2007) ont montré que les reposoirs diurnes et nocturnes utilisés par le Bécasseau variable *Calidris alpina* différaient par le type d'habitat et par la distance aux vasières. La différence pourrait être, au moins en partie, liée à l'accessibilité à la nourriture et au risque de prédation.

Lorsque les reposoirs se situent sur des zones largement ouvertes au public ou sur lesquelles des activités sportives et récréatives tendent à s'implanter, les oiseaux peuvent subir de très nombreux dérangements qui s'additionnent aux dérangements naturels liés à d'autres limicoles ou le passage d'un rapace (Kyne, 2010), ce qui peut limiter l'utilisation du reposoir par les espèces (Smit & Visser, 1993 ; Rogers, 2003 ; Rogers *et al.*, 2006 ; Chan & Denning, 2007).

Quatre types de réponses ont été répertoriés sur les limicoles subissant des dérangements sur leur reposoir (Hwa-Chung & Yoo, 2007) :

- quitter définitivement le reposoir,
- changer de place sur le site,
- quitter le reposoir puis y revenir,
- rester sur place.

Les facteurs entraînant une décision sont le temps par rapport à la marée haute et l'heure de l'événement, les oiseaux restant quand le dérangement se produit à un moment lointain de la marée haute et en fin de journée. L'absence de reposoirs alternatifs peut entraîner une diminution des choix des oiseaux.

Mesures de gestion

On doit considérer le reposoir et sa gestion comme aussi importants que la gestion et la tranquillité des zones alimentaires. En général, les reposoirs sont les zones protégées en premier, car elles sont plus facilement identifiables (y compris par le public) et plus restreintes. Cette protection peut amener à mettre en place des mesures de gestion, voire à créer de nouveaux sites (e.g. Burton *et al.*, 1996 ; Rehfish *et al.*, 1996, 2003). Kirby *et al.*, (1993) estiment ainsi qu'un bon programme d'intervention et d'éducation permet d'éviter les dérangements sur les reposoirs et favorise l'augmentation des effectifs.

Le *tableau* ci-dessous énumère quelques-uns des problèmes et les solutions correspondantes possibles.

mise en évidence d'un problème	recherche d'une solution
Mauvaise connaissance des sites utilisés.	Déterminer tous les sites utilisés comme reposoirs, en fonction des saisons, des périodes de chasse, de la hauteur de la marée. Vérifier si les reposoirs diurnes et nocturnes sont les mêmes.
Distance faible par rapport à des points hauts et risque de prédation par les rapaces.	Envisager la coupe des arbres ou piquets trop proches du reposoir.
Dérangements par les activités humaines.	Organiser une surveillance notamment lors des marées de vives eaux. Interdire le passage à proximité pendant la marée haute. Interdire les sports de voile à moins d'une certaine distance (à déterminer selon le site), mais jamais moins de 300 mètres.
Chiens.	Interdire les chiens non tenus en laisse à proximité des reposoirs non situés dans des réserves naturelles où les chiens sont interdits par le décret de création.
Développement de la végétation.	Fauche avec exportation en fin d'été afin que le site soit utilisable pendant l'hiver.
Dépôts de détrit.	Nettoyage régulier des tous les matériaux issus des activités humaines (bouteilles plastiques, bidons, qui peuvent voler lors des tempêtes et effrayer les oiseaux).
Sorties nature.	Établir des règles, soit par consensus avec les organisateurs, soit de manière administrative, de telle sorte que les groupes et les individuels ne s'approchent pas à moins d'une distance déterminée et utilisent toujours les mêmes endroits pour observer.

L'estran, zone de reproduction

Si les zones régulièrement baignées par les marées ne peuvent pas accueillir de reproduction, le haut estran, végétalisé ou non, forme un ensemble très utilisé. La reproduction est ici limitée essentiellement par les activités humaines qui peuvent s'avérer très contraignantes, voire constituer la cause majeure des échecs enregistrés. L'estran végétalisé peut accueillir différentes espèces. Huître pie, Vanneau huppé, Chevalier gambette profiteront des zones de végétation assez rase pour s'installer et permettre à leurs jeunes de se déplacer sans entrave. Aux Pays-Bas, le Chevalier gambette s'installe essentiellement dans les zones à Chiendent maritime (*Elymus repens*) où sa densité peut atteindre quatre couples par hectare (Esselink *et al.*, 2000). Les oiseaux s'installent alors que le Chiendent n'est que peu développé. Par contre, d'autres espèces n'utiliseront ces milieux que si la végétation est fauchée, comme, par exemple, ce cas de reproduction de l'Avocette relaté en Baie du Mont Saint Michel (Schricke *et al.*, 1999). Les hauts d'estran non végétalisés sont la zone de reproduction du Gravelot à collier interrompu, voire, plus localement, du grand Gravelot et du petit Gravelot. Le succès de la reproduction y est très aléatoire, en raison de multiples causes parmi lesquelles les plus courantes sont les dérangements par différentes activités, généralement de loisir, les risques d'écrasement ou de destruction par des animaux domestiques, le nettoyage des plages non adapté, la prédation par des mammifères (Renard) ou des oiseaux (essentiellement la Corneille noire) et la submersion des nids lors des surcôtes toujours possibles. S'y ajoute la faible surface des sites réellement présentant toutes les conditions requises pour la nidification.

Conclusion

La disponibilité en zones alimentaires semble être l'élément premier dans la définition des effectifs des espèces migratrices (Recher, 1966). De nombreuses études empiriques ont été consacrées à la détermination des relations entre l'abondance des proies et celle de leurs prédateurs. Au cours des trente dernières années, de nombreux modèles ont précisé les liens entre ces deux compartiments trophiques et ont tenté, par des simulations, de prédire l'impact d'un changement dans les caractéristiques du site sur le comportement, la distribution et les effectifs des différentes espèces. Ces modèles, qui seront développés plus loin dans cet ouvrage, permettent de passer de manière de moins en moins compliquée, de l'empirisme à la prédiction. Il est ainsi possible de distinguer le rôle des différentes variables abiotiques et biotiques dans le comportement individuel et collectif des oiseaux (Goss-

Custard *et al.*, 2006). Ces modèles désormais utilisés dans plusieurs sites des Îles Britanniques ont également été testés dans les estuaires de la Somme et de la Seine (Durell *et al.*, 2005, 2008). Ces éléments synthétisés sur la biologie des limicoles en général sont un préalable à la compréhension du processus de définition des modèles.

Quantifier les besoins énergétiques des limicoles

**Alain PONSERO, Patrick LE MAO, Pascal HACQUEBART,
Mickaël JAFFRE, Laurent GODET**

La plupart des limicoles de l'hémisphère nord nichent dans la toundra circumpolaire et passent la période de non-reproduction sur les escales migratoires et les sites d'hivernage en domaine tempéré à tropical (Piersma & Wiersma, 1996 ; Piersma *et al.*, 1996). Pendant cette longue période inter-nuptiale, si quelques limicoles peuvent exploiter des habitats continentaux humides, la majorité dépend des domaines intertidaux de substrat meuble ou dur, et plus particulièrement des grands sites estuariens. Au sein du compartiment benthique d'un estuaire européen classique, si on exclut les pinnipèdes, on trouve schématiquement trois grands échelons trophiques : les oiseaux et les poissons, le macrozoobenthos et les algues (microalgues et macroalgues). Cette chaîne trophique courte s'explique en grande partie par la grande diversité d'oiseaux s'alimentant en domaine intertidal (Beukema, 1981). Puisque les limicoles comptent parmi les principaux prédateurs du compartiment benthique des systèmes estuariens, l'évaluation de l'énergie qu'ils prélèvent par rapport à la ressource disponible est essentielle dans l'étude des réseaux trophiques intertidaux. Dans ce chapitre, nous proposons une courte revue des méthodes classiquement utilisées pour estimer l'énergie prélevée par une communauté de limicoles en fonction de la ressource et de l'espace benthiques disponibles au sein d'un domaine intertidal donné. Nous détaillerons successivement comment quantifier les besoins énergétiques des limicoles, puis comment quantifier la valeur énergétique du macrobenthos et de sa fraction récoltable par les limicoles, et enfin prendre en compte la superficie intertidale réellement disponible pour les limicoles.

Les besoins énergétiques des oiseaux : définitions

L'hiver est une saison difficile pour la survie des homéothermes comme les oiseaux. La gestion des réserves énergétiques est un paramètre crucial pour leur survie, en particulier lors de l'hivernage, période durant laquelle les ressources alimentaires doivent être suffisantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques accrus (Piersma, 1990 ; Degré, 2006). Durant cette phase, l'abondance, la diversité et la composition spécifique des oi-

seaux présents sur la zone intertidale dépendent étroitement de la biomasse en invertébrés benthiques (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998).

Le métabolisme de base (*Basal Metabolic Rate* [BMR]) correspond à la dépense minimale et incompressible d'énergie nécessaire (*figure 4*) pour un individu à jeun dans sa phase de repos circadien, et dans des conditions de thermoneutralité (Aschoff & Pohl, 1970). Quand la température diminue, le métabolisme augmente linéairement (*figure 4*). C'est le processus de thermorégulation. Les besoins du métabolisme de base et les processus de thermorégulation forment les besoins métaboliques (*Standard Metabolic Rate* [SMR]). Les besoins métaboliques d'un individu sont donc directement liés aux conditions environnementales auxquelles il est soumis (température, vent, etc.). On ajoute à cela les besoins métaboliques liés à l'activité physique de l'oiseau (dont l'énergie nécessaire à la recherche alimentaire, au stockage d'énergie pour la migration, etc.). C'est la demande d'énergie quotidienne (*Daily Energy Expenditure* [DEE]), définie pour la première fois par King [1974]), et qui est généralement deux à trois fois supérieure au métabolisme de base pour un oiseau en liberté (Bryant & Tatner, 1991). BMR, SMR et DEE sont exprimés par unité de temps, généralement la journée. Le métabolisme d'un oiseau est fonction de son poids et de la température ambiante et la demande énergétique quotidienne (DEE) d'un oiseau est proportionnelle à son métabolisme.

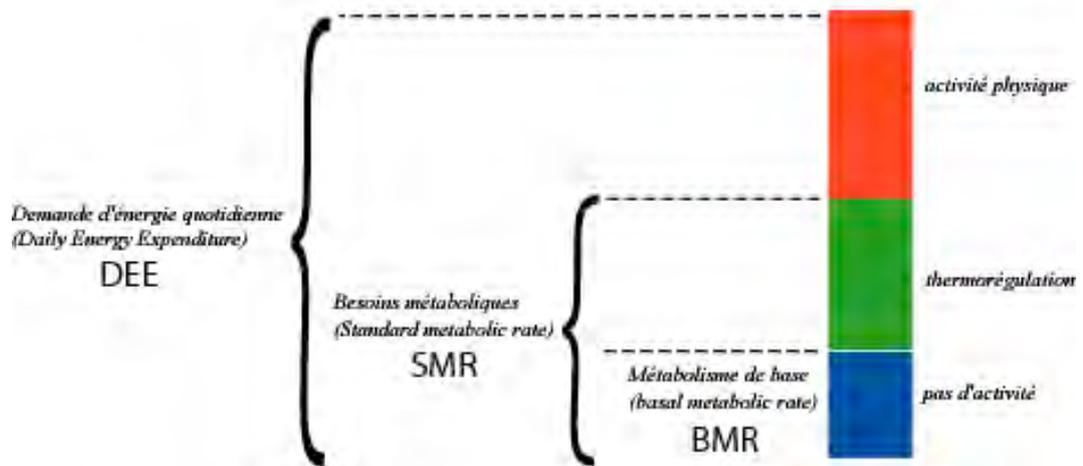


Figure 4 : schématisation des besoins énergétiques d'un oiseau

Les besoins augmentent de manière logarithmique en fonction de la masse corporelle de l'oiseau. Les besoins énergétiques maximaux représentent à peu près cinq fois le métabolisme de base. Les besoins énergétiques « normaux » sont estimés à environ deux à trois fois le métabolisme basal, mais quand les températures passent en dessous d'un niveau critique, un oiseau doit commencer à brûler de l'énergie pour se réchauffer. Ce coût énergétique, lié à la thermorégulation, est indiqué sur la *figure 5* pour des températures de 0, 10 et 20 C° (d'après Van de Kam *et al.*, 2004).

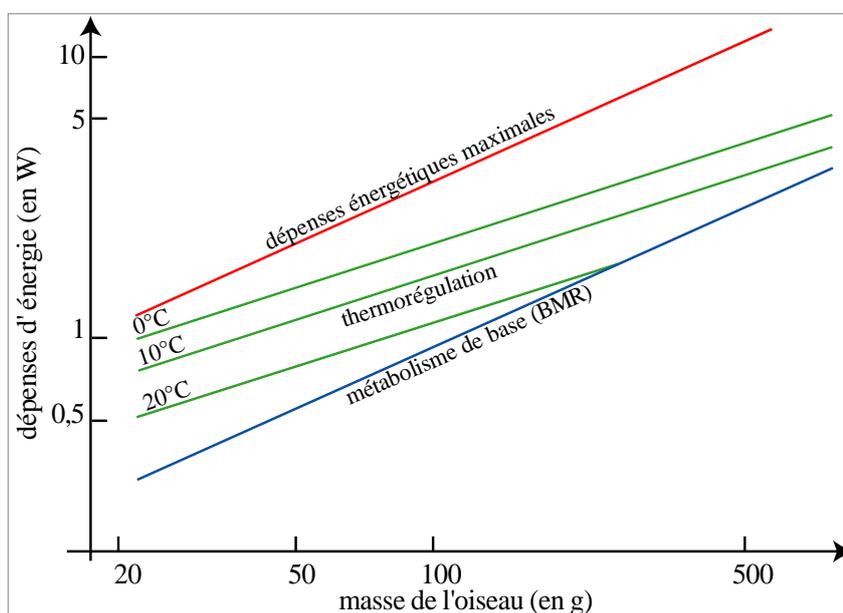


Figure 5 : relation entre les dépenses énergétiques et la masse de l'oiseau

Lors d'une période de froid, un oiseau de faible masse corporelle a un besoin énergétique lié à la thermorégulation proportionnellement plus important qu'un oiseau de plus grande masse. Le métabolisme élevé des oiseaux implique une consommation d'énergie continue et donc un besoin de nourriture continu. Ceci est particulièrement vrai pour les limicoles côtiers, qui ont un métabolisme élevé, ce qui est considéré comme une adaptation à la vie dans des milieux ouverts et ventés (Kersten & Piersma, 1987). Les ressources alimentaires doivent ainsi être suffisantes pour subvenir aux besoins énergétiques durant l'hiver, après la migration post-nuptiale ou avant

la migration pré-nuptiale (Piersma, 1990). Les réserves énergétiques jouent donc un rôle central dans la survie.

Estimer les besoins énergétiques des limicoles

Calculer les besoins du métabolisme de base (BMR)

Les premières équations reliant le métabolisme de base avec la masse des oiseaux ont été établies par Lasiewski & Dawson (1967) à partir de mesures de métabolisme d'individus après alimentation, dans un environnement neutre thermiquement (10° C) et aussi proches de l'état de repos que possible :

$$\text{Log(BMR)} = \log(129,0) + 0,724 \log(W) \pm 0,113 \text{ pour les passereaux}$$

$$\text{Log(BMR)} = \log(78,3) + 0,723 \log(W) \pm 0,068 \text{ pour les non-passereaux}$$

$$\text{Log(BMR)} = \log(86,4) + 0,668 \log(W) \pm 0,086 \text{ pour tous les oiseaux}$$

BMR : métabolisme de base exprimé en kCal .jour⁻¹ et W : masse de l'oiseau en kg

Un peu plus récemment, d'autres auteurs ont défini des équations plus précises, en particulier pour les limicoles et les anatidés :

$$\text{pour les limicoles : BMR} = 5,06 \times W^{0,729} \text{ (Kersten \& Piersma, 1987)}$$

$$\text{pour les anatidés : BMR} = 4,80 \times W^{0,672} \text{ (Scheiffarth \& Nehls, 1997)}$$

$$\text{pour les autres espèces : BMR} = 3,56 \times W^{0,734} \text{ (Aschoff \& Pohl, 1970)}$$

BMR : métabolisme de base exprimé en Watt et W : masse de l'oiseau en kg

La résolution de ces équations montre que les limicoles présentent, à masse égale, un BMR supérieur à celui des anatidés ou des laridés.

Convertir des unités énergétiques

1 kcal = 4,1868 kJ
1kJ ≈ 0,2388 kcal
1 W = 1J.s soit 86,4 kJ.jour
1kJ.jour ≈ 0,0116 W

Il existe de nombreuses autres méthodes pour estimer le BMR, mais Shaffer *et al.* (2001) ont montré que sur sept méthodes de calcul différentes utilisées sur l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*), seule une équation a donné des résultats significativement différents des autres, ce qui tend à valider ces formules pour estimer le métabolisme basal d'un oiseau et justifier leur application, notamment dans le calcul de la demande énergétique quotidienne (Hacquebart, 2003).

Calculer la dépense d'énergie quotidienne (DEE)

Kersten & Piersma, (1987) ont utilisé cette valeur de métabolisme pour mettre en relation la dépense d'énergie quotidienne (DEE) avec le métabolisme de base (B BMR) pour des oiseaux captifs ou des oiseaux en milieu naturel :

$$DEE = a \times BMR$$

avec $a = 2$ en captivité et $a = 3$ *in natura*

Pienkowski *et al.* (1984) ont estimé que dans la formule $DEE = a \times BMR$, la valeur de a pouvait varier entre 2 et 5 pour les oiseaux en liberté. En fonction des publications, les auteurs utilisent donc des valeurs différentes de ce paramètre (*tableau I*).

Tableau I : différentes valeurs du paramètre a utilisé dans le calcul de la DEE à partir du BMR, rencontrées dans la littérature pour les limicoles

Auteur	a
Wolff <i>et al.</i> , 1975	5
Annezo & Hamon, 1989	5
Meire <i>et al.</i> , 1994a	3
Zwarts <i>et al.</i> , 1996	2.2
Le Dréan-Quézec'hdu & Mahéo, 1997	5
Meziane, 1997	2
Moreira, 1997	2,5
Wolff, 1989	2,3
de Boer & Longamane, 1996	1,8

Des besoins énergétiques individuels aux besoins énergétiques d'une communauté

L'utilisation de ces formules pour estimer l'énergie prélevée par une communauté de limicoles dans son ensemble requiert l'estimation préalable de différents paramètres de cette communauté. En particulier, les abondances

doivent être converties en nombre « d'oiseaux.jours », soit le nombre estimé d'oiseaux sur un site pendant un jour, multiplié par le nombre de jours dans une période donnée (Newton & Brockie, 1998).

Évaluation de la masse des oiseaux

Le calcul des besoins énergétiques de base (BMR) nécessite de connaître les masses des oiseaux. L'idéal est de disposer de données locales, mais, à défaut, on peut reprendre des données de masses corporelles issues de la littérature. Meziane (1997) utilise le poids moyen annuel et Meire *et al.*, (1994a) le poids maigre estimé. La littérature fournit les poids des oiseaux avec une précision variable en fonction des recherches ayant été effectuées sur les espèces considérées.

Il est généralement conseillé d'utiliser des données synthétisées par Cramp & Simmons (1982, 1983), en tenant compte, chaque fois que cela est précisé, des variations mensuelles et du sex-ratio (poids différents entre mâles et femelles chez certaines espèces). À défaut de connaître le sex-ratio des oiseaux présents sur le site, on peut considérer les sex-ratios comme étant équilibrés (sex-ratio = 1), ce qui a son importance au moment de la quantification de la prédation globale.

Taux d'assimilation

Toute la nourriture ingérée n'étant pas assimilée. Pour estimer le taux d'assimilation moyen d'une communauté d'oiseaux, il est nécessaire de pondérer l'équation de la DEE par un coefficient d'assimilation. Plusieurs auteurs ont proposé un taux d'assimilation moyen du macro-benthos de 0,8 (Kersten & Piersma, 1987 ; Castro *et al.*, 1989 ; Zwarts & Blomert, 1990 ; Scheiffarth & Nehls, 1997).

Bilan des méthodes d'évaluation des besoins énergétiques : vers une standardisation ?

Malgré les apparences, il n'existe pas de consensus sur la méthode à appliquer pour l'estimation de la dépense énergétique quotidienne (DEE) d'une communauté de limicoles. D'une manière générale, les méthodes d'estimation du BMR et de la DEE sont fiables dans le cas de l'étude d'un individu. En revanche, l'estimation de ces paramètres pour une communauté apparaît plus complexe. La faiblesse majeure de ces méthodes semble être le choix du facteur « a » du BMR dans l'estimation de la DEE. Aucune méthode cohérente d'estimation de ce coefficient n'est disponible et les approximations réalisées par les divers auteurs pour l'estimer sont empiriques. Cette

difficulté est liée au fait que la DEE des limicoles est la plus élevée parmi les différents groupes d'oiseaux (Kersten & Piersma, 1987).

Une approche choisie par plusieurs auteurs est d'utiliser le même modèle afin d'établir des comparaisons intersites. Ces éléments sont essentiels pour confronter le fonctionnement de différents sites littoraux, selon des méthodologies similaires, dont la standardisation serait à terme souhaitable. Par exemple, on peut utiliser les équations établies par Scheiffarth & Nehls (1997) qui ont repris et modifié l'approche de Meire *et al.* (1994b) et qui proposent comme estimation de la DEE d'une communauté d'oiseaux :

$$DEE_{com} = N \times a \times BMR \times Q^{-1}$$

DEE_{com} = besoin énergétique sur la période considérée pour une espèce donnée (en kJ)

N = nombre d'oiseaux.jours sur la période considérée pour une espèce donnée

a = paramètre de l'équation. On propose d'utiliser a = 3, la valeur par défaut proposée par Kersten & Piersma, 1987)

BMR = besoin métabolique de base quotidien (en kJ)

Q = efficacité d'assimilation = 0,8

Cette méthode a été utilisée récemment par Scheiffarth & Nehls, (1997) en mer des Wadden, par Sueur *et al.* (2003) en baie de Somme, par Le Mao *et al.* (2006) en baie du Mont-Saint-Michel, et par Ponsero & Le Mao (2011) en baie de Saint-Brieuc.

La nourriture disponible : valeur énergétique du macrobenthos et estimation de la fraction récoltable

L'estimation de la nourriture disponible à l'échelle d'un site passe par plusieurs étapes :

- évaluation des biomasses et des productions d'invertébrés macrobenthiques présents sur le site,
- évaluation de la valeur énergétique de la nourriture disponible,
- évaluation de la part de nourriture disponible par la prise en compte des proies réellement digestes.

Évaluation des biomasses et production d'invertébrés macrobenthiques

L'évaluation des densités de macrobenthos en zone intertidale est une activité classique des benthologues et ne nécessite pas de revenir longuement sur les protocoles mis en œuvre (voir en particulier le chapitre de

cet ouvrage consacré à l'étude des invertébrés des estrans meubles et rocheux).

Si on veut estimer les biomasses benthiques disponibles pour les limicoles au cours de l'hivernage, ces évaluations doivent s'effectuer à l'automne avant l'arrivée des premiers gros stationnements de limicoles hivernants. Ainsi, par exemple, le programme de suivi *Littoral, limicoles et macrofaune benthique* développé par Réserves naturelles de France (RNF), recommande d'effectuer les prélèvements benthiques autour du 15 octobre.

Des prélèvements peuvent également s'effectuer au printemps (en mars ou avril) après la période de consommation des limicoles et avant que le recrutement de jeunes individus ne vienne modifier sensiblement la composition du peuplement.

Les biomasses sont mesurées sur les animaux collectés. Elles sont exprimées en poids sec libre de cendres (*Ash Free Dry Weight* [AFDW]), représentant la différence entre le poids sec obtenu après un séjour en étuve à 60°C et le poids sec de cendres obtenu après combustion.

Pour évaluer la véritable quantité de matière disponible pour les limicoles il faut tenir compte de la production annuelle de matière par le macrobenthos, calculée à partir des biomasses printanières mesurées. Pour cela, il faut prendre en compte le rapport « production sur biomasse » (P/B) défini par de nombreux auteurs dont, par exemple, Warwick & Price (1975) en Cornouaille britannique, Wolff & De Wolf (1977) dans l'estuaire du Rhin ou Robertson, (1979) dans une synthèse sur les travaux de plusieurs auteurs. Les ratios P/B sont beaucoup plus élevés pour les espèces à cycle court telles que l'Annélide polychète *Ampharete acutifrons* qui a une durée de vie en moyenne d'un an (P/B = 5,45) que pour les espèces longévives telle que la Coque *Cerastoderma edule* (P/B = 1,3 à 1,8) (tableau II).

Tableau II : valeurs moyennes de P/B pour quelques espèces communes en zone intertidale

	durée de vie (Robertson, 1979)	P/B	auteur
<i>Nephtys hombergii</i>	2+ ans ?	1,9	Warwick & Price (1975)
<i>Ampharete acutifrons</i>	1 an	5,51	Warwick & Price (1975)
<i>Arenicola marina</i>	2+ ans ?	0,95	Wolff & de Wolf (1977)
<i>Macoma balthica</i>	7+ ans	0,9	Warwick & Price (1975)
<i>Macoma balthica</i>	7+ ans	0,9	Wolff & de Wolf (1977)
<i>Cerastoderma edule</i>	5-7 ans	1,8	Hibbert (1976)
<i>Cerastoderma edule</i>	5-7 ans	1,3	Wolff & de Wolf (1977)
<i>Scrobicularia plana</i>	5+ ans	0,54	Hughes (1970)
<i>Hydrobia ulvae</i>	1-2 ans ?	1,46	Wolff & de Wolf (1977)

Estimation de la valeur énergétique du macrobenthos

Le contenu énergétique d'un animal dépend de ses réserves en sucres, protéines et lipides (Brey *et al.*, 1988). La proportion de ces composants détermine la valeur énergétique spécifique par unité de poids, si on ne tient pas compte des matières minérales. De nombreux auteurs ont calculé la valeur énergétique des différentes espèces benthiques, qui peut évoluer saisonnièrement dans une fourchette de $\pm 10\%$ au sein d'une même espèce (Zwarts & Wanink, 1993).

La valeur énergétique du peuplement est souvent calculée à partir de celle des principales espèces dominantes. Ainsi, Zwarts & Wanink (1993) évaluent l'énergie moyenne du peuplement à *Macoma balthica* de la mer des Wadden à 22 joules/mg AFDW à partir des valeurs moyennes trouvées pour les 10 espèces dominantes, tandis que Brey *et al.* (1988) trouvent une valeur similaire en prenant en compte 229 espèces de macroinvertébrés de la mer Baltique (*figure 6*). En effet, seule une fraction des invertébrés présents est accessible aux limicoles en fonction de leurs variations en densité d'énergie, en masse, en biomasse, de la profondeur d'enfouissement et de leur comportement. Les invertébrés doivent être accessibles (profondeur d'enfouissement inférieure à la longueur du bec du prédateur), disponibles (possibles à ingérer) et profitables pour être récoltables par les limicoles (Meire, 1993) au sein des peuplements accessibles, ce qui justifie la prise en compte des espèces principales ou d'une valeur énergétique moyenne asso-

ciée à un peuplement particulier. La répartition de la biomasse au sein de ce peuplement est donc considérée comme homogène.

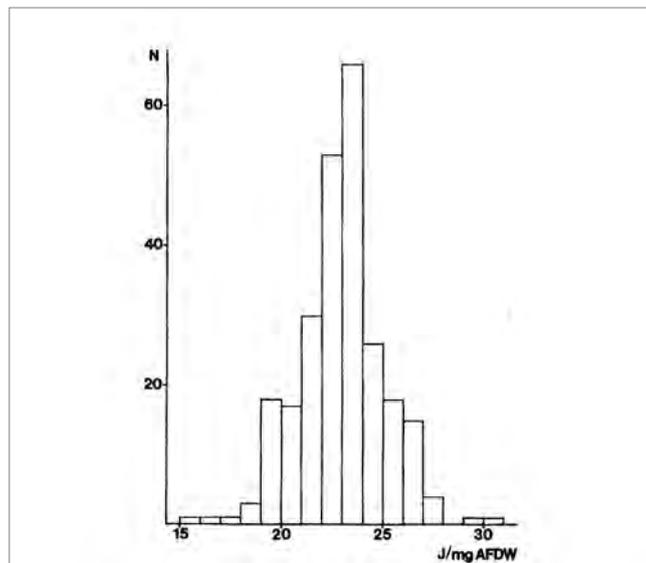


Figure 6 : distributions de la valeur énergétique (joules.mg⁻¹ AFDW) de 229 invertébrés macrobenthiques de la mer Baltique (Brey et al., 1988)

Dauvin & Joncourt (1989) ont fait le même travail sur 120 espèces benthiques des sables fins et grossiers subtidiaux de la baie de Morlaix. Sur cette base, la valeur énergétique moyenne proposée pour ces habitats est de 20,52 kJ/mg AFDW.

Deux possibilités se présentent pour déterminer cette valeur sur les sites d'étude :

- si on ne dispose pas des biomasses AFDW et/ou des productions sur le site étudié, prendre une valeur globale, celle de Zwarts & Wanink, (1993) pouvant convenir pour les communautés à *Macoma balthica* de la Manche,
- faire la somme des valeurs énergétiques proposées par la littérature pour les espèces dominantes du site étudié ou pour les principaux groupes faunistiques présents. Toutefois, tous les auteurs s'accordent pour dire que qu'il n'y a pas de différence significative entre les groupes taxonomiques dominants (annélides polychètes, bivalves et crustacés).

Prendre en compte les surfaces réellement exploitables par les limicoles

**Alain PONSERO, Patrick LE MAO, Pascal HACQUEBART,
Mickaël JAFFRE & Laurent GODET**

Les zones intertidales sont, par définition, soumises à la marée et les limicoles ne peuvent donc s'y alimenter qu'à marée basse, lorsqu'elles sont exondées. Le régime de marée, la configuration bathymétrique générale de chacun des sites, la position bathymétrique de chacun des habitats intertidaux, mais également le moment de la marée conditionnent des variations parfois importantes de superficies réellement accessibles ou attractives pour les limicoles. En conséquence, il serait abusif de rapporter des densités de limicoles, et *a fortiori* des quantités de biomasse ou d'énergie prélevées par ceux-ci, à des superficies intertidales brutes, bien que la majorité des études estimant des densités de limicoles sur des sites estuariens le fassent. Nous proposons de montrer l'importance de la prise en compte des différences de superficies réellement accessibles entre des sites différents, entre des habitats différents, et nous soulignons enfin la variabilité spatiale de l'attractivité des zones intertidales en fonction des individus et du moment de la marée.

Différences d'accessibilité entre les sites

Il suffit de parcourir les rives de la Manche pour s'apercevoir de la diversité paysagère qu'offrent les zones intertidales accueillant des limicoles en hiver ou en escale migratoire : larges baies aux pentes faibles et régulières (*e.g.* baies du Mont-Saint-Michel ou de Saint-Brieuc), archipels fragmentés et complexes (*e.g.* Bréhat ou Chausey) ou encore rias plus ou moins encaissées (*e.g.* Rance ou abers finistériens). S'ajoutent à ces configurations topographiques très contrastées des régimes de marée qui diffèrent nettement. Tout en restant sur les rives occidentales de la Manche, l'onde de marée passe par exemple de 5 mètres d'amplitude à Portland en période de vives-eaux, à 7 mètres au cap de La Hague et elle atteint près de 15 mètres dans le fond du golfe Normand-Breton. En conséquence, pour un même régime de marée, les superficies intertidales brutes diffèrent entre les sites, mais le rythme et les temps d'exondation varient de manière tout aussi marquée.

Exemple des surfaces de trois sites du golfe Normand-Breton

À titre d'exemple, comparons les densités d'oiseaux de trois sites géographiquement proches dans le golfe Normand-Breton : la baie de Saint-Brieuc, la baie du Mont-Saint-Michel et l'archipel de Chausey. Les densités rapportées à la superficie intertidale brute (*i.e.* maximale), puis à la superficie intertidale moyennement exondée (*c'est-à-dire* réellement accessible) au cours du mois de janvier sont comparées. Les abondances correspondent aux décomptes de limicoles de la mi-janvier de 2000 à 2005 (Mahéo, 2000-2005), hors Bécasseau violet *Calidris maritima* et Tourne-pierre à collier *Arenaria interpres*, s'alimentant surtout en substrat dur. Les superficies exondées ont été estimées heure par heure selon le régime de marée de janvier 2005. Les données bathymétriques (Tocquet *et al.* [1957] pour Chausey ; données LIDAR 2003 pour la baie du Mont-Saint-Michel (coordination IFREMER sur financement de la Fondation Total pour la biodiversité marine) ; bathymétrie acquise par un échosondeur (Tritech) par le bureau d'études In Vivo en 1995 pour la baie de Saint-Brieuc) et les hauteurs d'eau heure par heure de janvier 2005 (données du SHOM, www.shom.fr) ont été utilisées. Le lien entre hauteur d'eau et superficie exondée, estimé sous système d'information géographique (SIG), a permis d'établir une courbe de régression pour chaque site. Leurs équations ($R^2 > 0,95$ pour tous les sites) ont permis de calculer les surfaces exondées de chaque site au cours d'un mois de janvier classique en fonction des hauteurs d'eau heure par heure (*figure 7*).

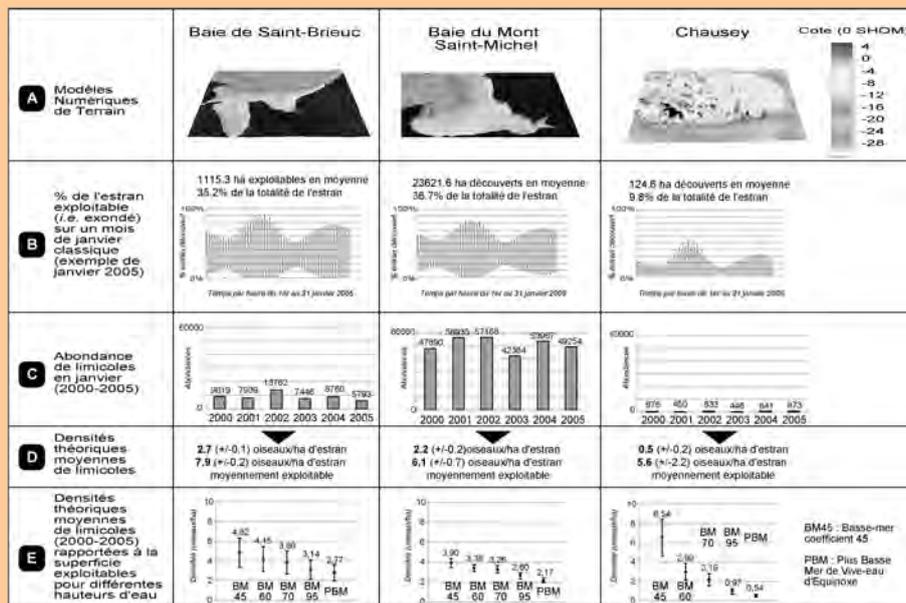


Figure 7 : baies de Saint-Brieuc, du Mont-Saint-Michel et Chausey : superficies intertidales meubles exploitables pour les limicoles et densités de limicoles s'y rapportant (Godet, 2008)

La figure 7 montre que les deux baies sont caractérisées par des pentes faibles et régulières, contre des pentes très irrégulières pour Chausey (A). En conséquence, au cours d'un mois de janvier, si plus de 35 % des estrans des baies sont exondés, moins de 10 % de l'estran de Chausey le sont (B). Les différences de superficies relatives de chaque site au cours de périodes de mortes-eaux sont encore plus marquées : pour un coefficient de marée de 45, 50 % de l'estran total de la baie de Saint-Brieuc est exondé à marée basse, 45 % de l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel et seulement 6 % de l'estran de Chausey.

Les abondances brutes de limicoles fréquentant chacun des sites de 2001 à 2005 sont très différentes, du fait de superficies brutes très différentes. Mais les densités de limicoles rapportées à la superficie totale des estrans sont quatre fois moindres à Chausey que dans les baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel (respectivement 0,5 oiseaux par hectare, contre 2,7 et 2,2 (D)). Toutefois, lorsque l'on rapporte les densités d'oiseaux aux superficies réellement exondées en moyenne au cours d'un mois de janvier, c'est-à-dire aux surfaces que les limicoles peuvent réellement exploiter, les densités sont assez similaires sur les trois sites : 7,9 oiseaux à l'hectare pour Saint-Brieuc, 6,1 oiseaux pour la baie du Mont-Saint-Michel et 5,6 pour Chausey (D). Si on se focalise sur les périodes de mortes-eaux, les densités de limicoles par hectare d'estran moyennement exondé à Chausey sont même supérieures à celles des deux baies (6,54 oiseaux à l'hectare contre moins de 5 à Saint-Brieuc et moins de 4 en baie du Mont-Saint-Michel (E)).

Cette brève analyse montre combien il serait abusif de conclure que les densités d'oiseaux, ou encore l'énergie qu'ils consomment par hectare (en utilisant les équations mentionnées précédemment dans ce chapitre), est plus faible sur l'archipel de Chausey que sur les deux baies.

La surface brute d'un estran ne correspond pas à une réalité biologique pour un limicole en alimentation. Ce qui compte pour un limicole est la superficie qu'il peut potentiellement exploiter et celle-ci correspond à une unité de surface intertidale moyennement exondée au cours d'une période donnée.

Si le fait de prendre une surface intertidale brute pour calculer les densités et des pressions de consommation à l'hectare de limicoles sur un site est erroné, l'erreur est encore aggravée si cette surface est calculée comme le domaine s'étendant jusqu'au zéro SHOM (appelé également zéro des cartes marines). Ce zéro ne correspond en effet en rien à une réalité écologique et ce pour deux raisons. Il s'agit d'un zéro théorique qui correspond aux plus basses mers d'un coefficient théorique de 120. Ensuite, sur une carte marine, ce zéro n'est valable que pour un port de référence et il faut donc apporter des corrections à chaque site que l'on souhaite étudier.

Différences d'accessibilité entre les habitats

En domaine intertidal, la distribution des habitats benthiques se fait principalement selon un gradient bathymétrique et des différences s'observent en fonction de l'hydrodynamisme local (Petersen, 1913 ; 1915 ; Thorson, 1952 ; 1957). On distingue ainsi des habitats selon plusieurs étages bathymétriques (supra-littoral, médiolittoral, infralittoral) et les estrans abrités de ceux battus par les houles (Lewis, 1978).

Il existe également un patron de distribution bathymétrique de la richesse, de l'abondance et de la biomasse de la macrofaune benthique, proie des limicoles. En mer des Wadden, la relation entre biomasse, abondance, richesse macrofaunique, d'une part, et bathymétrie, de l'autre, suit une courbe en cloche, avec des valeurs les plus basses en haut estran, les plus importantes dans la zone de mi-marée et qui tendent à diminuer en allant vers le bas estran (Thamdrup, 1935 ; Wohlenberg, 1937 ; Linke, 1939 ; Beukema, 1976 ; Wolff & De Wolf, 1977 ; Dankers & Beukema, 1983 ; Michaelis, 1984 et 1987). Il convient enfin d'ajouter à ces grands patrons de distribution générale, la superposition d'habitats dits « structurés », c'est-à-dire générés par des « espèces ingénieuses » (*sensu* Jones *et al.*, 1994). C'est le cas des récifs générés par des vers marins bioconstructeurs (*e.g.* *Lanice conchilega*, *Sabellaria alveolata*), des phanérogames marines (*e.g.* *Zostera noltii*, *Zostera marina*), ou encore des bivalves (*e.g.* bancs de moules à *Mytilus edulis*). Il a été montré que de tels habitats tendent à augmenter la biomasse, l'abondance, la richesse ou encore la diversité en espèces benthiques associées, et qu'ils peuvent constituer des zones d'alimentation privilégiée pour les limicoles (voir par exemple Godet *et al.* [2008] pour une synthèse du rôle joué par *L. conchilega* pour la macrofaune et les oiseaux).

La sélection des habitats par les limicoles, en fonction de la nature du sédiment (granulométrie, teneur en matière organique, pénétrabilité, etc.), l'abondance de la ressource trophique mais aussi son accessibilité ont fait l'objet de très nombreuses publications (pour une revue détaillée voir Van de Kam *et al.*, 2004). Toutefois, si on souhaite réellement quantifier ou comparer la fréquentation de différents habitats par les limicoles, et la quantité de nourriture qu'ils sont susceptibles d'y prélever, il convient de pondérer les abondances d'oiseaux qui fréquentent chaque habitat non seulement par la surface de chacun des habitats, mais aussi par leur surface réellement exploitable (voir encart).

Différences d'accessibilité des habitats intertidaux sur l'archipel de Chausey

L'exemple des habitats intertidaux de l'archipel des îles Chausey met en évidence les contrastes qui peuvent exister entre chacun des habitats non seulement du point de vue de leur accessibilité mais aussi de leur composition faunistique.

Parmi la dizaine d'habitats intertidaux de substrat meuble présents sur l'archipel, l'abondance et la richesse de la macrofaune benthique a été estimée pour les sept habitats les plus largement distribués (pour la méthodologie d'échantillonnage benthique voir Godet [2008]). L'accessibilité moyenne pour les limicoles de chacun des habitats intertidaux du site est quantifiée, et, plus précisément, lors de quatre périodes importantes de la phénologie des limicoles : la période de migration pré-nuptiale, de nidification, de migration post-nuptiale et d'hivernage. Sous système d'information géographique (SIG), nous avons croisé la cartographie des habitats intertidaux (Godet, 2008 ; Godet *et al.*, 2009) avec celle de la bathymétrie du site (Tocquet *et al.*, 1957). Pour chacun des habitats, une superficie correspond à chaque cote bathymétrique et, au final, l'équation d'une courbe de régression entre hauteurs d'eau et superficie exondée de chaque habitat est possible. Enfin, en utilisant ces équations et les hauteurs d'eau fournies par le service hydrographique et océanographique de la Marine (SHOM, www.shom.fr), les superficies exploitables (*i.e.* exondées) de chaque habitat sont calculées durant la plus basse mer de chaque jour tout au long de la période s'étalant du 1^{er} novembre 2005 au 31 octobre 2006 (figure 8).

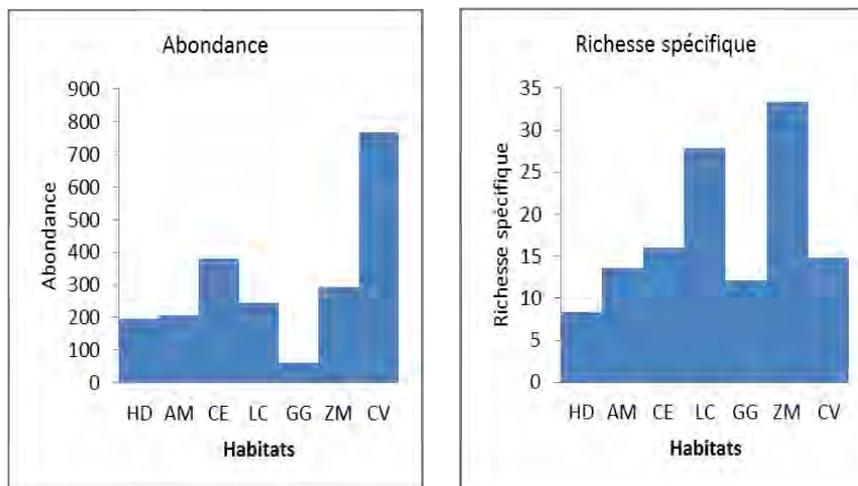


Figure 8 : abondance et richesse spécifique de la macrofaune présentes au sein de sept habitats intertidaux de l'archipel de Chausey (Godet, 2008)

HD : sédiments fins à *H. diversicolor* ; AM : sables à *A. marina* ; CE : sables à *C. edule* ; LC : banquettes à *L. conchilega* ; GG : sables à *G. glycymeris* ; ZM : herbier à *Z. marina* ; CV : sables à *C. variegata*

La figure 8 montre que les habitats de haut niveau (sédiments fins à *Hediste diversicolor* et sables à *Arenicola marina*) accueillent des abondances et une richesse faunistique faible. À l'inverse, les plus fortes abondances et les plus fortes richesses spécifiques sont présentes au sein des habitats de niveau moyen (sables à *C. edule*) et bas (banquettes à *L. conchilega*, herbiers à *Z. marina* et sables à *C. variegata*). Les sables à *G. glycymeris* sont les seuls habitats à la fois de bas niveau et aux faibles abondances et richesse macrofaunistiques.

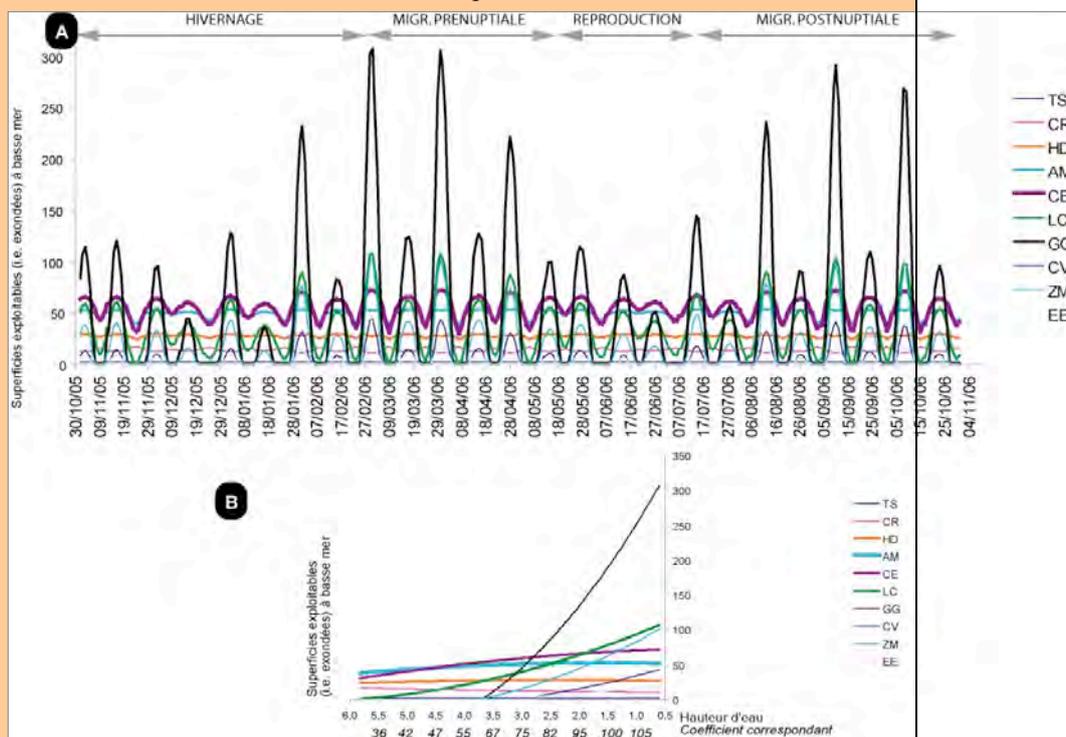


Figure 9 : superficies exondées des habitats à basse mer au cours d'une année (A) et selon les hauteurs d'eau (B) (Godet , 2008)

TS : Sables secs à *T. saltator*

CR : Horizon de rétention et de résurgence à *S. squamata*

HD : sédiments fins à *H. diversicolor*

AM : sables à *A. marina*, CE : sables à *C. edule*

LC : banquettes à *L. conchilega*

GG : sables à *G. glycymeris*

CV : sables à *C. variegata*

ZM : herbier à *Z. marina*

EE : sables à *Ensis ensis*.

La figure 9 permet de distinguer trois types d'habitats selon leur accessibilité :

- les habitats accessibles tout au long de l'année : sédiments fins envasés de haut niveau à *Hediste diversicolor*, sables fins à *Arenicola marina* et sables à *Cerastoderma edule*,
- les habitats qui ne sont exploitables que pendant quelques périodes de l'année : banquettes à *Lanice conchilega*,
- les habitats qui ne sont qu'exceptionnellement exploitables, parmi lesquels on distingue ceux de superficie très restreinte (sables de haut niveau à *Talitrus saltator* et sables à *Scolelepis squamata*) et ceux qui ne sont exondés que rarement (sables grossiers à *Glycymeris glycymeris*, sables de niveaux bas à *Capsella variegata*, sables à *Ensis ensis*, herbiers à *Zostera marina*).

L'accessibilité des habitats dans leur ensemble varie considérablement entre les quatre périodes de l'année correspondant à quatre étapes distinctes du cycle de vie annuel d'un limicole. Lors de la période estivale, les surfaces exploitables sont très restreintes, alors qu'elles sont intermédiaires durant l'hiver et maximales lors des deux passages migratoires.

Comme dans l'exemple de Chausey (voir encart), pour la plupart des habitats intertidaux les limicoles doivent souvent faire des compromis pour s'alimenter soit sur des habitats riches en macrofaune mais qui sont peu accessibles, soit sur des habitats très accessibles tout au long de l'année mais pauvres en macrofaune. Sur Chausey, un seul habitat représente un bon compromis, celui des sables à coques, à la fois riche en macrofaune et assez accessible.

Enfin, plusieurs auteurs ont montré l'importance de certains habitats structurés intertidaux pour les limicoles, comme les banquettes à *L. conchilega* (Petersen & Exo, 1999 ; Godet *et al.*, 2008). La grande attractivité de ces habitats est donc à nuancer par la faible accessibilité. En effet, à certaines périodes de l'année (période estivale principalement), caractérisées par des marées de moindre amplitude, les limicoles sont contraints de s'alimenter sur les habitats de très haut niveau, pauvres en macrofaune, mais qui sont les seuls exploitables. Dans l'estuaire du Tage (Portugal), Granadeiro *et al.* (2006) montrent que même si les parties basses de l'estran ont des densités d'oiseaux et des pressions de prédation plus importantes à un temps *t* que les parties hautes, le fait que les parties hautes (et donc les habitats benthiques de haut niveau) sont plus longtemps et plus régulièrement exondées fait que la biomasse totale qui y est consommée est bien plus importante. Granadeiro *et al.* (2006) soulignent ainsi l'importance des habitats de haut niveau qui répondent à une grande partie des besoins énergétiques des limicoles en milieu estuarien.

Différences d'attractivité selon le moment de la marée

Même si on prend en compte des surfaces moyennement exondées au cours d'une période plutôt que des surfaces intertidales brutes, une dernière nuance est à apporter. Ce n'est pas parce qu'un habitat est exondé et donc accessible qu'il est attractif et donc réellement exploité de manière homogène par les limicoles au cours de la marée. En effet, lors d'un cycle de marée, une partie des limicoles suit la marée descendante et montante (Burger *et al.*, 1977), alors que certaines espèces ou certains individus ne la suivent pas ou débutent leur alimentation plus tardivement que d'autres lorsque la mer se retire (Burger *et al.*, 1977 ; Connors *et al.*, 1981 ; Nehls & Tiedemann, 1993 ; Evans & Harris, 1994).

Il n'y a pas d'espèces de limicoles complètement territoriales, mais plutôt certains individus, sur certains sites, et même seulement à certaines périodes de l'année. C'est le cas de certains Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* (Townshend, 1985), Chevaliers gambettes (Goss-Custard, 1970) et Courlis cendrés (Roukema, 1984 *in* Van de Kam *et al.*, 2004) qui peuvent défendre un territoire de manière assidue, ceci en dépit de la marée qui peut éventuellement rendre accessible des habitats plus riches en nourriture. Les territoires défendus par ces individus ne sont toutefois ni les plus riches (ou la compétition serait trop importante) ni trop pauvres (car il n'y aurait pas d'intérêt à défendre ce territoire) (Ens & Swartz, 1980 ; *in* Van de Kam *et al.*, 2004). Au contraire, les individus qui suivent la marée se nourrissent dans une bande bathymétrique assez étroite tout au long ou durant une partie du cycle de marée, qui est la plus attractive pour eux (sédiment plus pénétrable, proies plus accessibles, etc.). Par exemple, les bivalves filtreurs comme la Coque *Cerastoderma edule*, qui ont leurs valves fermées à marée basse, commencent à s'alimenter dès que l'eau vient les recouvrir. C'est le moment le plus opportun pour l'Huîtrier pie d'insérer son bec entre les valves entrouvertes et d'en limiter le temps de manipulation (Swennen *et al.*, 1989), bien que l'Huîtrier pie s'alimente sur cette espèce également à marée basse mais avec un temps de manipulation plus important. De même, le succès d'alimentation de la Barge rousse *Limosa lapponica* sur l'arénicole est plus important en début de marée basse qu'à l'étale, le prédateur profitant de l'excrétion des vers à la surface de leur tunnel pour se précipiter sur eux. Une fois que la plupart des arénicoles ont excrété, ils sont plus difficiles à capturer et le succès de capture s'en trouve réduit (Smith, 1975). Pour un même habitat, la superficie, la forme et l'agencement spatial par rapport à la configuration bathymétrique jouent donc probablement un rôle important

dans l'exploitation par les individus qui suivent la marée. Godet (2008) et Godet *et al.* (2008) émettent l'hypothèse d'une attractivité différente des habitats selon leur forme (régulière ou non), leur niveau bathymétrique (parties hautes ou parties basses de l'habitat) et leur degré de fragmentation (à superficie égale, l'habitat peut être constitué d'une seule grande tache ou de plusieurs petites).

Les différences de comportement entre individus, mais également la forme et l'agencement spatial des habitats, conduisent donc à une grande variabilité des densités et de la distribution des limicoles en fonction de la période de la marée, et donc à la quantité d'énergie qu'ils prélèvent à l'hectare.

Conclusion

Les méthodes que nous avons présentées visent à évaluer le lien entre la consommation des oiseaux côtiers prédateurs de macrozoobenthos et les capacités d'un site à fournir cette alimentation.

Si le but est de comparer les sites entre eux, ce qui est nécessaire pour un gestionnaire, une standardisation des approches est impérative, quels que soit l'approximation ou l'empirisme de certains choix. Pour les besoins énergétiques des oiseaux, nous proposons de retenir les équations définies par Kersten & Piersma (1987) pour les limicoles, Scheiffart & Nehls (1997) pour les anatidés et Aschoff & Pohl (1970) pour les laridés. Elles ont été utilisées dans les baies de Somme (Sueur *et al.*, 2003), du Mont-Saint-Michel (Le Mao *et al.*, 2006) et de Saint-Brieuc (Ponsero & Le Mao, 2011). Pour la surface d'alimentation, les trois travaux cités ont rapporté la pression de prédation à la surface maximale de l'estran non végétalisé. Lorsque les données altimétriques de l'estran sont disponibles nous proposons de prendre comme référence la « surface moyennement exploitable » qui tient compte de la fréquence d'exondation de l'estran en fonction des coefficients de marée.

Dans le cas plus spécifique de travaux de recherche, tous les paramètres doivent être affinés pour correspondre le mieux possible aux réalités du site étudié. D'importants travaux d'acquisition de données sont nécessaires, tant au niveau des paramètres physiques du milieu (en particulier la caractérisation de l'environnement sédimentaire), qu'au niveau des paramètres biologiques : données relatives au benthos (biomasses et productions spécifiques des proies principales) et aux oiseaux (zones réelles

d'alimentation, régime alimentaire, comportements et temps d'alimentation,...). De même, les effets de dérangements d'origine anthropique doivent impérativement être intégrés car ils peuvent devenir les principaux facteurs directs et indirects influençant la présence des oiseaux d'eau ou leur capacité à exploiter de façon optimale les ressources alimentaires disponibles.

Mesurer le rythme de captures

Patrick TRIPLET

Pour quelle utilisation ?

Le rythme de captures correspond au nombre de captures réalisées par un limicole pendant une période de temps déterminée. Il permet de déterminer combien de proies un oiseau consomme par jour et donc de vérifier si les conditions sont requises pour qu'il acquiert au cours de la journée la quantité alimentaire nécessaire pour le maintien de son équilibre énergétique, voire, en cas d'excédent, pour accumuler des réserves adipeuses.

Comment procéder ?

L'unité de temps la plus couramment utilisée est la minute. Selon les espèces, il est nécessaire d'ajuster la méthode. Pour les espèces au déplacement rapide ou dont les individus se nourrissent en groupes importants, il est souvent difficile de suivre un oiseau plus d'une minute. Il peut être nécessaire d'arrêter les observations avant. Pour les espèces plus faciles à suivre, l'idéal est de suivre le même individu le plus longtemps possible. Un chronomètre sonnante toutes les minutes affranchit l'observateur de regarder le temps écoulé. Trois méthodes peuvent être employées :

- *la transcription manuelle des résultats* sur un carnet à l'issue du temps d'observation. Cette méthode oblige à stopper l'observation à l'issue de la période de temps choisie. Ce qui entraîne *in fine* un nombre restreint de données. Une variante consiste à être à deux personnes afin que la deuxième note, au fur et à mesure, les informations de l'observateur. L'utilisation d'un compteur permet, lorsque le nombre de proies est élevé, de les noter toutes. Son inconvénient est qu'à la fin de la minute, il est nécessaire d'arrêter pour noter et pour remettre le compteur à 0.

- *l'utilisation d'un dictaphone* permet de se concentrer uniquement sur le but à atteindre. Le chronomètre décompose le temps et il suffit de noter au fur et à mesure les proies ingérées et d'autres informations (par exemple, nombre de coups de bec nécessaires pour capturer une proie, nombre de proies capturées et réellement consommées, taille de la proie (voir paragraphe sur ce point), relations intra et interspécifiques..., changement de densité d'oiseaux, dérangements...).

- la prise de films vidéo, lorsque les oiseaux sont suffisamment proches de l'observateur, permet de collecter une masse énorme d'informations dans un temps très court. Il suffit ensuite de décrypter les images afin d'en extraire tous les éléments souhaités. Cette méthode permet ainsi de collecter des données de rythmes de captures sur plusieurs oiseaux au cours de la même période de temps.

La prise de mesures doit se faire sur des quadrats (surface idéale 25x25, soit 625 m²) dans lesquels la densité d'invertébrés est mesurée à intervalles réguliers (une fois par mois).

Le tableau suivant indique les variables relevées sur le terrain et celles qui sont déterminées préalablement ou dont les valeurs sont calculées à partir d'autres données. Ce tableau doit être rempli dans un tableur de type excel, en prenant soin de ne mettre que des données chiffrées dans les cellules de telle sorte que les calculs soient possibles directement sous ce tableau ou par exportation vers un logiciel de statistiques.

numéro	date	heure observation	temps après marée haute	température	quadrat	densité compétiteurs
Un numéro d'ordre est important	Permettra de définir les décades	Préciser si heure légale ou solaire	En minutes, on peut utiliser également le temps avant la marée haute	Locale de préférence		Exprimé en nombre d'individus par ha à partir du nombre d'oiseaux autour du sujet étudié dans le quadrat

im/dens	Ad/dens	Larusdens	même ind
Expression de la densité en différenciant l'âge des oiseaux (quand cela est possible)	<i>Idem</i>	Densité de laridés, notamment pour les espèces de limicoles sensibles au kleptoparasitisme	Cette précision peut permettre ensuite des comparaisons entre les oiseaux

proies/min	pas/min	coups de bec/min	aggre	klepto
Proies réellement ingérées. Pour les Huitriers pies, il est préférable d'augmenter à 5 minutes	Comptage du nombre de pas comme indice de l'effort de recherche	Comptage du nombre de coups de bec donnés au sol comme indice de l'effort de recherche	Selon les indications précédentes, avec codification	Colonne qui peut être démultipliée selon qu'il y a kleptoparasitisme inter ou intra spécifique

densité proies	taille moyenne	biomasse	rythme ingestion	temps moyen/proie
Par espèce consommée, par quadrat, exprimée en nombre par m ²	Taille moyenne des proies en mm	Calcul de la biomasse par m ² d'après la densité et la biomasse individuelle	Transformation du rythme de captures en quantité consommée par unité de temps	Temps séparant l'instant de la capture de la déglutition de la proie

Matériel

Il dépend de la méthode employée. Pour parer à toute éventualité, il est nécessaire de disposer de matériel permettant de changer de méthode au cas où un problème apparaît. Le matériel nécessaire est :

- un chronomètre,
- un compteur manuel,
- un dictaphone,
- un carnet,
- un crayon,
- une longue vue.

Période et fréquence

L'étude du rythme de captures peut s'effectuer pendant toute la période de présence des limicoles en zone côtière. Cependant, la plupart des études se focalisent sur les saisons automnales et hivernales afin de trouver des éléments de compréhension de leur comportement, de leurs effectifs et de leurs déplacements au cours de cette période. En zone estuarienne, les conditions changent tellement fréquemment que le jeu de données doit être très important afin de couvrir le maximum de situations possibles. La stratégie du strict minimum pour établir des tests statistiques n'est pas de mise ici. Un nombre de données important est seul garant d'une interprétation correcte des comportements observés.

Conditions de réalisation/restriction

La collecte d'informations demande de longues heures de travail et une grande concentration de la part de l'observateur. Les séquences peuvent durer plusieurs heures qu'il faut gérer. Il est illusoire de suivre un même oiseau sans pause plus de 30 minutes. Au-delà de cette limite, l'œil et le cerveau sont fatigués et n'enregistrent plus les détails comme ils le font en début de séquence. Une pause de 15 minutes, après chaque séquence maximale de 30 minutes, est donc nécessaire. La position immobile est également une contrainte forte. L'observateur doit donc être chaudement habillé et, dans la mesure du possible, confortablement installé. L'observation à partir

d'un véhicule est la solution la plus intéressante. Elle permet en effet de disposer sur place de tout le matériel nécessaire et de sièges permettant la meilleure assise possible. Un véhicule tout terrain disposant une ouverture partielle en arrière permet d'aménager le coffre en véritable salle d'observation.

Au Royaume-Uni et aux Pays-Bas, des tours d'observations sont utilisées. En France, le manque de pratique fait que la curiosité est tellement grande que les rares tentatives (en baie de Somme, par exemple) se sont soldées par une augmentation des dérangements des oiseaux, et donc de l'observateur par des personnes qui viennent voir ce qu'est cette construction au milieu des vasières.

Résultats / types de données recueillies

L'objectif principal est de connaître le rythme de captures, puis le rythme d'ingestion, et ensuite d'analyser ces résultats en fonction de différentes variables sur le terrain, densité de proies, de compétiteurs... L'acquisition de ces données constitue donc un élément primordial dans la compréhension du fonctionnement d'un site pour les limicoles. Elle permet par ailleurs de disposer de données pour appliquer les modèles prédictifs présentés dans cet ouvrage. La standardisation des données est donc nécessaire et la discipline dans leur acquisition doit être respectée.

Avantages et inconvénients

Avantages

Mesurer le rythme de captures de manière appropriée permet de définir le rythme d'ingestion obtenu par transformation du nombre de captures par la quantité correspondante. Il nécessite donc de déterminer la taille des proies consommées (voir fiche correspondante).

Inconvénients

Il est indispensable de vérifier de manière régulière le niveau des piles et de disposer de piles de rechange, de préférence rechargeables.

La reprise des données enregistrées est très fastidieuse. Elle consiste à écouter l'intégralité des enregistrements et à transcrire ceux-ci en données numériques exploitables. La création de fichiers excel permet de synthétiser les résultats et de procéder ensuite à des calculs divers.

Analyses des données / exploitation statistique des résultats

L'analyse des données peut procéder de traitements simples, comme la régression linéaire, mais afin de déterminer les variables explicatives prépondérantes, la régression multivariée peut s'avérer nécessaire. Il est donc nécessaire de disposer d'un logiciel de statistiques permettant les traitements appropriés.

La transposition du rythme de captures en un rythme d'ingestion doit s'effectuer avec précautions. Goss-Custard et *al.* (2002) ont ainsi décrit quatre grandes erreurs dans la collecte et l'analyse des données :

- mesurer le rythme de captures à partir d'intervalles entre captures, ce qui peut sur-estimer le taux de captures,
- mesurer la taille des proies à partir de fragments laissés par les oiseaux sur la zone alimentaire, ce qui peut conduire à sur-estimer leur taille, d'où la nécessité de procéder à un échantillonnage exhaustif des proies consommées (par exemple, ramassage des coquilles de coques),
- utiliser des régressions linéaires pour exprimer la relation entre la masse libre de cendres et la longueur, alors qu'une relation polynomiale d'ordre 2 ou plus pourrait s'avérer plus appropriée,
- mesurer la masse libre de cendres à partir de la moyenne des individus consommés plutôt que d'un histogramme de fréquence incluant les petites classes de taille, ce qui peut conduire à de grandes erreurs dans l'estimation de la masse moyenne des proies.

La lecture approfondie de la note de Goss-Custard et *al.* (2002) est fortement souhaitable.

Quantifier la consommation de coques par l'Huître pie

Patrick TRIPLET

Pour quelle utilisation ?

Connaître les quantités de coques consommées par les Huîtres pies au cours d'un hiver permet de disposer d'un élément de mesure d'une partie de la mortalité des coquillages. Les données recueillies sont également utiles pour déterminer les besoins nécessaires pour une population d'oiseaux donnée. Enfin, cette connaissance est primordiale lorsque la pêche des coques est pratiquée et que les pêcheurs avancent que les Huîtres pies consomment des coques commercialisables et sont donc la cause d'un manque à gagner.

Comment procéder ?

Les équations de Zwarts *et al.* (1996), qui permettent de déterminer les besoins énergétiques quotidiens des limicoles sont utilisées. La relation entre les besoins énergétiques et la masse des oiseaux s'exprime par l'équation 1 :

$$y = 0,061 m^{1,489}$$

où

- y est le besoin quotidien en énergie exprimé en KJ,
- et m la masse d'un oiseau exprimée en grammes.

Pour chaque degré en dessous de 10°C, le besoin énergétique augmente de 30 KJ, soit 1,37 à 1,44 g de matière organique sèche sans cendres pour les coques. La température doit être intégrée dans l'équation 2 :

$$C = (0,061 m^{1,489} + 30 (10 - \text{temp}) \times 1,15 / 21$$

où

- (10 - temp) est la différence de degrés entre 10 °C et la température du moment,
- 1,15 est un facteur correctif permettant la transformation entre la consommation et l'énergie assimilée (Speakman, 1987),
- 21 est la valeur énergétique d'un gramme de coques, exprimée en Kcal (Zwarts *et al.*, 1996).

Le calcul doit également prendre en compte la quantité de matière organique qui reste sur la coquille, ce qui représente 11,7 % de la quantité totale contenue dans une coque (Hulscher *in* Zwarts *et al.*, 1996). La prédation quotidienne en masse organique consommée (MOC) est donc (éq 3) :

$$\text{MOC} = C \times 1,117$$

La consommation totale de coques, exprimée en masse organique, pendant la période hivernale, est la somme des consommations individuelles. Celle-ci est calculée sur les effectifs présents auxquels il faut soustraire le nombre d'Huîtres pies qui ne consomment pas de coques, ou dont le régime alimentaire évolue vers d'autres proies au cours de l'hiver.

La quantité totale est donc :

$$T = \text{MOC} \times \text{nombre de consommateurs d'oiseaux} \times \text{nombre de jours pendant la période considérée.}$$

Les Huîtres pies ne consomment pas que des coques de taille supérieure ou égale à 30 mm (taille légale pour leur exploitation) mais également des coques de différentes tailles plus petites (*figure 2*, cf *infra*).

Matériel

Coquilles de coques vivantes ou ayant été consommées. Les mesures sont réalisées au pied à coulisse, manuel ou électronique.

Période et fréquence

Une analyse des tailles de coques est nécessaire sur plusieurs hivers, étant donné que la dynamique de populations de coques est très variable avec des années de très forte production ou au contraire des années considérées comme mauvaises. Elle doit s'effectuer sur les zones échantillonnées pour la connaissance de la structure de la population.

Conditions de réalisation/restriction

Une attention particulière doit être portée à ces ramassages. En effet, il est facile d'orienter les ramassages vers les coquilles présentant les tailles les plus élevées, alors que la reconstitution du régime implique l'analyse de toute la gamme des tailles potentiellement exploitables par les oiseaux. Les ramasseurs devaient donc prendre soin de récupérer toutes les coquilles possibles et non seulement celles qui apparaissent les plus visibles.

Plusieurs critères permettent de s'assurer de l'appartenance des coquillages consommés par l'Huître pie à la population vivant dans le substrat de la zone échantillonnée (O'Connor & Brown, 1977 ; Sutherland, 1982 ; Triplet, 1994) :

- coquilles présentant encore quelques lambeaux de chair et aux muscles adducteurs sectionnés, éliminant ainsi les causes de mortalité autres que la consommation par l'Huître-pie ou des coques mortes depuis un moment et nettoyées par des espèces détritivores et nécrophages (*Crangon vulgaris*, *Carcinus maenas*) lors la période de marée haute précédant le ramassage,
- présence des deux valves ouvertes à angle droit (pouvant l'une et ou l'autre comporter une cassure plus ou moins importante) et absence d'algues vertes, synonymes d'une mort datant déjà de plusieurs jours,
- présence éventuelle de traces de pas d'Huîtres-pies autour de la coquille.

Résultats/types de données recueillies

La comparaison des coquilles par rapport à la population vivante renseigne sur la sélectivité des oiseaux sur des classes de taille données. Elle permet de relativiser la prédation par rapport aux coques commercialisables (taille légale en France, 30 millimètres de longueur antéro-postérieure), et donc de se doter d'arguments afin de préciser l'impact économique de l'Huître pie sur les gisements de coquillages.

Avantages et inconvénients

Avantages

La méthode et les équations sont utilisées dans différents sites et ne prêtent pas à problème. Elles permettent de disposer d'une bonne évaluation de la quantité nécessaire par oiseau.

Inconvénients

Il y a nécessité de veiller à connaître aussi précisément que possible le nombre d'oiseaux se nourrissant de coques. Cette mesure doit être réalisée à intervalles réguliers au cours de l'hiver afin de déterminer avec précision le nombre d'oiseaux se nourrissant de coques. Il est donc nécessaire de consacrer de nombreuses heures à l'analyse du régime individuel des oiseaux, mais cela permet d'améliorer la précision des mesures et de ne pas surévaluer la quantité totale prélevée.

Analyses des données/exploitation statistique des résultats

Les données sont fournies de différentes façons, en kilogramme pour les individus, en tonnes lorsqu'il s'agit des résultats sur l'ensemble de l'hiver pour tous les oiseaux.

Recenser une population nicheuse

Patrick TRIPLET

Pour quelle utilisation ?

Les populations d'oiseaux nicheuses sur les hauts de plage ont un faible taux de succès de reproduction, en raison des risques de submersion des nids, de la prédation par les oiseaux ou par les mammifères, mais aussi et surtout en raison des dérangements et des piétinements possibles des nids. Une bonne connaissance des effectifs et de la répartition des oiseaux s'avère indispensable afin de prendre les mesures de gestion les plus appropriées.

Comment procéder ?

Échantillonnage

Deux méthodes complémentaires peuvent être utilisées :

- la détection des couples reproducteurs, ce qui est généralement le plus facile,
- la recherche des nids, qui vient après la localisation des couples et qui nécessite de prendre de grandes précautions afin d'éviter tout risque de perte.

Relevés/méthode

Les couples reproducteurs

La première des choses est de savoir quelles espèces nicheuses il est possible de trouver sur l'espace considéré.

Dès que des oiseaux sont repérés, il est nécessaire de vérifier leur comportement car il peut en effet ne s'agir que d'oiseaux présents pour rechercher leur alimentation.

Si un oiseau susceptible de se reproduire sur le site manifeste un comportement pré-reproducteur, il faut prendre en compte les éléments suivants :

- est-ce que l'oiseau a un comportement territorial ou exécute des parades nuptiales ?

- est-ce que l'oiseau crie en cas d'approche de l'observateur ?
- est-ce qu'il a tendance à survoler les intrus ou à adopter la technique de l'oiseau blessé ?
- est-ce qu'il manifeste un comportement défensif vis-à-vis d'autres espèces d'oiseaux ?
- est-ce qu'il s'est accouplé avec un congénère ?
- est-ce qu'il a transporté de la nourriture ou est-ce qu'il a nourri un jeune (cas de l'Huîtrier pie) ?
- est-il possible de différencier les couples ?

La recherche de nids

Elle est prioritaire dès que cela est possible techniquement (bonne visibilité) et que l'ensemble des oiseaux sont supposés être au nid. Elle nécessite de prendre des précautions sans lesquelles les chances de trouver des nids ou des jeunes sont réduites alors que le risque est grand de déranger les oiseaux au nid. Ceux-ci sont très difficiles à trouver. La couleur des œufs et la configuration du nid, une simple cuvette, en font des éléments bien camouflés et peu visibles sans recherche appropriée. Les jeunes oiseaux se plaquent au sol à la moindre alerte et deviennent pratiquement indétectables.

Par ailleurs, les oiseaux ont une distance d'envol variable selon les espèces, qui est la distance minimale à partir de laquelle ils agissent, soit en quittant le nid en marchant, soit en volant, voire même, pour certaines espèces, en attaquant l'intrus. Connaître cette distance d'envol permet de mieux prendre en compte la biologie de l'espèce dans les mesures de protection à prendre.

Elle s'effectue en utilisant les indices suivants :

- observation d'un adulte en position d'incubation sur un nid,
- observation d'un nid ou d'une cavité avec des poussins,
- observation d'un oiseau transportant des brindilles, ou paradant,
- observation d'un nid ou d'une cavité avec des œufs.

Dès qu'une observation laisse penser qu'un oiseau est au nid ou a des poussins à proximité, il est nécessaire de s'installer dans un endroit tranquille puis de s'armer de patience afin de confirmer l'observation, de repérer le nid, ou de noter le nombre de poussins.

Lorsque le nid est repéré, un fin piquet peut être établi à proximité afin de faciliter sa détection ultérieure. Dans l'idéal, un marquage du point GPS peut être fait, ce qui permettra un report facile sur une carte. Cette localisation permettra en outre de situer le nid par rapport à des éléments du paysage, comme les voies de passage, une haie, un arbre...

Matériel

- une paire de jumelles,
- un télescope,
- un télémètre (peut être utile pour mesurer la distance du nid par rapport à la limite de la zone protégée, par exemple).

Période et fréquence

Les comptages de nids doivent être menés de manière régulière pendant toute la saison de reproduction. Trois comptages par semaine permettent de noter toutes les installations et toutes les disparitions. Le faible espacement de temps peut ainsi ne pas effacer les traces autorisant la détermination de la cause de disparition d'un nid.

Il est préférable de dénombrer les nids dans la journée, par exemple, entre 9 h 00 et 16 h 00, lorsqu'il est certain que l'ensemble des oiseaux sont en place (cas des colonies, par exemple).

Les comptages ne doivent pas se faire lorsque le soleil est trop chaud, ni lorsqu'il pleut ou qu'il fait très froid s'il y a le moindre risque d'exposer les œufs aux intempéries.

Conditions de réalisation/restriction

Pour les petits effectifs (nids de gravelots et autres limicoles isolés), tous les nids sont dénombrés individuellement, et, si possible, géoréférencés. Les comptages tous les deux jours permettent de déterminer avec la plus grande précision possible le nombre réel de nids. Cette méthode permet de détecter tout changement intervenant dans la population et de fournir le nombre total de nids qui n'est pas le nombre maximum observé à une date déterminée.

Pour les grands effectifs, il peut s'avérer difficile de procéder à un dénombrement complet à intervalles réguliers, sans risque de perturber profondément les oiseaux au nid. Il faut donc rechercher le meilleur positionnement possible pour procéder au dénombrement et, si nécessaire, suivre une partie seulement de l'effectif, par exemple 20 % des oiseaux nicheurs. Dans

ce cas, chaque nid de cet échantillon est suivi comme dans le cas de petits effectifs. On considère ensuite que l'effectif total est obtenu en multipliant par cinq le résultat obtenu dans l'échantillon.

Résultats/types de données recueillies

La détermination du nombre de couples nicheurs, et de leur succès, année après année, permet d'évaluer l'importance des mesures de gestion mises en place.

Les indicateurs de succès à relever sont donc :

- le nombre de nids et d'œufs,
- le nombre d'oiseaux à l'envol,
- les causes d'insuccès.

Avantages et inconvénients

Avantages

Le comptage des nids constitue la meilleure approche de l'effort de reproduction et de son succès.

Inconvénients

Sans précaution, il y a un risque de dérangement très fort pouvant conduire à un abandon du nid ou à la destruction des nichées

Analyses des données/exploitation statistique des résultats

Les données permettent de tracer la chronologie des installations, des pontes, des éclosions et des envols des jeunes. Peu de tests statistiques sont nécessaires, sauf si l'objectif est de développer une étude à long terme de dynamique des populations.

Annexes

Annexe 1 : fiche de relevé journalier des nids

Espèce		Lieu		observateur	
No nid	date	nombre œufs	Habitat/50 cm	habitat/5m	devenir nid

Annexe 2 : fiche de synthèse de fin de saison

Espèce	année	Site	observateur
date découverte 1 ^{er} œuf			
date découverte dernier œuf			
nbre maximum adultes en plumage nuptial			
nbre maximum couples nicheurs			
nbre nids			
nbre moyen d'œufs par nid			
nbre nids consommés par Corneille			
nbre nids consommés par Pie			
nbre nids consommés par Goéland argenté			
nbre nids consommés par Renard			
nbre nids consommés par Sanglier			
nbre nids consommés par chiens			
nbre œufs consommés par inconnus			
nbre nids submergés			
nbre nids ensablés			
nbre nids abandonnés			
nbre poussins à l'éclosion			
nbre poussins consommés par Corneille			
nbre poussins consommés par Pie			
nbre poussins consommés par Goéland argenté			
nbre poussins consommés par Renard			
nbre poussins consommés par Sanglier			
nbre poussins consommés par chiens			
nbre poussins consommés par inconnus			
nbre poussins à l'envol			
mesures de protection mises en place au cours de l'année			
Clôture		clôture élec- trique	Piquets
sensibilisation		contrôle des prédateurs	

Références bibliographiques

- ABRAMSON M. (1979) Vigilance as a factor influencing flock formation among curlews *Numenius arquata*. *The Ibis*, 121: 213-216.
- ANNEZO J. P. & HAMON D. (1989) *Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale en baie de Saint-Brieuc*. IFREMER-Projet Euphorbe.
- ASCHOFF J. & POHL H. (1970) Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse. *Journal of Ornithology*, 111: 38-47.
- BAKER J. M. (1981) Winter feeding rates of redshank *Tringa totanus* and turnstone *Arenaria interpres* on a rocky shore. *The Ibis*, 123: 85-87.
- BARBOSA A. (1997) The effects of predation risk on scanning and flocking behavior in Dunlin. *Journal of Field Ornithology*, 68: 607-612.
- BARBOSA A. (2002) Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy. *Acta Ethologica*, 5: 51-55.
- BARNARD C. J. & THOMPSON D. B. A. (1985) *Gulls and plovers. The ecology and behaviour or Mixed-Species feeding groups*. Studies in behavioural adaptation, Croom Helm, London and Sydney, 302 p.
- BEAUCHAMP G. (1999) The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behav. Ecol.*, 10: 675-687.
- BEUKEMA J. J. (1976) Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 236-261.
- BEUKEMA J. J. (1981) The role of the larger invertebrates in the Wadden Sea ecosystem. In N. N. DANKERS, H. KÜHL & W. J. WOLFF (eds.) *Invertebrates of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam: 211-221.
- BIJLEVELD A. I., EGAS M., VAN GILS J. A. & PIERSMA T. (2010) Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? *Oikos*, 119: 277-285.
- BREY T. RUMOHR H. & ANKAR S. (1988) Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 117: 271-278.
- BROWN R.A., O'CONNOR R.J. (1974) Some observations on the relationships between Oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. and Cockles *Cardium edule* L. in Strangford Lough. *Ir. Nat. J.*, 18: 73-79.
- BRYANT D. M. & TATNER P. (1991) Intraspecific variation in avian energy expenditure: correlates and constraints. *Ibis*, 133: 236-245.
- BURGER J. HOWE M. A. HAHN D. C. & CHASE J. (1977) Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *The Auk*, 94: 743-758.
- BURGER J. (1984) Abiotic factors affecting migrant shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L. (eds.) *Behaviour of marine animals*. 1-72, Vol 6.
- BURGER J., NILES L. & CLARK K. E. (1997) Importance of the beach, mudflat and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biological Conservation*, 79b: 283-292
- BURTON N. H. K., EVANS P. R. & Robinson M. A. (1996) Effects on shorebird

- numbers of disturbance, the loss of a roost site and its replacement by an artificial island at Hartlepool, Cleveland. *Biol. Cons.*, 77: 193-201.
- CARLOS D., SANTOS C. D., SARAIVA S., PALMEIRIM J. M. & GRANADEIRO J. P. (2009) How do waders perceive buried prey with patchy distributions ? The role of prey density and size of patch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 372: 43-48.
- COLWELL M. A. & DODD. S. L. (1997) Environmental and habitat correlates of pasture use by nonbreeding shorebirds. *The Condor*, 99: 337-344.
- COLWELL M. A. & LANDRUM S. L. (1993) Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor*, 95: 104-114.
- CONKLIN J. R. & COLWELL M. A. (2007) Diurnal and nocturnal roost site fidelity of Dunlin *Calidris alpina pacifica* at Humboldt Bay, California. *The Auk*, 12: 677-689.
- CONKLIN J. R., COLWELL M. A. & FOX-FERNANDEZ N. W. (2008) High variation in roost use by Dunlin wintering in California: Implications for habitat limitation. *Bird Conservation International*, 18: 275-291.
- CONNORS P. G., MYERS J. P., CONNORS C. S. W. & PITELKA F. A. (1981) Interhabitat movements by Sanderlings in relation to foraging profitability and the tidal cycle. *The Auk*, 98: 49-64.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (1982) *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa-The birds of the Western Palearctic*. Vol. I. *Ostrich to Ducks*. London: Oxford University Press.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (1983) *The birds of the Western Palearctic*, Vol. III, *Waders to Gulls*. Oxford University Press, London.
- CRESSWELL W. (1994) Flocking is an effective anti-predator strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 47: 433-442.
- CRESSWELL W. & QUINN J. L. (2004) Faced with a choice, sparrowhawks more often attack the more vulnerable prey group. *Oikos*, 104: 71-76.
- DANKERS N. & BEUKEMA J. J. (1983) Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In W. J. WOLFF (ed.) *Ecology of the Wadden Sea*. Rotterdam: 69-103.
- DAVIDSON N. C. & PIERSMA T. (1992) The migration of Knots: conservation needs and implications. *Wader Study Group Bull.*, 64 Suppl: 198-209.
- DAVIDSON N. C. & ROTHWELL P. I. (1993) Disturbance to waterfowl on estuaries: Conservation and management implications of current knowledge. *Wader Study Group Bulletin*, 68: 97-105.
- DE BOER W. F. & LONGAMANE F. A. (1996) The exploitation of intertidal food resources in Inhaca Bay, Mozambique, by shorebirds and humans. *Biological Conservation*, 78: 295-303.
- DEGRÉ D. (2006) *Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants*. Thèse, université de La Rochelle.
- DUGAN P. J. (1981) The importance of nocturnal foraging in shorebirds: A consequence of increased invertebrate prey activity. In JONES N. V. & Wolff W. J. (eds.) *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press,

New York: 251–260.

- DURELL S. E. A. le V. dit, STILLMAN R. A., TRIPLET P., AULERT C., ONO dit BIOT D., BOUCHET A., DUHAMEL S., MAYOT S., GOSS-CUSTARD J. D. (2005) Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine Estuary, France. *Biol. Cons.*, 123: 65-77.
- DURELL S.E.A. le V dit, STILLMAN R. A., TRIPLET P., DESPREZ M., FAGOT C., LOQUET C., SUEUR F., & GOSS-CUSTARD J.D. (2008) Using an individual-based model to inform estuary management in the Baie de Somme, France. *Oryx*, 42: 265-277.
- ELGAR M. A. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds. *Biological Reviews*, 64: 13-33.
- ENS B. J. & GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *Journal of Animal Ecology*, 53: 217-231.
- ENS B. J. & CAYFORD J. T. (1996) Feeding with other oystercatchers. In GOSS-CUSTARD J. D. (ed) *The oystercatcher*. Oxford University Press, Oxford: 77-104.
- ENS B. J., BRINKMAN A. G., DIJKMAN E. M., MEESTERS H. W. G., KERSTEN M., BRENNINKMEIJER A. & TWISK F. (2005) *Modelling the distribution of waders in the Westerschelde. What is the predictive power of abiotic variables?*. Alterra rapport 1193, Wageningen.
- ESSELINK P., DALLINGA H. & KOKS B. (2000) The value of coastal salt marshes for breeding redshanks (*Tringa totanus*). In ESSELINK P. (ed) *Nature management of coastal salt marshes*. Univ. of Groningen, 185-191
- EVANS P. R. (1976) Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea*, 64: 117-139.
- EVANS P. R. (1979) Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclic variations in the activity and availability of their intertidal invertebrate prey. In NAYLOR E. & HARTNOLL R. G. (eds.) *Cyclical phenomena in marine plants and animals*. Pergamon Press, Oxford/New York: 357-366.
- EVANS P. R. & DUGAN P. J. (1984) Coastal birds: Numbers in relation to food resources. In EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. & HALE W. G. (ed.) *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge: 8-28.
- EVANS T. J. & HARRIS S. W. (1994) Status and habitat use by American Avocets wintering at Humbolt Bay. *Condor*, 96: 178-189.
- FASOLA M. & Biddau L. (1997) An assemblage of wintering waders in coastal Kenya: activity budget and habitat use. *African Journal Ecology*, 35: 339-350.
- FERNS P. N. (1983) Sediment mobility in the Severn Estuary and its influence on the distribution of shorebirds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40 (Suppl. 1): 331-340.
- FONSECA V.G., GRADE N. & CANCELA DA FONSECA L. (2004) Patterns of association and habitat use by migrating shorebirds on intertidal mudflats and saltworks on the Tavira Estuary, Ria Formosa, southern Portugal. *Wader Study Group Bull.*, 105: 50-55.
- FURNESS R. W. (1973) Roost selection by waders. *Scottish Birds*, 7: 281-287.

- GODET L. (2008) *L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin. L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- GODET L., TOUPOINT N., OLIVIER F., FOURNIER J. & RETIÈRE C. (2008) Considering the functional value of common marine species as a conservation stake: the case of sandmason worm *Lanice conchilega* (Pallas 1766) (Annelida, Polychaeta) beds. *Ambio*, 37: 347-355.
- GODET L., FOURNIER J., TOUPOINT N. & OLIVIER F. (2009) Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography*, 33: 378.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1969) The wintering feeding ecology of the Redshank *Tringa totanus*. *The Ibis*, 111: 338-356.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1970a) The responses of redshank (*Tringa totanus* (L.)) to spatial variations in the density of their prey. *Journal of Animal Ecology*, 39: 91-113.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1970b) Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In C. J.H (ed.) *Social behavior in birds and mammals*. Academic Press, London: 3-34
- GOSS-CUSTARD J. D. (1979) The energetics of foraging by Redshank, *Tringa totanus*. *Studies in Avian Biology*, 2: 247-257.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea*, 68: 31-52.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L. (eds.) *Shorebirds. Migration and foraging behavior*. Plenum Press, New York: 233-270.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1985) Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In SIBLY R. M. & SMITH R. H. (ed.) *Behavioural ecology*. Blackwell, Oxford: 169-188.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1996) *The Oystercatcher: from Individuals to Populations*. Oxford Ornithology Series, 442 p.
- GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V DIT, MCGRORTY S., READING C. J. (1982) Use of Mussels, *Mytilus edulis*, beds by Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*, according to age and population size. *J. Anim. Ecol.*, 51: 543-554.
- GOSS-CUSTARD J. D. & dit DURELL S. E. A. LE V. (1987) Age-related effects of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. I. Foraging efficiency and interference. *Journal of Animal Ecology*, 56: 521-536.
- GOSS-CUSTARD J. D. & DURELL S. E. A. LE V. dit (1988) The effect of dominance and feeding method on the intake rates of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels. *J. of Animal Ecology*, 57: 827-844.
- GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S.E.A. LE V DIT, GOATER C. P., HULSCHER J. B., LAMBECK R. H. D., MEININGER P. L. & URFI J. (1996) How Oystercatchers survive the winter. In GOSS-CUSTARD J. D. (ed.) *The Oystercatcher: from Individuals to Populations*. Oxford Ornithology Series: 133-154.
- GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., MCGRORTY S., NAGARAJAN R., SITERS H. P. & WEST A.D. (2002) Beware of these errors when measuring intake rates in

waders. *Wader Study Group Bull.*, 98: 30-37.

- GOSS-CUSTARD J. D., BURTON N. H. K., CLARK N. A., FERNS P. N., MCGRORTY S., READING C. J., REHFISCH M. M., STILLMAN R. A., TOWNEND I., WEST A. D. & WORRALL D. H. (2006) Test of a behavior-based individual-based model: response of shorebird mortality to habitat loss. *Ecological Applications*, 16: 2215-2222.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., YATES M. G., CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A. S., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S. E. A. LE V. DIT, EICHORN G, ENS B. J., EXO K.-M., FERNANDO P. U. U., FERNS P. N., HOCKEY P. A. R., GILL J. A., JOHNSTONE I, KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J. A., MOREIRA F., NAGARAJAN R., OWENS I. P. F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W. J., TRIPLET P., WORRALL D. H., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R. A (2006) Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro invertebrates. *Biological Reviews*, 81: 521-529.
- GRANADEIRO J. P., DIAS M. P., MARTINS R. C. & PALMEIRIM J. M. (2006) Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta oecologica*, 29: 293-300.
- HACQUEBART P. (2003) *Estimation des flux trophiques entre le macrobenthos et les limicoles en milieu estuarien*. université du Littoral-Côte d'Opale, 20 p.
- HALE W. G. (1980) *Waders*. Collins, London.
- HAMILTON D. J., BARBEAU M. A. & DIAMOND A. W. (2003) Shorebirds, mud snails, and *Corophium volutator* in the upper Bay of Fundy, Canada: predicting bird activity on intertidal mud flats. *Can. J. Zool.*, 81: 1358-1366
- HANDEL C. M. & GILL R. E. (2004) Roosting behavior of premigratory Dunlins (*Calidris alpina*). *Auk*, 109: 57-72.
- HELLUY S. (1982) Relations hôtes-parasite du trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). I. Pénétration des cercaires et rapports des métacercaires avec le tissu nerveux des Gammarus, hôtes intermédiaires. *Annales Parasitol. Hum. Comp.*, 57: 263-270.
- HIBBERT C. J. (1976) Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mud-flat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 25: 249-261.
- HILTON G. M., CRESSWELL W. & RUXTON G. D. (1999) Intraflock variation in the speed of escape-flight response on attack by an avian predator. *Behav Ecol.*, 10: 391-395.
- HOCKEY P. A. R. (1985). Observations on the communal roosting of African Black Oystercatchers. *Ostrich*, 56: 52-57.
- HUGHES R. N. (1970) Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mudflat in North Wales. *The Journal of Animal Ecology*, 39: 333-356.
- HULSCHER J. B. (1982) The oystercatcher *Haematopus ostralegus* as a predator of the bivalve *Macoma balthica*. *Ardea*, 70: 89-152.
- HULSCHER J. B. (1996) Food and feeding behaviour. In GOSS-Custard J. D. (ed.) *The Oystercatcher from Individuals to Population*. Oxford University Press, Ox-

ford: 7-29.

- HWA-CHUNG K. & YOO J. C. (2007) Responses of Shorebirds to Disturbance at Roosting Sites. *J. Ecol. Field Biol.*, 30: 69-73.
- JONES C. G., LAWTON J. H. & SHACHAK M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- KALEJTA B. (1993) Intense predation cannot always be detected experimentally: A case study of shorebird predation on nereid polychaetes in South Africa. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 385-393.
- KALEJTA B. & HOCKEY P. A. R. (1993). Distribution of shorebirds at the Berg River Estuary, South Africa, in relation to foraging mode, food supply and environmental features. *The Ibis*, 136: 233-239.
- KELSEY M. G. & HASSALL M. (1989) Patch selection by Dunlin on a heterogeneous mudflat. *Ornis Scandinavica*, 20: 250-254.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. (1987) High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
- KING J. R. (1974) Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In R. A. J. PAYNTER (ed.) *Avian energetics*. Nuttall Ornithological Club Cambridge, MA: 4-85.
- KIRBY J. S., CLEE C. & SEAGER V. (1993) Impact and extent of recreational disturbance to wader roosts on the Dee estuary: some preliminary results. *Wader Study Group Bull.* 68: 53-58.
- KREBS C. J. (1999) *Ecological methodology*. 2nd ed.
- KUWAE T. (2007) Diurnal and nocturnal feeding rate of Kentish plovers *Charadrius alexandrinus* on an intertidal flat as recorded by telescopic video system. *Marine Biology*, 151: 663-673.
- KYNE P. M. (2010) A Small Coastal High-tide Roost on North Stradbroke Island, South-eastern Queensland: Diversity, Seasonality and Disturbance of Birds. *Australian Field Ornithology*, 27: 94-108.
- LASIEWSKI R. C. & DAWSON W. R. (1967) A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *The Condor*, 69: 13-23.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. & MAHÉO R. (1997) Les limicoles séjournant dans les traicts du Croisic (presqu'île guérandaise, Loire-Atlantique): régime alimentaire et impact sur les populations de mollusques bivalves. *Alauda*, 65 : 131 - 149.
- LE DRÉAN QUÉNEC'H DU S. & GOSS-CUSTARD J. D. (1999) Répartition spatiale des Hûtriers pie (limicoles) en hivernage et charge parasitaire intestinale. *Can. J. Zool.*, 77 : 1117-1127.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. & TRIPLET P. (2004) Influence des caractéristiques sédimentaires des substrats meubles intertidaux sur le comportement alimentaire des limicoles. *Alauda*, 72 : 11-21.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S., MAHÉO R., BORET P. (1994) Importance et utilisation de l'espace en baie du Mont-Saint-Michel: étude de trois espèces de limicoles: la Barge à queue noire (*Limosa limosa*), la Barge rousse (*Limosa lapponica*) et le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*). *Alauda*, 62 : 257-268.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S., CHEPEAU Y. & MAHÉO R. (1999) Choix des sites

d'alimentation nocturne par l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* dans la presque île guérandaise. *Alauda*, 67 : 1-13.

- LE MAO P., PASCO P. Y. & PROVOST S. (2006) Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda*, 74: 23-36.
- LEWIS J. R. (1978) *The ecology of rocky shores*. London, Hodder and Stoughton.
- LINKE O. (1939) Die biota des Jadebusenwattes. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresunt*, 1: 201-348.
- LUÍS A., GOSS-CUSTARD J. D. & MOREIRA M. H. (2001) A method for assessing the quality of roosts used by waders during high tide. *Wader Study Group Bull.*, 96: 71-73.
- MAHÉO R. (2000-2005) *Décomptes. Limicoles séjournant en France de janvier 2000 à janvier 2005*. Rapports annuels ONC - université de Rennes 1.
- MCNEIL R. & RODRIGUEZ S. J. R. (1996) Nocturnal foraging in shorebirds. *International Wader Studies*, 8: 114-121.
- MCNEIL R., DRAPEAU P. & GOSS-CUSTARD J. D. (1992) The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biological Reviews*, 67: 381-419.
- MEIRE P. (1993) *Wader populations and macrozoobenthos in a changing estuary: the Oosterschelde (the Netherlands)*. PhD Thesis, University of Ghent /Institute of Nature conservation, Hasselt. Report 93.05, 311 p.
- MEIRE P., SCHEKKERMAN H. & MEININGER P. L. (1994a) Consumption of benthic invertebrates by waterbirds in the Oosterschelde estuary, SW Netherlands. *Hydrobiologia*, 282/283: 525-546.
- MEIRE P. M., SEYS J., BUIJS J. & COOSEN J. (1994b) Spatial and temporal patterns of intertidal macrobenthic populations in the Oosterschelde: are they influenced by the construction of the storm-surge barrier? *Hydrobiologia*, 282: 157-182.
- MEZIANE T. (1997) *Le réseau trophique benthique en baie du Mont-Saint-Michel: intégration de la matière organique d'origine halophile à la communauté à Macoma balthica*. Thèse, université Rennes 1.
- MICHAELIS H. (1984) Studien zur ökologischen Fortentwicklung der Leybucht und zur Auswirkung des geplanten Bauvorhabens Leyhörn. *Jahresbericht Forschungsstelle Insel-u, Küstenschutz*:135-161.
- MICHAELIS H. (1987) Bestandsaufnahme des eulitoral Makrobenthos im Jadebusen in Verbindung mit einer Luftbild-Analyse. *Jahresbericht Forschungsstelle Insel-u, Küstenschutz*: 13-97.
- MICHAUD G. & FERRON J. (1990) Sélection des proies par quatre espèces d'oiseaux limicoles (*Charadrii*) de passage dans l'estuaire du Saint-Laurent lors de la migration vers le sud. *Rev. Can. Zool.*, 68 : 1154-1162.
- MOREIRA F. (1993a). Macrohabitat selection by waders in the Tagus estuary (Portugal). *Portugaliae Zoologica*, 2: 1-15.
- MOREIRA F. (1993b) Patterns of use of intertidal estuarine areas by feeding bird assemblages: a study in the Tagus estuary (Portugal). *Ardeola*, 40: 39-53.
- MOREIRA F. (1997) The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a South European estuary. *Est., Coast. & Shelf Science*, 44: 67-78.

- NEHLS G. & TIEDEMANN R. (1993) What determines the densities of feeding birds on tidal flats? A case study on dunlin, *Calidris alpina*, in the Wadden Sea. *Netherland Journal of Sea Research*, 31: 375-384.
- MOURITSEN K. N. (1992) Predator avoidance in night-feeding Dunlins *Calidris alpina*: A matter of concealment. *Ornis Scandinavica*, 23: 195-198.
- MOURITSEN K. N. (1994) Day and night feeding Dunlins *Calidris alpina*: Choice of habitat, foraging technique, and prey. *J. Avian Biol.*, 25: 55-62.
- MYERS J. P. (1984) Spacing behaviour of nonbreeding shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L. (eds.) *Shorebirds. Breeding behaviour and populations*. New York, Plenum Press: 271-321.
- MYERS J. P., WILLIAMS S. L. & PITELKA F. A. (1980) An experimental analysis of prey availability for Sanderlings (*Aves Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Canadian Journal of Zoology*, 58: 1564-1574.
- MYERS J. P., MORRISON R. I. G., ANTAS P. Z., HARRINGTON B. A., LOVEJOY T. E., SALLABERRY M., SENNER S. E. & TARAK A. (1987) Conservation strategy for migratory species. *American Scientist*, 75: 18-26.
- NEWTON I. & BROCKIE K. (1998) *Population limitation in birds*. London: Academic Press.
- PAGE G. W. & WHITACRE D. F. (1975) Raptor predation on wintering shorebirds. *The Condor*, 77: 73-83.
- PAGE G. W., STENZEL L. E. & WOLFE C. M. (1979) Aspects of the occurrence of shorebirds on a central California estuary. *Stud. Avian Biol.*, 2:15-32.
- PETERS K. A. & OTIS D. L. (2007) Shorebird roost-site selection at two temporal scales: Is human disturbance a factor. *J. of Appl. Ecol.*, 44: 196-209.
- PETERSEN B. & EXO K. M. (1999) Predation of waders and gulls on *Lanice conchilega* tidal flats in the Wadden Sea. *Marine ecology progress series*, 178: 229-240.
- PETERSEN C. G. J. (1913) Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep Danish Biol Stat*, 21: 1-44.
- PETERSEN C. G. J. (1915) On the animal communities of sea-bottom in the Shagerrak, the Christiana fjord and the danish waters. *Rep Danish Biol Stat*, 23: 23-28.
- PIENKOWSKI M. W. (1979) Differences in habitat requirements and distribution patterns of plovers and sandpipers as investigated by studies of feeding behaviour. Proceeding symposium on feeding ecology of waterfowl, Gwate, Switzerland, 1978/1979. *Verhandlungen der ornithologischen gesellschaft in Bayern*, 23: 105-124.
- PIENKOWSKI M. W. (1981) How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. In JONES N. V. & WOLFF W. J. (eds) *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Marine Science, 15: 179-192.
- PIENKOWSKI M. W. (1983) Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behavior of their shorebirds. *Marine Ecology Progress Series*, 11: 141-150.

- PIENKOWSKI M. W., FERNS P. N., DAVIDSON N. C. & WORRALL D. H. (1984) Balancing the budget: measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. In EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. & HALE W. G. (eds.) *Coastal wildfowl and waders in winter*. Cambridge, Cambridge University Press: 29-56.
- PIERSMA T. (1990) Pre-migratory 'fattening' usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringing & Migration*, 11: 113-115.
- PIERSMA T., HOEKSTRA R., DEKINGA A., KOOLHAAS A., WOLF P., BATTLE P. & WIERSMA P. (1993) Scale and intensity of intertidal habitat use by Knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. *Neth. J. Sea Res.*, 31: 331-357.
- PLACYK J. S. & HARRINGTON B. A. (2004) Prey abundance and habitat use by migratory shorebirds at coastal stopover sites in Connecticut. *J. Field Ornithol.*, 75: 223-231.
- PONSERO A. & LE MAO P. (2011) Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'Ecologie*, 66. (à paraître)
- PROKOSCH P. (1984) The german Wadden Sea. In EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. & HALE W. G. (eds.) *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University press: 225-237.
- PUTTICK G. M. (1984) Foraging and activity patterns in wintering shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L. (eds.) *Shorebirds: Migration and foraging behavior*. New York, Plenum Press: 203-231.
- READING C. J. & MCGRORTY S. (1978) Seasonal variations in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6: 135-144.
- RECHER H. F. (1966) Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. *Ecology*, 47: 393-407.
- REHFISCH M. M., INSLEY H. & SWANN B. (2003) Fidelity of overwintering shorebirds to roosts on the Moray Basin, Scotland: Implications for predicting impacts of habitat loss. *Ardea*, 91: 53-70.
- ROBERT M., MCNEIL R. & LEDUC. A. (1989) Conditions and significance of night feeding in shorebirds and other water birds in a tropical lagoon. *The Auk*, 106: 94-101.
- ROBERTSON A. I. (1979) The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia*, 38: 193-202.
- ROGERS D. I. (2003) High-tide roost choice by coastal waders. *Wader Study Group Bull.*, 100: 73-79.
- ROGERS D. I., BATTLE P. F., PIERSMA T., VAN GILS J. A., ROGERS K. (2006) High-tide habitat choice: insights from modelling roost selection by shorebirds around a tropical bay. *Animal Behaviour*, 72: 563-575.
- ROHWEDER D. A. (2001) Nocturnal roost use by migratory waders in the Richmond River Estuary, Northern New South Wales, Australia. *Stilt*, 40: 23-28.

- ROSA S., ENCARNACAO A. L., GRANADEIRO J. P., PALMEIRIM J. M. (2006) High water roost selection by waders: maximizing feeding opportunities or avoiding predation? *Ibis*, 148: 88-97.
- ROSA S., GRANADEIRO J. P., CRUZ-M. & PALMEIRIM J. M. (2007) Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: Consequences for the foraging behaviour of waders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 21: 35-44.
- SCHEIFFARTH G. & NEHLS G. (1997) Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 51: 373-387.
- SCHEIFFARTH G. & BECKER P. H. (2008) Roosting waterbirds at the Osterems, German Wadden Sea: seasonal and spatial trends studied by aerial and ground surveys. *Marine Biodiversity*, 38: 137-142.
- SCHNEIDER D. C. & HARRINGTON B. A. (1981) Timing of shorebird migration in relation to prey depletion. *The Auk*, 98: 801-811.
- SCHRICKE V., DESMIDT Y. & GUÉRIN D. (1999) Premier cas de nidification de l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* en baie du Mont Saint-Michel. *Alauda*, 67 : 14.
- SELMAN J. & GOSS-CUSTARD J. D. (1988) Interference between foraging redshank, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 36: 1542-1544.
- SHAFFER S. A., COSTA D. P. & WEIMERSKIRCH H. (2001) Comparison of methods for evaluating energy expenditure of incubating wandering albatrosses. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 823-831.
- SMIT C. J. & VISSER G. J. M. (1993) Effects of disturbance on shorebirds: A summary of existing knowledge from the Dutch Wadden Sea and Delta area. *Wader Study Group Bulletin*, 68 (Suppl.): 6-19.
- SPEAKMAN J.R. (1987) Apparent absorption efficiencies of Redshank and Oystercatcher: implications for the predictions of optimal foraging models. *American Naturalist*, 130 : 677-691.
- STILLMAN R. A. & GOSS-CUSTARD J. D. (2006). Using behavior to predict the effects of environmental change on shorebirds during the non-breeding season. *Acta Zoologica*, 52: 536-540.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V DIT, CALDOW R. W. G., MC GRORTY S. & CLARKE R. T. (2000) Predicting to novel environments: tests and sensitivity of a behavior-based population model. *Journal of Applied Ecology*, 37: 564-588.
- STILLMAN R. A., POOLE A. E., GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., YATES M. G. & TRIPLET P. (2002) Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. *J. An. Ecol.*, 71: 532-541.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MC GRORTY, S., FROST N. J., MORRISEY D. J., KENNY A. J. & DREWITT A. (2005) Predicting site quality for shorebird communities: a case study on the Humber estuary, UK. *Marine Ecology Progress Series*, 305: 203-217.
- SUEUR F. & CARRUETTE P. (1999) Date de recensement et estimation des effectifs nicheurs chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus*. Exemples en plaine picarde (Nord-France). *Alauda*, 67 : 173-178.

- SUEUR F., DESPREZ M., FAGOT C. & TRIPLET P. (2003) La baie de Somme : un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda*, 71: 49-58.
- SUTHERLAND W. J. (1983) Aggregation and the ideal free distribution. *J. Anim. Ecol.*, 52: 821-828.
- THAMDRUP H. M. (1935) Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. Medd. Komm. Danm. Fisk. Havunders. Ser. Fisk: 3-125.
- THIBAUT M. & MAC NEIL R. (1994) Day/night variations in habitat use by Wilson's Plovers in northeastern Venezuela. *Wilson Bull.*, 106: 299-310.
- THIBAUT M. & MC NEIL R. (1995a) Day – and night – time parental investment by incubating Wilson's Plovers in a tropical environment. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 879-886.
- THIBAUT M. & MAC NEIL R. (1995 b) Predator prey Relationship between Wilson's Plovers and Fiddler Crabs in Northeastern Venezuela. *Wilson Bull.* 107: 73-80.
- THORSON G. (1952) Animal communities of the level Sea bottom. In *Colloque International CNRS écologie*, Paris.
- THORSON G. (1957) Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In J. W. HEDGPETH (ed.) *Treatise on Marine Ecology and Paleocology*. Vol. I. Mem Geol. Soc. Am.: 461-534.
- TOCQUET M. A., CLEMENT J. & TOCQUET A. (1957) *Carte bathymétrique des îles Chausey réalisée d'après un levé exécuté d'après des sondages hydrographiques effectués en 1954 et 1955. Carte au 1 : 10 000*. Électricité de France, Paris.
- TOWNSHEND D. J. (1981) The importance of field feeding to the survival of wintering male and female curlews *Numenius arquata* on the Tees Estuary. In JONES N. V. & WOLFF W. J. (eds). *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New York: 261–273.
- TOWNSHEND D. J. (1985) Decisions for a lifetime: establishment of spatial defence and movement patterns by juvenile grey plovers (*Pluvialis squatarola*). *J. Anim. Ecol.*, 54: 267-274.
- TRIPLET P. (1989) *Comparaison entre deux stratégies de recherche alimentaire de l'Huîtrier-pie en Baie de Somme. Influence des facteurs de l'environnement*. Thèse, université Paris VI, 286 p.
- TRIPLET P. (1994) Kleptoparasitisme du Goéland cendré *Larus canus* sur l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus*, consommateur de coques *Cerastoderma edule*, adaptations comportementales. *Alauda*, 62 : 113-122.
- TRIPLET P. (1994) Stratégie alimentaire de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage*, 11 : 235-248.
- TRIPLET P., ELKAÏM B., PICHARD S. (1987) L'utilisation d'enclos pour l'étude des relations interspécifiques en milieu littoral: analyse synthétique, applications. *Bull. Ecol.*, 19: 55-61.
- TRIPLET P., FAGOT C., BACQUET S., DESPREZ M., LENGIGNON A., LOCQUET N., SUEUR F., OGET E. (1998) *Les Relations Coque, Huîtrier-pie, Homme en Baie de Somme*. SMACOPI, GEMEL, RN de la baie de Somme, 148 p.
- TRIPLET P., STILLMAN R. A. & GOSS-CUSTARD J. D. (1999) Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*, 68: 254-265.

- VAN DE KAM J., ENS B., PIERSMA T. & ZWARTS L. (2004) *Shorebirds. An Illustrated Behavioural Ecology*. KNNV Publishers, The Netherlands, Utrecht, 368 p.
- VAN GILS J. A., PIERSMA T., DEKINGA A., SPAANS B. & KRAAN C. (2006) Shellfish dredging pushes a flexible avian top predator out of a marine protected area. *PLoS Biology*, 4: 2399-2404.
- VAN GILS J. A., SPAANS B., DEKINGA A. & PIERSMA T. (2006) Foraging in a tidally structured environment by Red Knots (*Calidris canutus*): Ideal, but not free. *Ecology*, 87: 1189-1202.
- WARWICK K. M. & PRICE R. (1975) Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom*, 55: 1-18.
- WIENS J. A. (1989) *The ecology of bird communities*. Vol. 1., Cambridge University Press, Cambridge.
- WOHLENBERG E. (1937) Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgoland Marine Research*, 1: 1-92.
- WOLFF W. J. (1969) Distribution of non-breeding waders in an estuarine area in relation to the distribution of their food organisms. *Ardea*, 57: 1-28.
- WOLFF W. J. (1989) The interaction of benthic macrofauna and birds in tidal flat estuaries: a comparison of the Banc d'Arguin, Mauritania, and some estuaries in the Netherlands. In M. ELLIOT & J. P. DUCROTOY (eds.) *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons*. Olsen & Olsen, Caen, France: 299-306.
- WOLFF W. J. & DE WOLF L. (1977) Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, the Netherlands. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 5: 1-24.
- WOLFF W. J., VAN HAPEREN A. M. M., SANDEE A. J. J., BAPTIST H. J. M. & SAEIJS H. L. F. (1975) The trophic role of birds in the Grevelingen estuary, the Netherlands, as compared to their role in the saline Lake grevelingen. In *10th European Symposium on Marine Biology*. Ostend, Belgium: 673-689.
- YDENBERG R. C. & PRINS H. H. T. (1984). Why do birds roost communally ? In EVANS P.R., GOSS-CUSTARD J. D. & HALE W. G. (eds.). *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press: 123-139.
- YÉSOU P., BERNARD F., MARQUIS J. & NISSER J. (2005) Biologie de reproduction de la Sterne naine *Sterna albifrons* sur la façade atlantique française (île de Béniguet, Finistère). *Alauda*, 70 : 285-292.
- ZWARTS L. (1978). Intra and interspecific competition for space in estuarine bird species in a one-prey situation. *Acta XVI Congressus internationalis Ornithologici*: 1040-1050.
- ZWARTS L. (1981) Habitat selection and competition in wading birds. In SMIT C. J. & WOLFF W. J. (eds) *Birds of the Wadden Sea Balkema*. Rotterdam: 271-279.
- ZWARTS L. & WANINK J. (1984) How oystercatchers and curlews successively deplete clams. In EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D., & HALE W. G. (eds.) *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge, Cambridge University Press: 69-83.
- ZWARTS L. (1988) *De Bodemfauna van de Fries-Groningse waddenkust*. Flevovericht 294, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad (résumé)
- ZWARTS L. (1991) Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the

- Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 28: 231-245
- ZWARTS L. (1997) *Waders and their estuarine food supply*. Ph D thesis, Groningen. 386 p.
- ZWARTS L., BLOMERT A. & HUPKES R. (1990) Increase of feeding time for waders preparing for spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea*, 78: 237-256.
- ZWARTS L. & BLOMERT A.-M. (1992) Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available ?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 83: 113-128
- ZWARTS L. & WANINK J. H. (1993) How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 441-476.
- ZWARTS L., ENS B.J., GOSS-CUSTARD J.D., HULSCHER J.B., KERSTEN M. (1996a) Why Oystercatcher, *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single low water period. *Ardea*, 84: 269-290
- ZWARTS L., CAYFORD J. T., HULSCHER J. B., KERSTEN M., MEIRE P. M. & TRIPLET P. (1996b) Prey selection and intake rate. In GOSS-CUSTARD J. D. (ed.) *The oystercatcher, from individuals to populations*. Oxford University press, Oxford: 30-55.
- ZWARTS L., ENS B. J., GOSS-CUSTARD J. D., HULSCHER J. B., DURELL S. E. A. le V. dit. (1996c) Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea*, 84A: 229-268.

Chapitre VI : Autres espèces

Laridés	363
François SUEUR	
Analyse de la pression de dérangement exercée sur une colonie de Sternes pierregarin <i>Sterna hirundo</i>	367
Yann TURGIS	
Suivi des sites d'alimentation des Sternes pierregarin	373
Yann TURGIS	
Passereaux	377
Marie-Christine EYBERT	

Laridés

François SUEUR

Principales caractéristiques biologiques en zones côtières

La majeure partie des espèces européennes de laridés appartenant à la sous-famille des larinés fréquentent la zone côtière au moins pendant une partie de leur cycle annuel. Seul le Goéland marin *Larus marinus* y est inféodé tout au long de l'année. Les larinés de taille moyenne (Goélands argenté *L. argentatus*, leucophée *L. michahellis* et brun *L. fuscus*) présentent l'essentiel de leurs effectifs nicheurs dans les milieux littoraux, biotopes où ils sont abondants une grande partie de l'année. Leur reproduction à l'intérieur des terres s'est développée ces dernières années en France, tout comme leurs incursions en période internuptiale, comportements notés de longue date en Grande-Bretagne, par exemple. La Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* est un oiseau répandu tant comme nicheur, migrateur et hivernant aussi bien dans les milieux littoraux que continentaux. La Mouette tridactyle *Rissa tridactyla* se reproduit dans les falaises et demeure en majeure partie dans les eaux côtières lors de cette période alors qu'elle devient presque exclusivement pélagique en saison internuptiale.

Méthodes d'étude

Étudier l'évolution des effectifs

But

Toute étude de la dynamique d'un peuplement de laridés, comme de tout autre groupe d'espèces d'oiseaux (Wiens, 1989), sur un site donné est fondée sur une approche quantitative et analytique des stationnements de ces espèces.

Méthodes

Nous ne détaillons pas les techniques de dénombrements de laridés en stationnement employées depuis plusieurs décennies, ces dernières ayant fait l'objet de maints développements pour les oiseaux aquatiques (Blondel, 1969 ; Kersten *et al.*, 1981 ; Rappoldt *et al.*, 1985 ; Sueur, 1989).

Les dénombrements des couples nicheurs doivent de préférence être réalisés lors de la période d'incubation, phase la plus favorable (Hanssen, 1982).

Étudier l'origine des populations

But

L'étude de l'origine des populations permet d'apprécier les déplacements inter-nationaux des laridés à partir de leurs aires de reproduction.

Méthodes

Pour la plupart des espèces, cette origine peut être précisée grâce aux reprises d'oiseaux bagués ou aux contrôles à distance d'individus porteurs de marques colorées.

Pour le Goéland brun, l'existence de trois sous-espèces reconnaissables *in natura*, en l'occurrence *fuscus* (nord de la Norvège et Suède à l'ouest de la péninsule de Kola et à la mer Blanche), *intermedius* (sud de la Norvège, Danemark et Pays-Bas) et *graellsii* (Islande, Grande-Bretagne, France et nord-ouest de l'Espagne), la proportion des adultes et subadultes de celles-ci permet une approche de l'origine des oiseaux (Sueur, 1993).

Étudier la structure des populations

But

La connaissance de la structure d'une population par classes d'âge constitue un élément important dans l'analyse des caractéristiques démographiques, mais plus généralement écologiques, d'une espèce. Ses variations dans le temps et dans l'espace permettent d'établir la chronologie des mouvements migratoires des différentes classes ainsi que leur distribution géographique respective (Campredon, 1983) mais également de déterminer d'éventuelles différences d'utilisation de l'espace au sein d'une même entité géographique (Sueur, 1993).

Méthodes

Pour les laridés les plus abondants, l'âge-ratio est déterminé au sein des groupes observés. Il faut toutefois préciser que si la détermination de l'âge à partir de l'examen du plumage à distance est suffisante pour analyser la structure globale d'une population, elle ne permet pas de donner l'âge exact d'un oiseau précis dans la mesure où des différences notables de vitesse d'acquisition des plumages successifs ont été enregistrées aussi bien en captivité qu'*in natura*, dans ce dernier cas grâce à l'observation d'oiseaux bagués ou porteurs de marques colorées (Harris, 1962).

Comme l'a fait remarquer Géroudet (1992), si la méthode paraît simple dans son principe, sa réalisation affronte de nombreuses difficultés dans la pratique. Aux problèmes de distance entre les oiseaux et l'observateur, d'incidence de la lumière et de la mobilité des sujets notamment, s'ajoutent ceux liés à l'évolution des mues et aux variations individuelles.

Aussi, parfois, les oiseaux observés ne peuvent pas toujours être séparés pour les espèces à maturité tardive en quatre catégories (juvéniles, immatures, subadultes et adultes) mais seulement en deux ou trois.

Étudier l'utilisation de l'espace

But

La diversité des habitats exploités par les oiseaux d'eau conditionne largement la richesse spécifique des peuplements (Tamisier & Pradel, 1992). Dans le cas des laridés, du fait de l'opportunisme de certaines espèces, ces écosystèmes peuvent être notamment aquatiques ou terrestres, voire aériens au-dessus de ces biotopes. Chaque habitat peut abriter à un même moment des oiseaux de plusieurs espèces, mais pour chacune d'elles, il peut ne répondre qu'à une partie de ses exigences. L'accomplissement du cycle annuel d'une espèce est ainsi déterminé par la disponibilité et l'accessibilité des différents habitats nécessaires à la satisfaction de chacune de ses exigences.

Méthodes

Cette utilisation de l'espace peut être mesurée en parcourant une proportion importante de l'aire étudiée et en notant les espèces présentes, leurs effectifs respectifs et leurs activités. Ces données associées à leur localisation (sites, biotopes et éventuelles activités humaines), aux heures d'observations et à l'état de la marée permettent de déterminer les zones d'alimentation, celles de repos et le rythme des activités diurnes (Sueur, 1993).

Étudier le régime alimentaire

But

La connaissance du régime alimentaire d'une espèce et de ses variations au cours du cycle annuel sont des éléments indispensables dans la définition de sa niche écologique. Cette connaissance, reflétant en partie les aspects liés aux exigences alimentaires, n'a de signification réelle que si elle s'intègre dans un contexte aussi large que possible (Schricke, 1983) en y incluant notamment des études sur :

- la typologie des milieux exploités par l'espèce pour son alimentation définissant ainsi son habitat alimentaire,
- les ressources disponibles et exploitables dans ces milieux,
- les comportements alimentaires utilisés en fonction de l'heure et de l'état physique des milieux, en particulier le cycle de la marée,
- le régime alimentaire des autres espèces avec lesquelles celle étudiée est susceptible d'entrer en compétition sur les aspects nutritionnels.

Méthodes

L'étude du régime alimentaire des oiseaux aquatiques, comme les laridés, peut être réalisée selon plusieurs techniques : les analyses stomacales, celles de pelotes de réjection et autres restes alimentaires et l'observation directe.

Contenus stomacaux

Les analyses stomacales apportent des renseignements intéressants mais le plus souvent imposent la mise à mort de nombreux oiseaux tout au long du cycle annuel

Pelotes

Le but consiste à collecter des pelotes de régurgitation sur le reposoir et de déterminer qualitativement les bivalves ingérés et d'approcher la quantité ingérée en recherchant les charnières.

Étudier le rythme d'activité

But

L'étude quantitative du comportement des laridés contribue à la définition précise de leurs besoins et permet donc d'affiner la gestion des milieux naturels en fonction des périodes de l'année. Le repos et l'alimentation constituent deux comportements fondamentaux pour lesquels il est primordial de connaître les localités et les heures de la journée concernées.

Méthodes

Il convient tout d'abord de définir les grands types de comportement : repos, alimentation, toilette et autres activités de confort, déplacements (en particulier marche, nage et vol), enfin activités liées à la reproduction. Les méthodes utilisées ont pour but de définir un budget d'activités ou budget temps. Celui-ci correspond à la proportion de temps consacré par les oiseaux à chaque catégorie de comportement pendant une période de temps déterminée.

Analyse de la pression de dérangement exercée sur une colonie de Sternes Pierregarin *Sterna hirundo*

Yann TURGIS

Les espèces littorales coloniales peuvent être particulièrement difficiles à recenser en période de reproduction. L'exemple suivant, relatif à la Sterne pierregarin fournit des éléments de méthodes pouvant être utilisés chez les laridés, qu'ils soient en zone continentale ou sur des îlots.

Pour quelle utilisation ?

Objectif général

L'objectif général de l'étude de terrain est d'analyser le niveau de pression que représente le dérangement sur une colonie de Sterne Pierregarin *Sterna hirundo*.

Objectifs spécifiques

- Identifier, enregistrer, localiser et cartographier les sources de dérangement en fonction de différents facteurs pouvant influencer sur les usages (météo, heure de la journée, coefficient de marée, hauteur d'eau).
- Définir et hiérarchiser les effets du dérangement en déterminant la distance d'envol pour chacun des types d'activité humaine entrant en interaction avec la colonie en fonction des différents facteurs énoncés à l'objectif précédent.
- Évaluer les risques de prédation liés au dérangement de la colonie et à l'abandon momentané par les individus des œufs puis des poussins. Identifier la part de prédation par chaque espèce de prédateur concernée.
- Analyser les caractéristiques qualitatives et comportementales des usages représentant des sources de dérangement s'avérant problématiques avec des effets notables sur les effectifs et proposer des mesures de gestion.
- Identifier, localiser et cartographier les principales aires d'alimentation des sternes et analyser le rythme d'alimentation sur ces sites et les facteurs l'influençant (influence du cycle tidal, du stade de la reproduction et de la pression de fréquentation humaine sur les sites).

Comment procéder ?

Matériel et méthode

Répartition des journées d'observation

Dans un souci d'optimiser la représentativité des différentes situations de fréquentation pouvant se produire, les missions de terrain se répartissent selon des journées-types tout au long du cycle de reproduction.

Les journées-types de fréquentation intègrent plusieurs éléments :

- différentes périodes, semaines/week-ends/vacances scolaires au cours desquels la fréquentation varie,
- différentes hauteurs d'eau,
 - . marées de mortes-eaux (coefficients de 20 à 54),
 - . moyennes marées (coefficient de 55 à 89 pour lesquels l'activité nautique et l'activité pêche à pied peuvent coexister),
 - . marées de vives-eaux (coefficients de 90 à 120 au cours desquels toutes les activités peuvent intervenir, avec une importance notable de la pêche à pied).
- différentes conditions météorologiques (dans le but d'acquérir des données sur la réaction des oiseaux au dérangement, à la prédation en fonction de ces conditions).

Les observations sont réalisées pendant des journées quasi complètes correspondant à un cycle de marée complet (environ 12 heures) ou quasi complètes en fonction des horaires de marée et des conditions d'accès aux sites. L'effort d'observation et d'acquisition de données est plus intense en période de haute fréquentation : grandes marées, week-ends, jours fériés, pics de fréquentation pendant les vacances scolaires. Les journées-types d'observation correspondant à des périodes de fréquentation moins intense, mois de mai et juin en semaine, s'établissent sur un demi-cycle de marée.

Les observations sont réalisées à partir de points d'observation fixes, par alternance pour assurer une vision de tous les secteurs du site. Il peut également être nécessaire de réaliser des observations de pleine mer au mouillage avec un bateau à disposition. Ces points d'observation sont géoréférencés à l'aide d'un GPS.

Les instantanés cartographiques

Les points d'activité et les trajectoires des usagers sont reportés sur une orthophoto du secteur dans le but de localiser les usages mais également les déplacements.

Observations, mesures et suivis

Les différentes caractéristiques des épisodes de fréquentation du site sont répertoriées : heure, nombre et nature, fréquence, durée de l'activité. Une autre fiche renseigne les aspects concernant la réaction des oiseaux quand elle peut être constatée. Un registre photographique est également tenu ainsi que des vidéos pour illustrer des situations de dérangement pendant les différentes phases du cycle de reproduction.

Mesure de la distance d'envol

Pour chaque dérangement entraînant l'envol d'un ou plusieurs individus de la colonie, la distance entre le ou les usagers responsables et les sternes est mesurée et enregistrée à l'aide d'un télémètre laser de type Bushnell Elite 1500. Les données relatives aux caractéristiques du dérangement sont renseignées dans une fiche prévue à cet effet.

Relations interspécifiques

Toutes les observations relatives à ce sujet sont répertoriées, particulièrement en ce qui concerne les phénomènes de prédation. Le comptage des nichées et/ou de la production de jeunes permet de répertorier certains indices de prédation constatés au sein de la colonie. Une session de recensement par capture du Rat surmulot *Rattus norvegicus* est également programmée sur l'îlot où se répartit annuellement la colonie avant le cantonnement des sternes. Cette opération est effectuée dans le but d'identifier si la prédation par le rat est un facteur à prendre en compte au sein de la colonie.

Succès reproducteur

Le succès de la reproduction est également suivi depuis les points d'observation ainsi qu'à l'aide de l'unique intervention sur le site dans le but de déterminer le nombre de couples, les dates d'éclosion, les périodes de ponte et la production globale de la colonie (dénombrement régulier des pontes, des poussins et des juvéniles jusqu'à leur envol). Les éventuels abandons de nids sont répertoriés ainsi que leur cause dans le cas de son identification précise.

Rythme de nourrissage

Le rythme de nourrissage des poussins peut également être enregistré par un suivi focalisé sur des poussins d'âge différents et à différents moments de la journée et du cycle de marée. Les sessions d'acquisition de données sont réparties en fonction de la pression de dérangement potentiellement exercée sur la colonie avec des périodes de fréquentation minimale ainsi que d'autres maximales (semaine *versus* week-end). Il s'agit d'appréhender l'influence que peut exercer le dérangement sur le rythme de nourrissage des jeunes.

Pour ces différents suivis, un marquage au sol est réalisé à proximité de chaque nid pour pouvoir suivre l'évolution des nichées depuis les points d'observation. Un registre photographique précis des secteurs où sont situés les nids est réalisé dans le but de suivre individuellement les nids pour obtenir le taux d'abandon de pontes, la perte d'œufs hors du nid liée à l'envol ainsi que les phénomènes de prédation.

Avantages et inconvénients

Avantages

Ce suivi permet de s'intéresser à plusieurs aspects de la biologie et notamment de la phénologie de l'espèce au niveau local. Le suivi des événements de dérangement de la colonie permet de dégager des différences de réaction et de sensibilité en fonction du stade dans la reproduction et du type de pression exercée sur la colonie. Il est également intéressant de pouvoir faire avancer la réflexion sur l'implication des différents facteurs pouvant influencer sur le succès reproducteur et leur importance relative (dérangement, prédation, intempéries).

Inconvénients

Les distances d'envol peuvent être influencées par de multiples facteurs et la variabilité dans les résultats en limite une analyse aisée. Il est très difficile d'avoir des échantillons satisfaisants pour isoler le rôle des facteurs qui sont considérés (influence de la marée, influence du cycle de la lumière, influence de la fréquentation). Il en est de même pour l'étude du rythme de nourrissage des poussins pendant leur élevage. En effet, le principal inconvénient de ces différents travaux se trouve être qu'ils sont très chronophages et nécessitent des moyens humains et matériels plus importants pour atteindre les objectifs escomptés.

Interprétation des résultats

L'interprétation des résultats a été limitée par une acquisition de données altérée par un échec de la reproduction de la colonie en pleine période d'incubation en raison de fortes intempéries. Cependant, les indicateurs suivis au cours de la saison de reproduction permettent d'avancer sur la compréhension de la dynamique de population. L'absence de prédateurs résidents sur l'îlot (pas de goélands nicheurs ou très rarement les autres années ; aucun Rat surmulot recensé) permet de penser que la colonisation historique du site est influencée par la faible pression de prédation alors qu'à l'inverse une prédation importante a été constatée sur la majorité des autres îlots (et notamment les sites de report).

Les épisodes d'intempéries apparaissent donc comme le premier facteur limitant du succès reproducteur de la colonie dans des conditions bien particulières de vent et de coefficient de marée.

L'échec de la colonie étant survenu au cours de la période d'incubation, aucune donnée relative à la pression de dérangement pendant la phase d'élevage des jeunes n'a pu être acquise. Le rythme de nourrissage des poussins est un indicateur qui n'a pu être suivi.

Néanmoins, l'interprétation des résultats existants permet des analyses numériques simples en identifiant l'intensité des dérangements avec le nombre d'envols de la totalité de la colonie (11) ou d'envols partiels (9) sur les 20 journées d'observation. L'intégralité des usagers responsables de dérangement est également identifiée (survolés aériens et pneumatiques à faibles tirants d'eau occasionnant le plus de dérangements).

Le protocole a également permis de caractériser la fréquentation dans le secteur avec les types d'usagers les mieux représentés et les trajets effectués. Les périodes de fréquentation, générant notamment des dérangements, sont également identifiées avec le moment au cours de la saison, les conditions de marées et les heures concernées dans le cycle de marée.

L'interprétation du suivi photographique et/ou des observations directes peut également permettre de mettre en évidence des abandons de nids qui peuvent être corrélés, pour certains, à des événements de dérangements. L'influence du stade de reproduction sur la sensibilité et la réaction des oiseaux face à une situation de dérangement peut également être extraite de l'interprétation des résultats pouvant montrer une différence notable dans les distances d'envols en fonction du stade de reproduction (ici, cantonnement

vs incubation). Les séries de données étant limitées en raison de l'abandon de la colonie constatée pour la saison de l'étude, l'analyse et l'interprétation des résultats n'ont pu considérer tous les objectifs escomptés, notamment concernant les distances d'envol.

Suivi des sites d'alimentation des Sternes pierregarin

Yann TURGIS

Objectifs spécifiques

- Réaliser une cartographie des densités de concentration de sternes en activité de nourrissage.
- Analyser le rythme journalier d'alimentation des sternes et l'influence des marées sur cette activité.
- Analyser l'influence du stade de reproduction sur l'activité d'alimentation.
- Identifier les relations entre l'activité d'alimentation et l'intensité de fréquentation sur les zones de nourrissage.

Matériel et méthodes

La méthode utilisée lors des campagnes de recensement des aires d'alimentation des Sternes pierregarin est celle des transects linéaires. Elle consiste à couvrir le site d'étude par des lignes prédéfinies qui permettent de prospecter la majorité des zones.

Les transects ne sont pas exclusivement parallèles comme prescrits dans les protocoles de suivis des oiseaux en pleine mer mais adaptés aux conditions de navigation dans l'archipel selon les conditions de marées.

Pour les semaines sélectionnées pour la réalisation de ces opérations de recensement, deux jours sont choisis avec la réalisation d'une campagne couvrant les heures écoulées de la basse mer jusqu'à la pleine mer ainsi qu'à l'inverse une campagne couvrant les heures de la pleine mer jusqu'à la basse mer.

Un cycle de marée est couvert entièrement à chaque campagne pour bénéficier des mêmes conditions météorologiques et d'un même coefficient de marée dans le but d'assurer une bonne représentativité des résultats. Les deux campagnes réalisées dans la même semaine (une BM→PM et une PM→BM) sont entreprises sur deux jours consécutifs ou, au maximum, avec une journée d'intervalle pour avoir des coefficients de marées comparables

et dans la mesure du possible dans des conditions météorologiques semblables.

L'objectif étant en partie d'étudier les évolutions dans l'activité de nourrissage au long de la saison de reproduction, deux opérations de recensement sont programmées pour chaque principale phase de la reproduction des sternes : l'installation, l'incubation, l'élevage des jeunes dont une lors d'une marée de mortes-eaux (coefficient <70) et une lors d'une marée de vives-eaux (coefficient >70). Lors de chaque campagne (cycle de marée, 6 heures environ), les transects sont répétés trois fois dans le but d'obtenir des informations sur l'évolution de l'intensité de l'activité d'alimentation aux différents stades de la marée, le temps pour la réalisation d'un passage sur tous les transects étant évalué à 2 heures.

Les observations sont reportées sur une orthophoto des secteurs concernés. Un point GPS vient compléter la localisation (difficilement très précis car l'observation se fait à distance). À chaque relevé sont notés : la date, l'heure, l'identité de l'observateur, le nombre d'individus pour chaque espèce, le comportement de chaque individu (en vol, direction suivie, posé, s'alimente, individu isolé ou en groupe, ou encore suit le bateau). Les conditions de navigation sont relevées pour chaque campagne (couverture nuageuse, température, visibilité, état de la mer, pression barométrique, force et direction du vent). La bathymétrie est par la suite rapportée après analyse des résultats et concernant les zones où des concentrations de sternes auront été répertoriées. Le type de navires rencontré dans les transects et leur activité sont également rapportés (en route, à l'arrêt, au mouillage ou échoué) dans le but d'explorer d'éventuelles corrélations entre l'activité de nourrissage de l'espèce et l'intensité de fréquentation.

Cartographie

Les densités d'individus rencontrées en activité d'alimentation sont cartographiées à l'aide du logiciel cartographique ainsi que les secteurs correspondant aux zones d'alimentation.

Interprétation des résultats

L'interprétation des résultats s'est focalisée sur un nombre moyen d'individus recensés par campagne en situation d'alimentation étant donné que l'effectif de sternes a évolué et diminué dans l'archipel au cours de la saison de reproduction (départ d'une partie de l'effectif total après échec de la reproduction). En effet, les objectifs annoncés de suivre les évolutions du rythme d'alimentation en fonction des différentes phases de la reproduction

des sternes n'ont pu être réalisés car aucun oiseau n'est arrivé à l'envol et les phases d'incubation ont systématiquement échouées et été décalées avec une colonie éclatée sur plusieurs sites de report.

Une interprétation cartographique de l'évolution des zones de pêche exploitées par les sternes au cours de la saison a pu être mis en œuvre, corrélée notamment au phénomène d'éclatement de la colonie et d'investissement de sites de report dans d'autres secteurs de l'archipel.

De manière globale, une analyse numérique et cartographique permet de mettre en valeur des sites préférentiellement exploités pour la recherche de nourriture. De plus, les résultats permettent de dégager des patrons concernant le rythme d'alimentation des individus en fonction du cycle tidal (plus intense lors du jusant et au cours des 2 heures s'écoulant en milieu de marée montante et descendante).

Les conditions météorologiques n'ont pas semblé influencer le rythme de nourrissage des oiseaux, le nombre moyen d'individus variant peu en fonction de la météo. Les résultats montrent une évolution des sites exploités pour le nourrissage en fonction de l'évolution de la marée avec une prédominance de zones rocheuses (en bordure d'îlot, à proximité d'écueils) pour les heures pochées de la pleine mer et de plaines sableuses avec de petites mares dans les secteurs exondés pour les heures proches de la basse mer.

L'interprétation de ces résultats peut prendre appui sur une analyse bibliographique permettant de proposer des hypothèses sur les ressources exploitées en fonction de la morphologie des sites. Les observations directes de consommation de proies par les individus complètent également l'interprétation. De plus, les connaissances des pêcheurs locaux (notamment à la senne) permettent pour une partie des principaux sites, une superposition de la localisation des secteurs où ils pratiquent leurs activités et de ceux qui sont exploités par les sternes. Ces éléments apportent des informations sur le type de proies convoitées (notamment le Lançon). L'interprétation cartographique des principaux sites d'alimentation de l'espèce permet également d'identifier leur proximité avec les sites de reproduction.

Les résultats concernant l'interaction entre l'activité de pêche des sternes et l'intensité de la fréquentation nautique ne permettent pas de dégager une modification des patrons de distribution spatiale des oiseaux en activité de nourrissage. Seules des observations directes et une analyse ciblée

sur des journées de grandes marées où la fréquentation est importante à basse mer permettent d'identifier une baisse de fréquentation de certains sites bien particuliers par les oiseaux.

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un stage en 2010 en collaboration avec le Groupe ornithologique normand et avec l'accord de la Société civile ommobilière des Îles Chausey, propriétaire des îlots de l'archipel de Chausey.

Passereaux des marais maritimes et quelques principes de gestion

Marie-Christine EYBERT

Les prés-salés : répartition et menaces

Les marais maritimes et parmi eux les prés-salés qui font partie des écosystèmes littoraux, se forment dans les baies et les parties basses des estuaires, grâce au dépôt de sédiments fins, dans les zones de faible profondeur protégées de la houle. Ces zones d'interface, entre le domaine marin et le domaine continental ou estran, sont soumises au balancement des marées qui, selon la fréquence de recouvrement déterminent deux niveaux : la slikke, partie inférieure du marais, pauvre en végétation et le schorre, partie plus élevée du marais, en continuité avec le milieu terrestre et recouvert par un tapis de végétation. Les prés-salés peuvent couvrir de vastes étendues comme sur la côte est des États-Unis ou comme en Europe dans la mer des Wadden, aux Pays-Bas.

En France, ils se répartissent de manière assez uniforme sur la façade ouest de la France, du Pas-de-Calais à la Gironde et sont moins nombreux en Méditerranée si l'on excepte la vaste étendue de la Camargue dans le delta du Rhône. Ces marais occupent les bordures des petits et grands estuaires comme ceux de la Seine, la Loire ou la Gironde, des baies plus ou moins ouvertes comme la baie des Veys, la baie du Mont-Saint-Michel, l'anse de l'Aiguillon en Vendée et aussi le golfe du Morbihan ou le bassin d'Arcachon. La surface occupée par ces prés-salés est considérable et s'élève à plus de 10 000 hectares (Anras & Miossec, 2006).

Les prés-salés sont des écosystèmes qui se sont profondément transformés depuis les années 1960 et sur lesquels pèsent de fortes menaces qui s'accroissent en raison du réchauffement climatique, de l'élévation du niveau de la mer (Watkinson *et al.*, 2004), des pressions anthropiques (Boorman, 2003) et des pollutions terrestres *via* les fleuves. Les apports de nutriments comme l'azote ont plusieurs impacts comme l'accélération de la succession végétale, l'élévation de la hauteur de la végétation (Cardoni *et al.*,

2011) et la progression de plantes envahissantes avec notamment le Chien-dent maritime (*Elymus athericus*) (Leport *et al.*, 2006) et sont responsables de la transformation des communautés animales.

Il est montré, depuis les années 1980, que les prés-salés apportent une forte contribution au fonctionnement biologique des systèmes côtiers en termes d'habitats et de productivité biologique. Ils se caractérisent par une végétation composée d'un nombre réduit d'espèces mais par une forte production primaire qui dépasse toute celle des autres écosystèmes (Mitsch & Gosselink, 1986 ; Lefeuvre *et al.*, 2000 ; Valéry, 2010).

Cette forte production permet d'initier une chaîne trophique qui joue un rôle essentiel pour les oiseaux. Mais si la slikke est essentiellement exploitée en période de migration ou d'hivernage comme zones trophiques ou de repos par les limicoles ou les anatidés, le schorre est utilisé toute l'année par une avifaune composée surtout de passereaux.

Les données concernant les passereaux sont parfois anciennes et renseignent sur les densités et les choix d'habitat de passereaux reproducteurs (Williamson, 1967 ; Glue, 1971 ; Greenhalgh, 1971 ; Moller, 1975 ; Constant *et al.*, 1994 ; Eybert *et al.*, 1989, 1999 ; Meunier & Joyeux, 2003) ou hivernants (Brown & Atkinson, 1996 ; Kalejta-Summers, 1997 ; Gillings & Fuller, 2001 ; Dierschke & Bairlein, 2004 ; Souza & Martinez Lago, 2009) mais donnent peu d'informations sur le fonctionnement écologique. Une étude conduite entre 2003 et 2005 sur les oiseaux terrestres des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel décrit plus précisément les habitats choisis par les oiseaux en période de reproduction et d'hivernage et les effets des usages humains directs et indirects sur les populations d'oiseaux (Geslin *et al.*, 2006 ; Eybert *et al.*, 2006). Cette étude nous servira de référence pour tenter de proposer quelques principes de gestion des passereaux des prés-salés.

La Baie du Mont-Saint-Michel : prés-salés d'exception

La baie du Mont-Saint-Michel présente une surface littorale de 500 km², localisée dans le golfe Normano-Breton. Les prés-salés ou « herbus » (appellation locale) constituent la plus importante superficie de prés-salés de la côte atlantique européenne (4 000 hectares) (Lefeuvre *et al.*, 2003).

En baie du Mont-Saint-Michel, les menaces qui pèsent sur ces marais salés ne proviennent pas de leur érosion puisqu'entre 1984 et 2007, ils se sont accrus de 15 hectares par an, mais de la progression d'une plante envahissante, le Chiendent maritime *Elymus athericus* (Valéry *et al.*, 2004) qui s'est propagé à la vitesse moyenne de 57 hectares par an aux dépens du marais moyen (Valéry, 2010). Cette invasion s'observe dans la plupart des prés-salés nord européens et sur la cote ouest française.

Les marais salés de cette baie supportent une activité de pâturage, ponctuellement par du bétail, et, pour leurs trois quarts, par les ovins qui, bien qu'elle ait diminué au cours de cette période (Valéry, 2010), provoque une transformation végétale du bas marais et maintient du surpâturage dans certains secteurs (25 à 30 % des marais salés [Bouchard *et al.*, 2003]). Par ailleurs, une activité de fauche est observée dans le haut des marais salés envahi par le Chiendent maritime.

Tous ces différents usages ont un impact sur le fonctionnement écologique des marais salés en modifiant la structure et la répartition de la végétation et, par conséquent, les ressources ou leur accessibilité pour les espèces qui les exploitent. L'impact de ces modifications sur les ressources a été mis en évidence tant pour les arthropodes (Pétillon *et al.*, 2005) que pour les juvéniles de poissons (Laffaille *et al.*, 2005) et les oiseaux terrestres des marais salés comme nous l'avons déjà précisé (Geslin & Eybert, 2006 ; Eybert *et al.*, 2006).

Méthodes d'échantillonnage des passereaux

Nous rappellerons succinctement les principales méthodes d'échantillonnage utilisées pour dénombrer les passereaux car une description détaillée existe dans une synthèse faite par Bibby *et al.* (2000).

Ces méthodes sont, soit de type absolu, soit de type relatif donnant, dans le premier cas, des valeurs de densité rapportées à une surface et dans le second, des indices ramenés à une unité de temps ou de distance. Ces indices peuvent être convertis en valeurs absolues, en limitant le rayon d'observation autour du point d'écoute ou la distance latérale par rapport à l'itinéraire-échantillon parcouru.

La méthode absolue la plus employée est la méthode des plans quadrillés (IBCC, 1969) qui consiste à parcourir le site plusieurs fois durant la période de reproduction des oiseaux, afin de noter tous les comportements

territoriaux des oiseaux cantonnés. C'est une méthode coûteuse en temps car elle nécessite une préparation de terrain (pose d'un quadrillage) et plusieurs sorties (sept à huit). C'est cette technique qui a été utilisée sur les marais salés anglais (Glue, 1971 ; Greenhalgh, 1971) et en l'adaptant au mieux aux contraintes de terrain pour dénombrer les passereaux de la baie de l'Aiguillon (Meunier & Joyeux, 2003).

Les méthodes relatives, basées sur des stations ou des parcours d'écoute fixes, sont échantillonnées deux fois dans la saison de reproduction : La méthode des points d'écoute consiste à comptabiliser sur une durée de temps déterminée tous les contacts avec les oiseaux. Plusieurs variantes de cette méthode existent mais la plus répandue est celle des indices ponctuels d'abondance (IPA) (Blondel *et al.*, 1981). La méthode des indices kilométriques d'abondance (IKA) (Ferry & Frochet, 1958) consiste, elle, à noter tous les contacts avec les oiseaux le long d'un itinéraire-échantillon. La méthode des IPA a été choisie dans le cadre de l'étude sur la baie du Mont-Saint-Michel et de la sélection des habitats (Eybert *et al.*, 2006) et celle des transects dans le cas des études sur les marais salés espagnols (Souza & Martinez Lago, 2009 ; Robledano *et al.*, 2010), et, en hiver, en Angleterre (Brown & Atkinson, 1996 ; Gillings & Fuller, 2001) ou sur la mer des Wadden (Kalejta-Summers, 1997, Dierschke & Bairlein, 2004).

La méthode choisie dépend beaucoup de l'aire prospectée : si elle est vaste et homogène, on privilégiera la méthode des itinéraires et celle des stations d'écoute dans le cas inverse.

Les passereaux reproducteurs

Diversité, densité et valeurs patrimoniales des espèces

Le peuplement de passereaux nicheurs est relativement pauvre en espèces. Cette pauvreté est à mettre en liaison avec l'ouverture importante des marais salés et la faible stratification verticale. Elle s'établit autour d'une dizaine espèces mais généralement trois ou quatre espèces, voire moins, dominent largement le peuplement. Il s'agit de l'Alouette des champs *Alauda arvensis*, du Pipit farlouse *Anthus pratensis*, du Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus* et de la Bergeronnette printanière *Motacilla flava*. Le Tarier pâtre *Saxicola torquata*, la Linotte mélodieuse *Acanthis cannabina*, la Bergeronnette grise *Motacilla alba* et le Bruant proyer *Miliaria calandra* peuvent également être observés sur les zones les plus sèches du schorre ou près des digues. La Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica* et la Cisticole des

joncs *Cisticola juncidis* nidifient dans les schorres plus méridionaux des côtes atlantiques et de la Manche. Mais, selon la situation géographique des prés-salés et de leur fréquence d'enneigement, le nombre et la représentativité de ces espèces changent. Ainsi en baie du Mont-Saint-Michel, les prés-salés, submergés seulement aux grandes marées, peuvent accueillir en reproduction dix espèces de passereaux, auxquelles on peut ajouter un oiseau terrestre galliforme, la Caille des blés *Coturnix coturnix* (Eybert *et al.*, 2006). Cette diversité spécifique de passereaux surpasse légèrement celles observées dans d'autres prés-salés situés en Grande-Bretagne (trois espèces pour Greenhalgh, [1971] et Moller [1975] et cinq pour Williamson [1967]) mais approche celle trouvée dans un marais salé anglais récemment poldérisé, et donc plus sec, (huit espèces [Glue 1971]) ou en baie de l'Aiguillon (avec sept espèces pour Meunier & Joyeux [2003]). Tout comme la diversité spécifique, la densité absolue du peuplement de passereaux par 10 hectares suit la même tendance avec un minimum dans les prés-salés anglais fréquemment submergés : de 2,1 à 2,8 couples (Greenhalgh, 1971), une valeur moyenne de 6,9 à 10,6 couples dans les prés-salés légèrement asséchés (Glue, 1971 ; Williamson 1967), et un maximum de 11 à 17 couples en baie du Mont-Saint-Michel (Eybert *et al.*, 2006), voire plus de 20 couples en baie de l'Aiguillon (Meunier & Joyeux, 2003).

En baie du Mont-Saint-Michel, l'Alouette des champs (entre 2,8 et 9,4 couples par 10 hectares selon les groupements végétaux [Eybert *et al.*, 2006]) et le Pipit farlouse se partagent à égalité plus de 60 % du peuplement. En Grande-Bretagne, sur les prés-salés de la côte ouest, l'Alouette des champs représente 75 % à 88 % du peuplement (1,86 à 2,28 couples par 10 hectares [Greenhalgh, 1971]) et partage presque équitablement avec le Bruant des roseaux et le Pipit farlouse, la majorité du peuplement des prés-salés de la côte est anglaise (10,5 couples par 10 hectares [Cadbury *in* Doo- dy, 2008]). Elle ne représente plus que, sur un schorre récemment poldérisé de la côte sud anglaise, 11% du peuplement (0,77 couples par 10 hectares [Glue, 1971]) tandis que le Pipit farlouse et le Bruant des roseaux forment près de 50 % des effectifs nicheurs. En baie de l'Aiguillon, le peuplement se partage entre l'Alouette des champs (près de 30 % avec une densité d'environ 8,6 par 10 hectares, calculée d'après Meunier & Joyeux [2003]), le Bruant des roseaux (près de 25 %) et la Gorgebleue à miroir qui s'installe principalement près des digues (autour de 15 %).

Les densités élevées d'Alouette des champs trouvées dans la majorité des prés-salés, comparables à celles observées dans des milieux favorables

de jachères agricoles (6,5 à 10,5 couples par 10 hectares [Toepfer & Stubbe, 2001]) montrent bien l'importance des prés-salés pour cette espèce qui, précisons-le, présente des enjeux forts de conservation, notamment en France où elle a perdu 22 % de ses effectifs en 20 ans (Rocamora & Yeatman-Berthelot, 1999 ; Jiguet, 2009). De même, la Gorgebleue à miroir dont le morphe *namnetum* est inféodé au littoral ouest français a un fort statut de protection qui se traduit par son inscription à l'annexe I de la directive européenne oiseaux au vu des menaces qui pèsent sur ses milieux de reproduction. L'évaluation très récente de la liste rouge des espèces menacées en France (UICN-MNHN, 2008) montre que les autres espèces qui nichent sur les schorres ont un statut national jugé en « préoccupation mineure » pour ce qui concerne le Bruant des roseaux et la Bergeronnette printanière alors que le Pipit farlouse, qui a perdu 65 % de ses effectifs en 20 ans (Jiguet, 2009), a un statut qualifié de « vulnérable ». Cependant, en Europe, le déclin observé de ces espèces reste pour l'instant non menacé (BirdLife International, 2004).

En conclusion, en Europe, il n'y a pas d'espèces dont la reproduction s'effectue uniquement dans les prés-salés, bien que certaines comme l'Alouette des champs ou le Pipit farlouse y atteignent de fortes densités, mais la majorité de ces espèces ont des enjeux de conservation surtout nationaux qui soulignent d'autant plus l'intérêt de préserver ces milieux maritimes.

Sélection des habitats des prés-salés

D'après les résultats repris de l'étude menée en baie du Mont-Saint-Michel (Geslin *et al.*, 2006 ; Eybert *et al.*, 2006), les espèces de passereaux reproducteurs sélectionnent différemment les habitats composant les prés-salés. Les paramètres d'habitats relevés autour de chaque point d'écoute dans un rayon de 100 mètres et les différents usages ont permis d'identifier six types d'habitats dont les caractéristiques principales sont reprises dans le *tableau I*. L'habitat envahi par le Chiendent maritime (B) et l'habitat dominé par l'Obione *Halimione portulacoides* avec un pâturage faible (C) abritent les plus fortes valeurs de densités totales relatives de passereaux et de nombre d'espèces (*tableau II*). Les habitats qui subissent respectivement un gyrobroyage et un pâturage intensif (E et F) abritent les plus faibles densités et richesses spécifiques.

Tableau I : caractéristiques environnementales (moyenne \pm erreur standard) et type d'usage des six habitats définis par une classification hiérarchique (n= nombre de points d'écoute) (d'après Eybert *et al.*, 2006)

	recouvrement au sol (%)	hauteur de la végétation (cm)	nombre moyen espèces végétales	distance à la mer (m)	espèce végétale dominante	usage
habitat A n=38	80,4 \pm 1,6	20,0 \pm 1,2	2,3 \pm 0,8	494,7 \pm 43,2	<i>Halimione portulacoides</i>	aucun
habitat B n=35	77,1 \pm 2,0	46,6 \pm 1,6	1,7 \pm 0,7	832,8 \pm 140,8	<i>Elymus athericus</i>	zone envahie
habitat C n=38	69,9 \pm 2,0	22,8 \pm 1,6	2,5 \pm 0,8	1097,0 \pm 177,9	<i>Halimione portulacoides</i>	pâturage léger
habitat D n=12	60,8 \pm 8,1	32,5 \pm 6,4	1,3 \pm 0,7	1516,7 \pm 437,8	<i>Elymus athericus</i>	fauche
habitat E n=8	78,8 \pm 4,1	16,3 \pm 2,5	2,4 \pm 1,1	1075,0 \pm 380,0	<i>Puccinellia maritima</i>	gyrobroyage
habitat F n=45	56,8 \pm 3,3	10,3 \pm 1,1	1,8 \pm 0,9	1198,9 \pm 178,7	<i>Puccinellia maritima</i>	surpâturage
ANOVA	F _{5,170} = 11,7 P<0,001	F _{5,170} = 65,3 P<0,001	F _{5,170} = 7,3 P<0,001	F _{5,170} = 23,6 P<0,001		

Tableau II : paramètres (moyenne \pm erreur standard) du peuplement reproducteur d'oiseaux dans chaque habitat des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel (voir tableau I pour la définition des habitats) : nombre d'espèces de passereaux et densité totale relative (d'après Eybert *et al.*, 2006).

	habitat A	habitat B	habitat C	habitat D	habitat E	habitat F	ANOVA
nombre d'espèces	2,4 \pm 0,2	3,7 \pm 0,3	3,7 \pm 0,2	2,9 \pm 0,2	2,0 \pm 0,2	1,7 \pm 0,2	F _{5,170} = 14,9 P<0,001
Densité totale relative	5,4 \pm 0,4	6,9 \pm 0,7	7,1 \pm 0,4	5,0 \pm 0,5	2,4 \pm 0,4	2,4 \pm 0,4	F _{5,170} = 16,4 P<0,001

Les six espèces d'oiseaux terrestres qui se reproduisent dans le schorre de la baie du Mont-Saint-Michel et qui sont les mieux représentées montrent toutes des variations significatives de leurs abondances relatives entre les six habitats (Eybert *et al.*, 2006) et une sélection variable et significative des différents habitats (*figure 1*). Ainsi, l'Alouette des champs, largement distribuée dans tous les habitats du schorre, atteint ses plus fortes valeurs dans l'habitat à Obione. Elle sélectionne l'ensemble des zones dominées par cette espèce végétale (A, C) tant que le pâturage reste faible et, à l'inverse, elle évite les zones à Chiendent maritime (B) ainsi que les zones à *Puccinellia maritima* très rases (E, F), contrairement à ce qui est observé en Vendée où cette espèce semble inféodée aux zones à *Puccinellia maritima* (Meunier & Joyeux, 2003). L'Alouette des champs privilégie donc le marais moyen mais peut également se retrouver très bas sur le schorre.

Le Chiendent maritime (B) est sélectionné par cinq espèces notamment la Cisticole de joncs qui choisit uniquement cet habitat ainsi que la Gorgebleue à miroir, même si ses effectifs restent trop faibles pour pouvoir le tester statistiquement. Le Bruant des roseaux montre une nette préférence pour cet habitat mais sélectionne également et secondairement l'habitat à Obione faiblement pâturé (C). La Bergeronnette printanière choisit prioritairement ce dernier habitat à Obione (C) mais également le Chiendent maritime pour peu que des plages de vase jouxtent cet habitat. Le pâturage et l'humidité sont importants dans le choix de l'habitat de cette espèce car ils créent une hétérogénéité du milieu avec des zones clairsemées qui permettent la recherche de nourriture, et avec une hauteur de végétation suffisante pour l'installation du nid (Bradbury & Bradter, 2004). Les résultats de cette étude sur la sélection des habitats par ces espèces sont bien corroborés par les observations faites en Vendée (Meunier & Joyeux, 2003). Le Pipit farlouse est l'espèce la moins sélective dans le choix de ses habitats mais évite, par contre, les zones de végétation très rase (habitats E et F). Ajoutons la Caille des blés, qui, faisant partie du cortège des oiseaux terrestres, est inféodée aux habitats à Chiendent maritime sur pied ou fauché- (B et D).

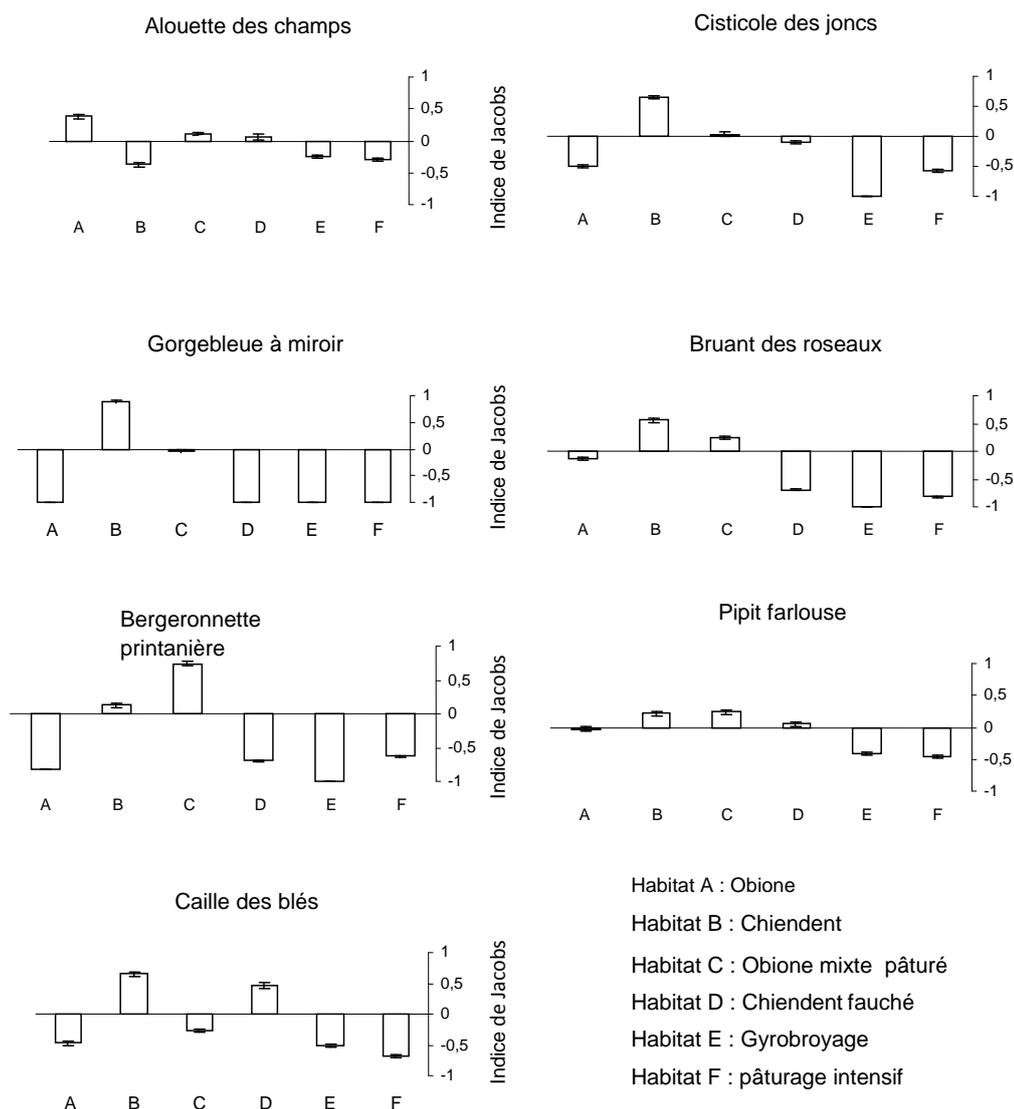


Figure 1 : sélection des six habitats (A à F, voir *tableau I* pour la définition plus précise des habitats) définis dans les marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel par les principales espèces d’oiseaux, en période de reproduction
La sélection est testée par l’indice de Jacobs qui varie de -1 à +1 (Jacobs 1974), (d’après Eybert *et al.*, 2006).

En résumé, l’habitat à Chiendent maritime joue un rôle majeur dans l’installation de la majorité des espèces nicheuses sur le schorre en fournissant un habitat de substitution aux espèces fréquentant soit les milieux agricoles (par exemple, la Caille des blés ou le Pipit farlouse) soit les milieux humides de roselières (Gorgebleue à miroir, Bruant des roseaux ou Cisticole

des joncs). Le marais moyen, dominé par l'Obione, est fortement associé à l'Alouette des champs, la Bergeronnette printanière et plus faiblement au Pipit farlouse et au Bruant des roseaux.

Les passereaux en hivernage

Les références consultables sur les passereaux hivernants sur les schorres étudiés soulignent les différences de composition de l'avifaune selon qu'ils sont situés sur les côtes anglaises, germaniques ou, plus au sud, en France ou en Espagne.

Diversité des espèces

Les prés-salés européens servent de zones d'alimentation hivernale pour une grande variété de passereaux. Les ressources en graines sont nombreuses et les températures hivernales y sont généralement plus douces qu'à l'intérieur du continent. Pour cette raison, les prés-salés servent de zones d'accueil pour des espèces nordiques, scandinaves ou islandaises d'une manière régulière ou ponctuelle, en cas de vagues de froid. Les prés-salés des côtes de la mer des Wadden jouent un rôle majeur et exclusif dans l'hivernage des Alouettes hausse-col *Eremophila alpestris* et des Linottes à bec jaune *Carduelis flavirostris* en accueillant près de 50 % des populations scandinaves (Dierschke, 2001 in Dierschke & Bairlein, 2004) ainsi que dans celui du Bruant des neiges *Plectrophenax nivalis*. Ils accueillent aussi une grosse proportion de Pipits maritimes *Anthus petrosus*. Au total, neuf espèces sont observées en hivernage sur les prés-salés de la mer des Wadden dans sa partie allemande (Dierschke & Bairlein, 2004) : La Linotte à bec jaune, l'Alouette des champs, l'Alouette Hausse-col, et le Pipit maritime sont les mieux représentés auxquels se joignent le Chardonneret *Carduelis carduelis*, le Bruant des neiges, le Pipit farlouse et, en plus petit nombre, le Bruant des roseaux et le Bruant lapon *Calcarius lapponicus*.

En Angleterre, l'Alouette hausse-col et la Linotte à bec jaune sont respectivement des hivernants plus rares ou qui se localisent plus sur la côte est (Raine *et al.*, 2006) ; les prés-salés accueillent une avifaune terrestre différente où dominent largement l'Alouette des champs, l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, la Bergeronnette grise *Motacilla alba*, les Pipits farlouse et maritime, la Linotte mélodieuse ou le Bruant des roseaux sur la côte ouest (Kaletja-Summers, 1997) et l'Alouette des champs et la Linotte à bec jaune sur la cote est (Brown & Atkinson, 1996). Le nombre d'espèces de passe-

reaux hivernant sur les côtes anglaises est nettement supérieur à celui trouvé sur les prés-salés de la mer des Wadden car les buissons halophiles de Soude ligneuse *Suaeda vera* n'existent pas dans la mer des Wadden, alors qu'elles attirent beaucoup d'espèces généralistes (Brown & Atkinson, 1996) : une vingtaine à l'est de l'Angleterre et jusqu'à 22 espèces, au sud du Pays de Galles mais où cinq espèces seulement ont une fréquence supérieure à 80 % : Alouette des champs, Pinson des arbres (surtout lors des périodes de froid), ces deux espèces comptant chacun pour près de 50 % des oiseaux présents, Pipit farlouse, Bruant des roseaux, et Pipit maritime (Kaletja-Summers, 1997).

En France, en baie du Mont-Saint-Michel, la composition de l'avifaune hivernante s'apparente à celle des côtes anglaises. Les marais-salés sont exploités par des bandes d'oiseaux regroupant une dizaine voire une centaine d'individus notamment en Alouette des champs, Pipits maritimes et farlouses ou encore en Linottes mélodieuses mais également par des individus isolés. Le peuplement est composé de neuf espèces d'oiseaux et se trouve dominé par l'Alouette des champs et le Pipit farlouse avec respectivement 50 % et 31 % des effectifs totaux ; le Pipit maritime, le Pipit spioncelle *Anthus spinoletta* étant occasionnel sur le schorre (Beaufils, 2001), et la Linotte mélodieuse représentent un peu moins de 10 %, le Bruant des roseaux et la Cisticole des joncs moins de 1 % et trois espèces, Bergeronnette grise, Bruant proyer, Bruant des neiges moins de 0,2 % du peuplement (Eybert *et al.*, 2006). L'Alouette hausse-col et le Bruant lapon, qui atteignent ici leur limite méridionale en hiver, sont observés également, en petits effectifs, variables selon les hivers, dans la baie du Mont-Saint-Michel.

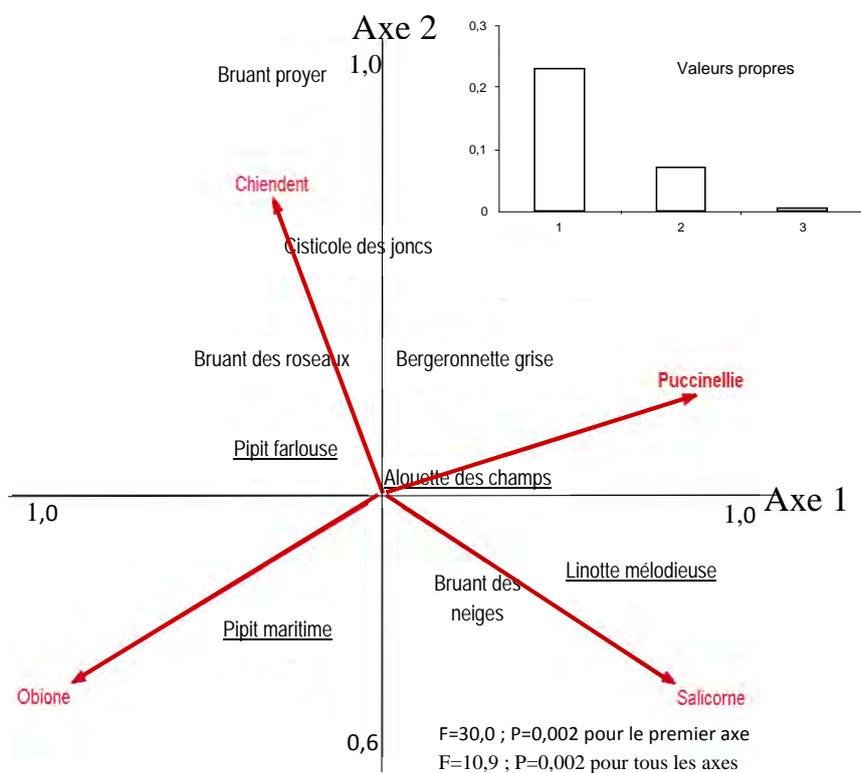
En Espagne, au nord-ouest, les prés-salés composés de joncs maritimes *Juncus maritimus* et d'Obione abritent une avifaune de passereaux fortement diversifiée car ces prés sont insérés dans une lagune bordée par de nombreux écotones (Souza & Martinez-Lago, 2009) : la communauté composée de 18 espèces de passereaux (dont neuf accidentelles) est dominée par les Pipits farlouse et maritime, la Cisticole des joncs et la Linotte mélodieuse.

En conclusion, les deux espèces les mieux représentées sur les côtes de la mer du Nord et du sud de la Baltique sont la Linotte à bec jaune et l'Alouette des champs (Doody, 2008), mais cette dernière fait une large place aux Pipits farlouse et maritime, plus au sud, sur la côte espagnole.

Influence de la végétation

Une analyse canonique des correspondances (*figure 2*) faite entre les espèces d'oiseaux hivernant en baie du Mont-Saint-Michel et quatre variables de recouvrement végétal (Obione, Salicorne-*Salicornia* spp., Puccinellie maritime et Chiendent maritime) illustre les associations entre les espèces d'oiseaux hivernants et les variables retenues (Eybert *et al.*, 2006). Les quatre facteurs de recouvrement végétal sont significatifs pour expliquer la distribution spatiale des oiseaux. Ils peuvent être classés selon un ordre d'importance décroissante : recouvrement en Obione, Salicorne, Puccinellie maritime et Chiendent maritime. La présence de la Puccinellie maritime et de la Salicorne, typiques des zones de haut marais salé, de faible hauteur de végétation, pénétrées par des chenaux maritimes et où s'exerce une forte pression de pâturage explique le côté positif de l'axe 1 tandis que l'Obione caractéristique des zones de bas et moyen marais salés peu pâturées se place négativement sur l'axe 1. La présence du Chiendent maritime, qui est positivement corrélée à la hauteur de végétation, et, négativement, avec le pâturage ovin, contribue à l'axe 2.

La végétation influence donc très significativement la diversité et la densité des passereaux (*figure 3*). Des trois types d'habitat, la zone à Obione et celle à Chiendent maritime abritent respectivement l'avifaune hivernante la plus riche et la plus pauvre en nombre et en espèces (test de Tuckey, $P < 0,01$). L'intérêt de l'habitat à Puccinellie maritime, alors qu'il est, en reproduction, très limité pour l'avifaune, augmente en hiver avec l'arrivée de bandes importantes d'oiseaux en alimentation (Alouette des champs et Linotte mélodieuse). En effet, cet habitat présente souvent des dépressions humides colonisées par des Salicornes qui, comme toutes les plantes pionnières, produisent une grande quantité de graines (Dierschke, 2002), d'autant plus accessibles que la faible hauteur de végétation favorise leur exploitation par les passereaux granivores (Moorecroft *et al.*, 2002 in Dierschke & Bairlein, 2004). Ces graines ont une composition chimique très énergétique qui les fait sélectionner par beaucoup de passereaux granivores (Dierschke, 2002). À l'inverse, l'habitat à Chiendent maritime représente un milieu plus fermé où les graines de chiendent, peu énergétiques (Dierschke 2002), plus grosses et plus lourdes, sont piégées au sol et donc moins accessibles pour les oiseaux.



roseaux, donc vers le haut marais et vers la Salicorne pour le Bruant des neiges.

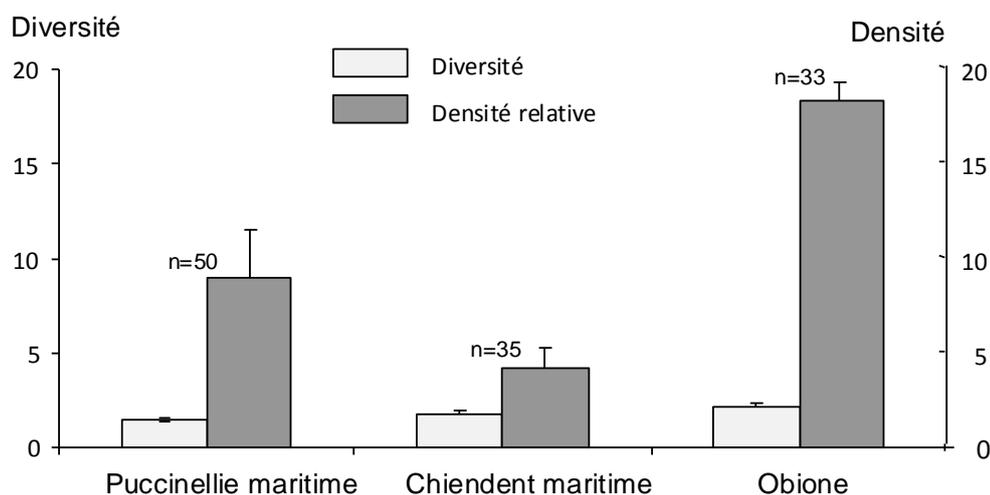


Figure 3 : comparaison des peuplements de passereaux dans trois habitats de la baie du Mont-Saint-Michel : moyennes et écarts-type des densités relatives (en nombre de contacts par point d'écoute) et des diversités (en nombre d'espèces) (d'après Eybert *et al.*, 2006)

Les caractéristiques qui viennent d'être décrites en baie du Mont-Saint-Michel, se retrouvent plus ou moins sur certains prés-salés européens. Sur la côte ouest de la Grande-Bretagne (Kaletja-Summers, 1997), le bas marais avec ses plantes pionnières (*Suaeda maritima*, *Aster tripolium*, *Spartina anglica*) sont très exploitées par l'Alouette des champs et le Pipit farlouse. De même, sur la côte est de la Grande-Bretagne (Brown & Atkinson, 1996), l'Alouette des champs et la Linotte mélodieuse sont liées à cet habitat (*Salicornia maritima*) tandis que le Bruant des roseaux sélectionne uniquement les buissons de Soude ligneuse dans le haut marais ; le Pipit farlouse est la seule espèce à sélectionner l'habitat à Obione comme sur le schorre de la baie du Mont-Saint-Michel. Pour Brown & Atkinson (1996), l'Obione, trop dense, représente un habitat fermé non exploitable pour des espèces strictement granivores mais intéressantes pour des espèces qui prélèvent des invertébrés comme le Pipit farlouse ou le Pipit maritime. Cette distribution diffère de celle observée dans les marais salés de la mer de Wadden où l'Alouette des champs et les Pipits farlouse et maritime se rencontrent préférentiellement dans des zones non pâturées à végétation plus haute où ils pro-

fitent de la présence de fossés (Dierschke & Bairlein, 2004). Les zones de bas marais sont exploitées par la Linotte à bec jaune, l'Alouette hausse-col et le Bruant des neiges qui prospectent le long de la ligne de marée où s'accumulent une très grande quantité de matériel végétal et de graines, phénomène qui constitue une spécificité de la mer des Wadden (Dierschke, 2002). Sur les côtes de la Corogne, en Espagne, le Pipit farlouse exploite les prairies à Obione et d'autres habitats du marais moyen, de même que le groupe des Pipits maritime-spioncelle qui profite des nombreux chenaux de cet habitat. La Cisticole des joncs est, quant à elle, presque exclusivement liée aux groupements végétaux de joncs (Souza & Martinez-Lago 2009).

Effets des usages

Les schorres européens dits « naturels » dont la valeur « conservatoire » et fonctionnelle est largement reconnue (Lefeuvre *et al.*, 2000) sont couramment soumis à des usages humains soit, si on prend l'exemple de la France, pour fournir du fourrage comme en baie de l'Aiguillon, soit pour servir de zones de pâturage comme en baie du Mont-Saint-Michel. La gestion par pâturage ou par la fauche sont les deux modes de gestion les plus fréquemment évoqués pour maintenir l'état de conservation des prés-salés.

Ainsi l'abandon du pâturage joue un rôle majeur dans l'extension des prairies à Obione souvent remplacée ultérieurement par le Chiendent maritime (Doody, 2008). Cette plante envahissante amène à une perte de biodiversité végétale (Bakker *et al.*, 2002) et à une diminution de la richesse en invertébrés (Georges *et al.*, 2006) mais peut avoir des effets positifs sur certaines espèces de passereaux (Geslin *et al.*, 2006). La fauche est ainsi utilisée pour diminuer les effets de cette invasion et, d'une manière générale, pour conserver les stades de moyen marais.

Le pâturage

Le pâturage se pratique actuellement en Grande-Bretagne et dans diverses parties de la mer des Wadden avec des pressions plus ou moins fortes (Doody, 2008). Les variations de pression de pâturage et ses effets sur la présence des oiseaux ont le plus souvent été étudiés chez les limicoles (Cadbury *et al.*, 1987 *in* Doody, 2008) lors de leurs phases de reproduction, d'alimentation ou de repos, chez les anatidés en hivernage (Schricke, 2004 ; Stock & Hofeditz, 2003 *in* Doody, 2008) mais les études ont moins concerné les passereaux, mise à part l'étude sur les passereaux hivernants sur les schorres de la mer des Wadden (Dierschke & Bairlein 2004).

Le pâturage ovin (le plus fréquent) ou bovin change fondamentalement la végétation du schorre et donc le fonctionnement écologique de ce système. Il a pour effet de réduire la hauteur de végétation, la diversité des plantes et celles des invertébrés associés (Bouchard *et al.*, 2003) et de favoriser certaines plantes comme la Salicorne ou la Puccinellie maritime remplacée par la Fétuque rouge *Festuca rubra* dans la zone de moyen marais mais a un effet négatif sur l'Obione ; un pâturage léger pourrait limiter l'extension du Chiendent maritime (Doody, 2008).

Les passereaux hivernant sur les prés-salés de la mer des Wadden (Dierschke & Bairlein, 2004) montrent que les zones surpâturées sont préférées par l'Alouette hausse-col, la Linotte à bec jaune en hiver tandis que l'Alouette des champs, les Pipits farlouse et maritime, les Bruants des roseaux ou lapon choisissent essentiellement les zones non pâturées et que le Bruant des neiges se répartit également sur les deux zones. Cette exploitation des zones pâturées se fait par des espèces dont le régime alimentaire est fortement orienté vers les graines de Salicorne et de Soude maritime que le pâturage a favorisées (Dierschke, 2002). Par contre, le surpâturage provoque une diminution de la production de graines par plante et une raréfaction des plantes qui produisent des graines énergétiquement riches comme les *Atriplex* sp., ce qui pourrait expliquer que les autres passereaux granivores préfèrent exploiter les zones non pâturées (Dierschke & Bairlein, 2004). Le pâturage favoriserait ainsi, en hiver, les espèces qui exploitent habituellement le bas marais tandis qu'il défavoriserait les espèces exploitant le moyen et haut marais.

En période de reproduction, en baie du Mont-Saint-Michel, les milliers de moutons qui pâturent intensivement les herbus provoquent une transformation des zones à Obione en une pelouse rase à Puccinellie maritime. Les zones à Obione fournissent un habitat optimal pour des communautés de crustacés détritivores tels que *Orchestia gammarella* dont la biomasse est importante et pour des araignées diurnes (Laffaille *et al.*, 2005 ; Pétilion *et al.*, 2005). Ce changement entraîne la diminution de la faune détritivore qui sert de proies pour de jeunes poissons (à 80 % [Laffaille *et al.*, 2005]), des limicoles et à certaines espèces de passereaux telle que l'Alouette des champs comme cela a été observé dans les pièges d'interception d'arthropodes (Pétilion, 2005).

L'augmentation de la pression de pâturage ovine diminue significativement la densité relative (test de Tukey, $P < 0,001$ entre chaque stade) et la diversité du peuplement de passereaux (test de Tukey, $P < 0,001$ entre chaque stade) (Eybert *et al.*, 2006) (figure 4).

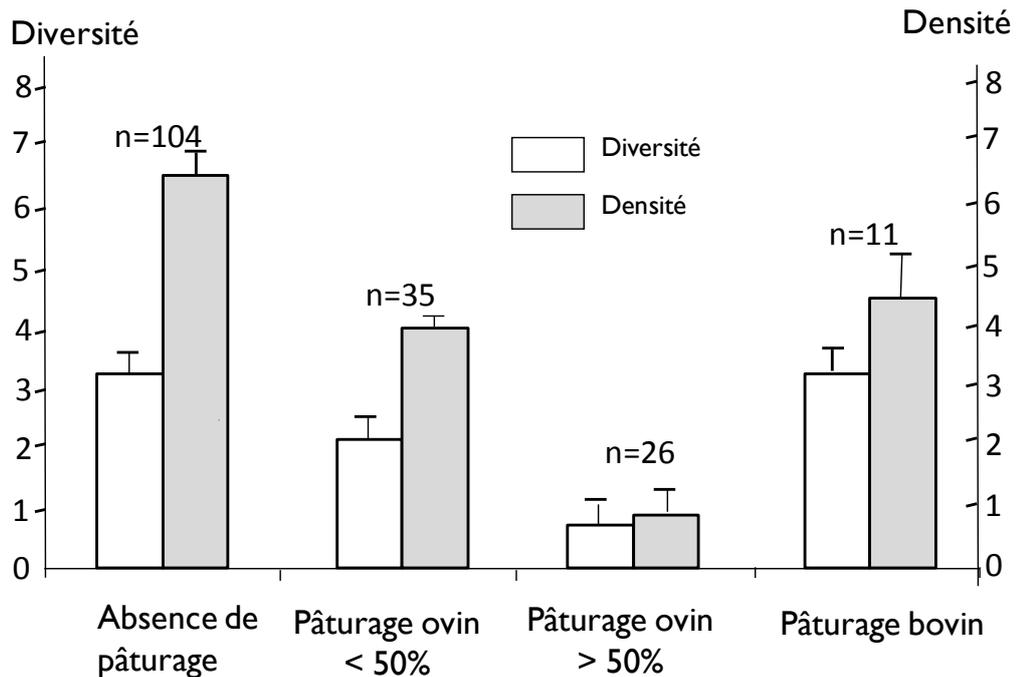


Figure 4 : pression de pâturage sur le peuplement de passereaux de la baie du Mont-Saint-Michel : moyennes et écarts-type des densités relatives (en nombre de contacts par point d'écoute) et des diversités (en nombre d'espèces)

Les relevés d'avifaune ont été regroupés selon trois classes de pression de pâturage ovine : « absence de pâturage », « inférieur à 50 % » et « supérieur à 50 % » opposés au pâturage bovin (d'après Eybert *et al.*, 2006).

Le pâturage par les bovins provoque une diminution significative, comparable à celle observée dans le cas d'un pâturage ovine moyen (test de Tukey, $P > 0,05$). En revanche, il n'influence pas significativement la diversité spécifique mais la localisation particulière des bovins, sur un pré-salé bordé de chenaux et d'une zone à Chiendent maritime, peut biaiser ces résultats, car elle confère à cette zone pâturée une attractivité importante pour de nombreux couples d'oiseaux en alimentation. De plus, le pâturage par les

bovins, en déchirant les plantes plus haut que les ovins, et en ayant une portance plus grande, crée une hétérogénéité végétale et topographique plus importante dans les prés-salés favorable à l'exploitation par les passereaux. Les bovins se sont révélés plus utiles dans la restauration de certains prés-salés de la mer des Wadden après l'abandon de pâturage, car, en pâturant près des digues, ils limitent le Chiendent maritime et créent de meilleures conditions pour l'installation de zones pionnières (Doody 2008).

Le rôle du pâturage intensif est donc controversé car, si, d'un côté, il permet, en hiver, l'accueil de bandes de passereaux granivores avec l'augmentation du stock de graines de plantes pionnières, il tend, de l'autre, à faire disparaître les zones à Obione du marais moyen très favorables à la nidification de certaines espèces comme l'Alouette des champs. Une faible pression de pâturage, n'a pas le même effet dépressif qu'un surpâturage ; elle permet une augmentation de la densité et la diversification de l'avifaune et a souvent été utilisée dans les prés-salés abandonnés par les éleveurs et dans certains prés-salés du nord ouest de l'Europe (Doody 2008) ; un pâturage modéré, capable de garantir une végétation à Obione, des espèces moins fréquentes comme la lavande de mer (*Limonium* sp.) et une biodiversité optimale, s'établit entre 5-6 ovins (entre avril et octobre) (Beeftink, 1977 in Doody, 2008) ou 1-1,5 jeunes bovins à l'hectare toute l'année (Kleyer *et al.*, 2003 in Doody, 2008). Ces chiffres représentent, à peu près, la moitié de ceux pratiqués en surpâturage. Une diminution de la charge en ovins (2 moutons ou 0,3 bovins à l'hectare), sur six mois de l'année, garantit un pâturage léger (Beeftink, 1977 in Doody, 2008). Le pâturage modéré peut également être respecté en associant des zones non pâturées et des zones légèrement pâturées représentant chacune 50 % de la surface de prés-salés (Andresen *et al.*, 1990 in Doody, 2008)..

La fauche du Chiendent maritime

En baie du Mont-Saint-Michel, l'étude menée sur la comparaison des peuplements de passereaux entre trois habitats, naturels recouverts par l'Obione, envahis par le Chiendent maritime et après la fauche montre l'influence significative de l'usage de la fauche sur la densité totale relative ($F_{2,88} = 12,727$, $P < 0,001$) (*figure 5*) et la diversité spécifique ($F_{2,88} = 5,543$, $P = 0,005$) (Eybert *et al.*, 2006 ; Geslin *et al.*, soumis). Dans la mesure où la présence du Chiendent maritime favorise les peuplements de passereaux et la plupart des espèces, à part l'Alouette des champs, la fauche entraîne, par rapport au milieu envahi, une diminution significative de la diversité spécifique et de la densité totale relative qui atteint même une valeur inférieure à

celle du milieu naturel. Les densités des cinq espèces terrestres les mieux représentées accusent des variations significatives entre les trois habitats. L'Alouette des champs, négativement influencée par la présence du Chiendent maritime, remonte ses effectifs après la fauche mais sans atteindre les densités observées dans l'habitat naturel. La densité du Pipit farlouse, qui est la même dans les habitats naturels et fauchés, diminue après la fauche. La fauche, pour des espèces dont le milieu optimal est le Chiendent maritime, maintient la densité de la Caille des blés, diminue celle de la Cisticole des joncs qui retrouve des valeurs comparables à celles de l'habitat naturel et affecte très fortement celle du Bruant des roseaux qui atteint des valeurs inférieures au milieu naturel.

La comparaison de la disponibilité des proies dans les habitats envahis et fauchés permet de comprendre, en partie, la raison des variations observées sur certaines espèces d'oiseaux (Pétillon, 2005 ; Geslin *et al.*, soumis). En effet, l'envahissement des marais salés par le Chiendent maritime provoque une augmentation de la hauteur de la végétation et de l'arthropofaune associée à la végétation tandis qu'elle entraîne une diminution de la faune du sol (en particulier celle des amphipodes) qui reste cependant en nombre non négligeable. Mais, en zone fauchée, la diminution est plus spectaculaire et les amphipodes deviennent quasi-absents. Cette disparition des arthropodes serait probablement provoquée par un changement de structure de litière trop épaisse et d'un export de matière organique (sous forme de balles) qui tend à diminuer de manière générale l'ensemble des arthropodes associés à sa décomposition. Cette baisse des arthropodes au sol peut globalement expliquer la diminution des espèces d'oiseaux qui prélèvent leurs proies au sol comme l'Alouette des champs ou le Pipit farlouse. Dans les habitats envahis, les diptères et globalement les arthropodes de la végétation augmentent leurs effectifs. Cette augmentation peut être favorable à des espèces se nourrissant à terre et dans la strate herbacée comme le Bruant des roseaux ou la Cisticole des joncs. Dans les zones fauchées, la densité des tiges de graminées est bien supérieure à celle des zones envahies (en moyenne deux fois plus forte que dans des zones à Chiendent). Mais si cette densité élevée provoque une forte augmentation de ces groupes d'arthropodes, en effectifs totaux, elle n'entraîne pas, pour autant, d'augmentation chez ces espèces d'oiseaux qui rencontrent peut-être un problème d'accessibilité aux proies ce qui expliquerait leur diminution dans les zones gérées. Quant à la Caille des blés, dont le statut est déclaré « menacé » (BirdLife International, 2004), les effets de la fauche peuvent également paraître négatifs car elle se nourrit d'arthropodes terrestres en reproduction

et nourrit ses jeunes avec des amphipodes (pour plus de 50 %) durant leur première semaine (Combreau *et al.*, 1990). La fauche entraîne donc la disparition d'un *item* alimentaire principal qui peut potentiellement amener à des changements de zones d'alimentation et/ou à une réduction de la survie des jeunes Cailles, au moins durant leurs premiers jours.

L'usage de ces deux modes de gestion, contradictoires dans leurs effets sur les passereaux, s'avère très utile dans le contrôle d'espèces végétales envahissantes et dans le cas précis de prés-salés désertés par les agriculteurs depuis plusieurs années, comme en mer des Wadden. Ils induisent une augmentation de la diversité mais une mosaïque d'habitats doit être conservée pour ne pas induire de dominance d'espèces végétales et conserver des habitats spécifiques à certaines espèces de passereaux, pour certaines menacées, et très sélectives dans le choix de leurs habitats de reproduction (par exemple, la Gorgebleue dans les prés-salés de la baie de l'Aiguillon). La gestion de la biodiversité doit donc s'effectuer à partir de choix collectifs permettant, de façonner l'organisation spatiale des divers habitats constitutifs des schorres et la conservation de la biodiversité.

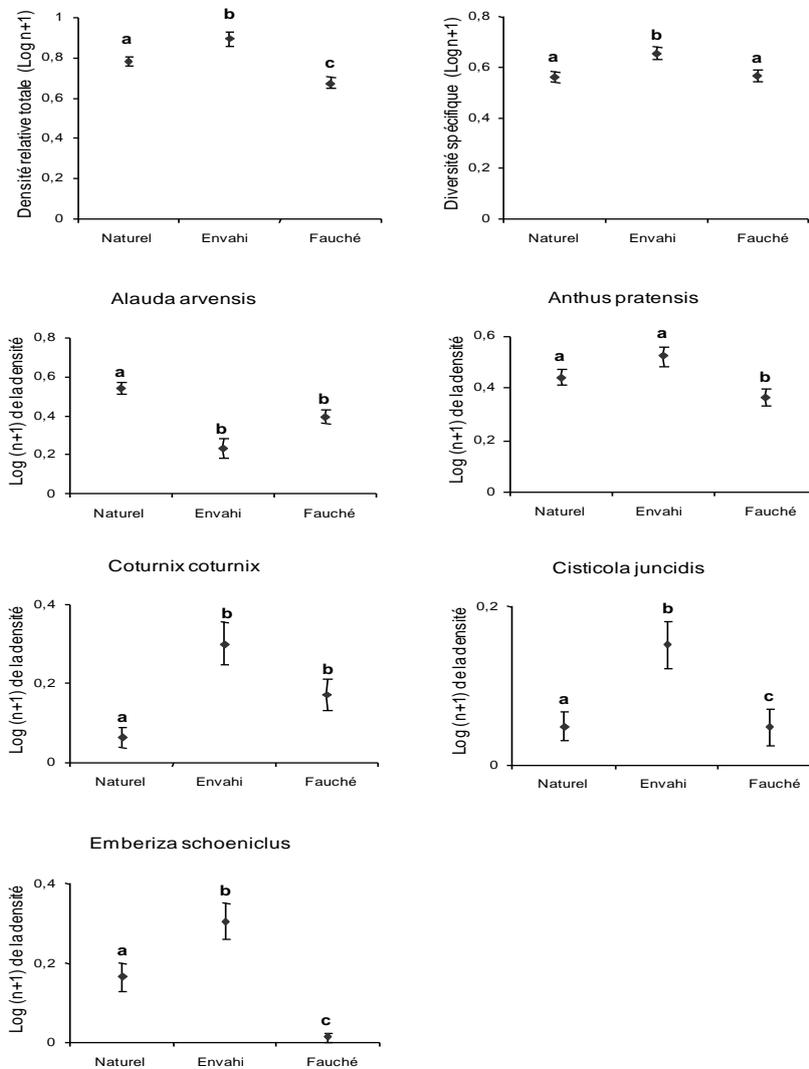


Figure 5 : comparaison des peuplements de passereaux dans trois habitats de marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel (naturel, envahi par le Chiendent maritime et fauché) : densité totale relative, diversité totale (en nombre d'espèces) et densités relatives des cinq principales espèces (moyennes \pm écart-type calculées sur des données transformées en \log_{10})

Les lettres indiquent les différences significatives entre habitats ($P < 0,05$, test de Bonferroni post-hoc suivant une analyse de variance à un facteur (d'après Geslin *et al.*, soumis).

Références bibliographiques

- ANRAS L. & MIOSSEC G. (2006) *Les prés salés du littoral atlantique-Manche*. Forum des marais atlantiques, 20 p.
- BAKKER J. P., ESSELINK P., DIJKEMA K. S., VAN DUIJN P. W. E. & DE JONG D. J. (2002) Restoration of salt marshes in the Netherlands. *Hydrobiologia*, 478: 29-51.
- BEALE C. M. & MONAGHAN P. (2004) Human disturbance: people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology*, 41: 335-343.
- BEAUFILS M. (2001) *Avifaune de la baie du Mont-Saint-Michel 1979-1999 : enquête sur un site complexe*. Rapport GONm et SEPMB, 301 p.
- BIBBY C. J., BURGESS N. D., HILL D. A. & MUSTOE S. (2000) *Bird Census Techniques*. Academic Press INC, London,.
- BirdLife International (2004) *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife International (Conservation Series No. 12), Cambridge, UK:
- BLONDEL J. (1969) Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In LAMOTTE M. & BOURLIÈRE F. *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris : 97-151.
- BLONDEL J., FERRY C. & FROCHOT B. (1981) Point counts with unlimited distances. *Studies Avian Biology*, 6: 414-419.
- BLUMSTEIN D. T. (2003) Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *Journal of Wildlife Management*, 67: 852-857.
- BOORMAN L. A. (2003) *Saltmarsh Review. An overview of coastal saltmarshes, their dynamic and sensitivity characteristics for conservation and management*. Peterborough, JNCC Report, No. 334, 114 p.
- BOUCHARD V., TESSIER M., DIGAIRE F., VIVIER J.-P., VALÉRY L., GLOAGUEN J.-C. & LEFEUVRE J.-C. (2003) Sheep grazing as management tool in Western European saltmarshes. *Comptes Rendus Biologies*, 326: 148-157.
- BRADBURY U. & BRADTER U. (2004) Habitat associations of Yellow Wagtails *Motacilla flava flavissima* on lowland wet grassland. *Ibis*, 146: 241-246.
- BRIGAND L. & LE BERRE S. (2006) *Étude de fréquentation de l'archipel des îles Chausey*. Rapport Laboratoire Géomer, IUEM, université de Bretagne occidentale, Conservatoire du Littoral, Brest, 115 p.
- BROWN A. & ATKINSON P.W. (1996) Habitat association of coastal wintering passerines. *Bird Study*, 43: 188-200.
- BURGER J. (1981) The effect of human activity on birds at a coastal bay. *Biological Conservation*, 21: 231-241.

- CAMPREDON P. (1983) Sexe et âge ratios chez le Canard siffleur *Anas penelope* L. en période hivernale en Europe de l'Ouest. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 37 : 117-128.
- CARDONI D. A., ISACCH J.P., FANJUL M.E., ESCAPA M. & IRIBARNE O. O. (2011) Relationship between anthropogenic sewage discharge, marsh structure and bird assemblages in an SW Atlantic saltmarsh. *Marine Environmental Research*, 71: 122-130.
- COMBREAU O., FOUILLET P. & GUYOMARC'H J.-C. (1990) Contribution à l'étude du régime alimentaire et de la sélectivité des jeunes Cailles des blés (*Coturnix coturnix*) dans la baie du Mont-Saint-Michel. *Gibier Faune Sauvage*, 7 : 159-174.
- CONSTANT P., EYBERT M.-C. & LE GARFF B. (1994) *Conséquences des transformations de l'espace et des pratiques agricoles sur les populations d'oiseaux de la baie du Mont-Saint-Michel*. Rapport PIREN.
- DIERSCHKE J. (2002) Food preferences of Shorelarks *Eremophila alpestris*, Snow buntings *Plectrophenax nivalis* and Twits *Carduelis flavirostris* wintering in the Wadden Sea. *Bird Study*, 49:263-269.
- DIERSCHKE J. & BAIRLEIN F. (2004) Habitat selection of wintering passerines in salt marshes of the German Wadden Sea. *Journal of Ornithology*, 145: 48-58.
- DOODY J. P. (2008) *Saltmarsh conservation, management and restoration*; Series: Coastal Systems and Continental Margins (closed), Vol. 12, Springer, Dusseldorf, 217 p.
- EYBERT M.-C., TEIXEIRA A. M., ALLANO L., BONNET P. & CONSTANT P. (1989) *Wintering passerine communities of some European atlantic coastal areas*. Third Intern. Wetlands conf. (MNH, LSNM, éd.), Rennes.
- EYBERT M.-C., GESLIN T., LE DREAN-QUENEC'H DU S. & SCHRICKE V. (1999) *Projet de « rétablissement du caractère maritime du Mont-Saint-Michel. Étude de l'avifaune »*. Rapport final. Vol.1, 78 p.
- EYBERT M.-C., LUGHINBÜL Y. RADUREAU A. (2006) *Usages et biodiversité « Programme National GIS Biodiversité » 2003-2006: Le cas des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel*. Université de Rennes 1, 87 p.
- EYBERT M.-C. (2008) La Gorgebleue à miroir. In MARCHADOUR B. & SECHET E. (coord.). *Avifaune prioritaire en Pays-de-la-Loire*. Coordination régionale LPO Pays-de-la-Loire, Conseil régional des Pays-de-la-Loire : 152-153.
- FERNANDEZ-JURICIC E. & JIMENEZ M. D. (2001) Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: implications for park design. *Environmental Conservation*, 28: 263-269.
- FERRY C. & FROCHOT B. (1958) Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *Revue d'écologie (La Terre et la Vie)*, 2 : 85-102.
- FRID A. & DILL L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Biology*, 6, 16 p.

- GEORGES A., EYBERT M.-C., PETILLON J., RADUREAU A. (2006) *Une biodiversité façonnée par les activités humaines : le cas des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel*. Colloque « Le réveil du Dodo », MNHN Paris.
- GEROUDET P. (1992) Les classes d'âge (1989-1990) et les comportements juvéniles chez les Goélands leucophées *Larus cachinnans* du Léman. *Nos Oiseaux*, 41 : 397-403.
- GESLIN T., EYBERT M.-C. & RADUREAU A. (2006) Influence of natural and anthropic perturbations on the distribution of salt marsh breeding birds in the Mont-Saint-Michel bay. *Cahiers de Biologie marine*, 47: 23-30.
- GESLIN T., PÉTILLON J., SCHRICKE V. & EYBERT M.-C. (soumis) Impact of habitat structure and prey resources on the distribution of salt-marsh breeding birds.
- GILLINGS S. & FULLER R. J. (2001) Habitat selection by Skylarks *Alauda arvensis* wintering in Britain in 1997/98. *Bird Study*, 48: 293-307.
- GLUE D. (1971) Saltmarsh reclamation stages and their associated bird life. *Bird Study*, 18: 187-198.
- GREENHALG M. E. (1971) The breeding bird communities of Lancashire saltmarsh. *Bird Study*, 18: 199-212.
- HANSEN O. J. (1982) Evaluation of some methods for censusing larid populations. *Ornis Scand.*, 13: 183-188.
- HARRIS M. P. (1962) Difficulties in the ageing of the Herring Gull and Lesser Black-backed Gull. *Bird Study*, 9: 100-103.
- International Bird Census Committee (1969) Recommendation for an international standard for a mapping method in bird census work. *Bird Study*, 16: 248-255.
- JACOBS J. (1974) Quantitative measurement of food selection, a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, 14: 413-417.
- JARVIS P. J. (2005) Reactions of animals to human disturbance, with particular reference to flight initiation distance. *Recent Res. Devel. Ecol.*, 3: 1-20.
- JIGUET F (2009) *Les résultats nationaux du programme STOC de 1989 à 2009*. www2.mnhn.fr/vigie-nature
- JOYEUX (2001) Les prés salés de la baie de l'Aiguillon. In DRÈVÈS L. & CHAUSSEPIED M. (éd.) *Restauration des écosystèmes côtiers*. Actes de colloque (2000), Brest : 143-152.
- KALEJTA-SUMMERS B. (1997) Diet and habitat preferences of wintering passerines on the Taff/Ely saltmarshes. *Bird Study*, 44: 367-373.
- KELLER V. (1996) Effects and management of disturbance of waterbirds by human recreational activities: a review. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 13: 1039-1047.
- KERSTEN M., RAPPOLDT C. & SMIT C. (1981) Over de nauwkeurigheid van wadvogeltellingen. *Limosa*, 54: 37-46.

- LAFFAILLE P., PÉTILLON J., PARLIER E., VALÉRY L., YSNEL F., RADUREAU A., FEUNTEUN É. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine, coastal and shelf science*, 65: 739-746.
- LAURSEN K. & KAHLERT J. & FRIKKE J. (2005) Factors affecting escape distance of staging waterbirds. *Wildlife Biology*, 11: 13-19.
- LE CORRE N. (2008) Le dérangement de l'avifaune : état des lieux d'une problématique devenue incontournable sur les espaces naturels protégés de Bretagne. *Actes du colloque international pluridisciplinaire « Le littoral : subir, dire, agir »*, Lille, France, 16-17-18 janvier 2008, 13 p.
- LE CORRE N. (2009) *Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux*. thèse, université de Bretagne occidentale (UBO). Brest, 537 p.
- LEBERER S. (2007) *Outils d'aide à la gestion de la fréquentation dans les îles par la mise en place d'observatoires*. Thèse, université de Brest UMR 6554 Géomer.
- LEFEUVRE J.-C., BOUCHARD V., FEUNTEUN E., GRARE S., LAFFAILLE P. & RADUREAU A. (2000) European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont-Saint-Michel bay, France. *Wetland Ecology and Management*, 8: 147-161.
- LEFEUVRE J.-C., LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., BOUCHARD V. & RADUREAU A. (2003) Biodiversity in salt marshes : from patrimonial value to ecosystem functioning. The case of the Mont-Saint-Michel bay. *Comptes Rendus Biologies*, 326: S125-131.
- LEPORT L., BAUDRY J., RADUREAU A. & BOUCHEREAU A. (2006) Biochemical traits related to the adaptation to salinity of *Elytrigia pycnantha*, an invasive plant of the Mont-Saint-Michel bay: 31-38. In FEUNTEUN É. & MIRAMAND P. (eds.) Colloquium Ecological functioning of saltmarsh estuarine systems and human societies. *Cah. Biol. Mar.*, 47: 1-130.
- MEUNIER F. & JOYEUX E. (2003) *Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon 2004-2008*. ONCFS/LPO, 164 p.
- MITSCH W. J. & GOSSELINK J.-G. (1986) *Wetlands*. 1st ed., New-York, Van Nostrand Reinhold Compagny, 537 p.
- MOLLER H. S. (1975) Danish salt-marsh communities of breeding birds in relation to different types of management. *Ornis scandinavica*, 6: 125-133.
- PATONNIER M.-P. (2000) *Le dérangement de la faune sauvage par les activités de loisirs. Synthèse bibliographique*. Office national de la chasse et de la faune sauvage, 18 p.
- PÉTILLON J. (2005) *Évolutions structurales, conservatoires et fonctionnelles de marais salés envahis par le Chiendent*. thèse, université de Rennes 1, 171 p.

- PÉTILLON J., YSNEL F., CANARD A. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Impact of invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: responses of spider population. *Biological Conservation*, 126: 103-117.
- PLATTEEUW M. & HENKENS R. (1997) Possible impacts of disturbance to waterbirds: individuals, carrying capacity and populations. *Wildfowl*, 48: 225-236.
- QUEMMERAI-AMICE G. (éd) (2010). *Sternes de Bretagne 2009 – Rapport de l’Observatoire régional des oiseaux marins en Bretagne*. LIFE Nature « Conservation de la Sterne de Dougall en Bretagne », Bretagne Vivante, 57 p.
- RAINE A. F., SOWTER D. J., BROWNAND A. F., SUTHERLAND W. J. (2006) Migration patterns of two populations of Twite *Carduelis flavirostris* in Britain. *Ringling & Migration*, 23: 45-52.
- RAPPOLD C., KERSTEN M. & SMIT C. (1985) Errors in large-scale shorebirds counts. *Ardea*, 73: 13-24.
- ROBLEDANO F., ESTEVE M. A., FARINÓS P, CARRENÖ M. F & MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ J. (2010) Terrestrial birds as indicators of agricultural-induced changes and associated loss in conservation value of Mediterranean wetlands. *Ecological Indicators*, 10: 274–286.
- ROCAMORA G. & YEATMAN-BERTHELOT D. (1999) *Oiseaux menacés et à surveiller en France. Listes rouges et recherche de priorités. Populations. Tendances. Menaces. Conservation*. Société d’études ornithologiques de France/Ligue pour la protection des oiseaux, 560 p.
- SCHRICKE V. (1983) *Distribution spatio-temporelle des populations d’Anatidés en transit et en hivernage en baie du Mont-Saint-Michel, en relation avec les activités humaines*. Thèse doctorat, université Rennes 1, 299 p.
- SCHRICKE V. (2004) Les aménagements de la réserve de chasse maritime de la baie du Mont-Saint-Michel : bilan du suivi ornithologique et botanique. *ONCFS Rapport Scientifique* : 60-64.
- SIBLET J.-P. (2004) Sterne pierregarin *Sterna hirundo*. in CADIOU B., PONS J.-M. & YÉSOU P. (éd.), *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Biotope, Meze : 162-168.
- SMIT C. J. & VISSER G. J. M. (1993). Effects of disturbance on shorebirds: a summary of existing knowledge from the Dutch Wadden Sea and Delta area. *WSG Bulletin*, 68: 6-19.
- SOUZA J. A. & MARTINEZ LAGO M. (2009) Composición, dinámica y preferencias de hábitat de la avifauna invernante en la marisma litoral de Baldaio (A Coruña). *A Carriza*, 4 : 1-19.
- SUEUR F. (1989) Mise au point sur la variabilité des recensements aviens en baie de Somme. *L’Avocette*, 13 : 15-21.

- SUEUR F. (1993) *Stratégies d'utilisation de l'espace et des ressources trophiques par les laridés sur le littoral picard*. Thèse doctorat sciences biologiques (écologie), université Rennes 1, 119 p.
- TAMISIER A. & PRADEL R. (1992) Analyse statistique de l'habitat hivernal diurne du Canard siffleur *Anas penelope* L. en Camargue. Perspectives de gestion. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 47 : 135-150.
- TOEPFER S. & STUBBE M. (2001) Territory density of the Skylark *Alauda arvensis* in relation to field vegetation in central Germany; *Journal für Ornithologie*, 142: 184-194.
- TRIPLET P. (1998) La distance d'envol, un indicateur de dérangements : l'exemple de quelques espèces d'oiseaux en milieu estuarien. *Alauda*, 66: 199-206.
- TRIPLET P. & SCHRICKE V. (1998) Les facteurs de dérangement des oiseaux d'eau: synthèse bibliographique des études abordant ce thème en France. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse*, 235 : 20-27.
- TRIPLET P., URBAN, M. & AULERT C. (2002) Adaptation de la réponse de l'huîtrier pie *Haematopus ostralegus* aux dérangements liés à des activités humaines en estuaire Seine. *Alauda* 70 : 393-397.
- TRIPLET P., MÉQUIN N. & SUEUR F. (2007). Prendre en compte la distance d'envol n'est pas suffisant pour assurer la quiétude des oiseaux en milieu littoral. *Alauda*, 75 : 237-242.
- TRIPLET P., SOURNIA A., JOYEUX E. & LE DREAN-QUENEC'H DU S. (2003) Activités humaines et dérangements : l'exemple des oiseaux d'eau. *Alauda* 71 : 305-316.
- UICN, MNHN (2008) *Liste rouge des espèces menacées en France. Oiseaux nicheurs de France métropolitaine*.
http://www.uicn.fr/IMG/pdf/Dossier_presse_Liste_rouge_oiseaux_nicheurs-de-metropole.pdf
- VALÉRY L., BOUCHARD V. & LEFEUVRE J.-C. (2004) Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands*, 24: 268-276.
- VALÉRY L. (2010) Évolution naturelle et anthropique des marais salés : conséquences fonctionnelles. In, *Rôle des marais salés dans le fonctionnement des baies*, Académie d'agriculture de France, séance du 10 novembre.
- VALÉRY L., RADUREAU A. & LEFEUVRE J.-C. (2010) Zones Humides Infos, n° 71, 1^{er} trimestre 2011 : 11-12.
- WATKINSON A. R., GILL J. A. & HULME M. (2004) Flying in the face of climate change: a review of climate change, past, present and future. *Ibis*, 146 (Suppl.1): S4-10.
- WIENS J.A. (1989) *The ecology of bird communities*. Volume 1. *Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge, 539 p.
- WILLIAMSON P. (1967) A bird community of accreting sand dunes and salt marsh. *Bird Study*, 60: 147-157.

Chapitre VII : Mettre en place des études appliquées

- Dérangement de l'avifaune : croiser étude de fréquentation et suivi naturaliste dans le cadre d'un outil d'aide à la gestion 407
Nicolas LE CORRE, Louis BRIGAND, Guillaume GÉLINAUD & Solemn LE BERRE
- Établir une enquête fréquentation : l'exemple de la réserve naturelle nationale de la baie de Somme 449
Faustine SIMON
- Définir, analyser et prendre en compte les dérangements dans la gestion d'un site 459
Patrick TRIPLET, Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU & Faustine SIMON
- Déterminer les réactions aux dérangements chez les anatidés 475
Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE, Maud POISBLEAU & Daphné DURANT
- Les modèles comportementaux appliqués aux oiseaux côtiers 479
Richard STILLMAN & John GOSS-CUSTARD
- Données requises pour l'utilisation du modèle MORPH 519
Stéphanie VILAIN

Dérangement de l'avifaune : croiser étude de fréquentation et suivi naturaliste dans le cadre d'un outil d'aide à la gestion

**Nicolas LE CORRE, Louis BRIGAND,
Guillaume GÉLINAUD & Solenn LE BERRE**

Introduction

Territoire fragile et controversé, le littoral français est devenu en moins d'un siècle le lieu d'une extraordinaire concentration des populations et des activités humaines, ce qui se traduit par des pressions, notamment physiques, sur les milieux naturels (IFEN, 2007). Paradoxalement, on constate, dans le même temps, que jamais la nature n'a connu un tel succès, un tel engouement de la part des Français¹. Ce succès est bien évidemment indissociable de l'essor du tourisme de masse, des activités de pleine nature et de l'attrait pour les espaces naturels. Les visiteurs recherchent désormais le dépaysement et l'authenticité au travers du spectacle de paysages préservés et d'une nature jugée « sauvage » (Brigand *et al.*, 2008). En témoignent les 30 millions de visiteurs qui fréquentent annuellement les sites du Conservatoire du littoral (Michel, 2005). Désormais aménagés par de nombreux points d'accès et réseaux de sentiers de randonnée, équipés d'observatoires, de panneaux signalétiques, de cales de débarquement, les espaces naturels sont devenus de véritables vecteurs de la valorisation touristique et économique des territoires. Si cette mise en valeur est tout à fait louable, elle a pour corollaire une accessibilité, une diffusion et une mobilité de plus en plus importantes des hommes sur l'ensemble des milieux naturels, y compris sur des espaces sensibles d'un point de vue écologique. Aussi, les hommes, par leurs activités récréatives, sportives, touristiques mais aussi professionnelles, sont à l'origine de concurrences territoriales accrues avec les populations d'oiseaux sauvages. De nombreuses synthèses sur le sujet mettent ainsi

¹ Quelques chiffres permettent d'apprécier ce succès : en France, on estime que 6 millions de personnes fréquentent annuellement les sept parcs nationaux (IFEN, 2002), 200 000 les réserves naturelles régionales (Réserves naturelles de France, 2003), 5 millions les réserves naturelles de France (Réserves naturelles de France), 60 millions les forêts françaises.

en évidence que le dérangement de l'avifaune constitue, pour certaines espèces d'oiseaux rares et/ou menacées, un facteur pouvant agir sur la dynamique de leurs populations et leur état de conservation (Platteeuw et Hekkens, 1997 ; Frid et Dill, 2002 ; Triplet *et al.*, 2003 ; Blanc *et al.*, 2006). Le dérangement pose aujourd'hui la question de la compatibilité entre la croissance de la fréquentation humaine et la conservation des populations d'oiseaux d'intérêt patrimonial. En France, cette question est d'autant plus importante que les sites ornithologiques protégés (littoraux ou non) sont souvent ouverts au public. C'est le cas, par exemple, de la plupart des sites du Conservatoire du littoral, des sites Natura 2000, des espaces naturels sensibles des départements, mais également de certaines réserves naturelles nationales (Le Corre, 2009).

La gestion du dérangement de l'avifaune pose, pour les gestionnaires de sites naturels, un double problème. Elle nécessite, d'une part, que ces derniers maîtrisent et appliquent des méthodologies pointues issues des sciences liées à la biologie pour savoir si les sites naturels répondent ou non (malgré la présence humaine) aux exigences écologiques des espèces et notamment des espèces dérangées. Les méthodologies et les développements relatifs à certains de ces aspects sont abordés dans ce manuel. La gestion du dérangement implique, d'autre part, que les gestionnaires acquièrent des connaissances spécifiques sur la nature et les caractéristiques des activités humaines présentes sur les sites qui peuvent être de potentielles sources de dérangements. Or, on constate que si les observations et les suivis naturalistes sont une tradition de longue date (Legg & Nagy, 2006), notamment dans les aires protégées, les suivis systématiques de la fréquentation humaine sont en revanche rares et le plus souvent succincts (Loomis, 2000 ; Gätje *et al.*, 2002 ; Muhar *et al.*, 2002, Le Corre, 2009 ; Le Corre *et al.*, 2009). Pourtant, les réponses à apporter au dérangement de l'avifaune passent aussi par une bonne connaissance et une gestion des activités humaines présentes sur les sites. Muhar *et al.* (2002) constatent ainsi, en Europe, un fossé entre l'importance que représentent le tourisme et les loisirs pour le public et les moyens mis en œuvre afin de les appréhender et de les gérer, notamment dans les aires protégées.

Nous proposons, dans ce chapitre, d'aborder la thématique du dérangement de l'avifaune sous l'angle à ce jour peu courant des sciences sociales. Ainsi, la première partie met en évidence les bénéfices que pourraient tirer les gestionnaires de la mise en place d'une étude de fréquentation sur leur site. Cette réflexion s'appuie notamment sur une étude de cas appliquée à la problématique du dérangement de l'avifaune sur le site Natura 2000 de

la Petite-Mer de Gâvres (département du Morbihan, région Bretagne). Nous verrons, dans une deuxième partie, comment les données humaines qui ont été produites peuvent être croisées avec des données ornithologiques dans le cadre d'un outil d'aide à la gestion du dérangement des oiseaux d'eau.

L'étude de fréquentation : les principes généraux

Pourquoi mettre en œuvre une étude de fréquentation humaine sur les sites ornithologiques ?

Les suivis environnementaux (« *conservation monitoring* » en anglais) sont des outils largement utilisés par les gestionnaires des sites naturels afin de suivre et de qualifier les évolutions relatives aux milieux et/ou aux espèces (Legg & Nagy, 2006). Ces suivis font d'ailleurs très souvent partie intégrante de la gestion de ces espaces, notamment parce qu'il est nécessaire de juger de l'état écologique des espèces menacées pour évaluer l'efficacité des mesures mises en œuvre sur le terrain (Cessford & Burns, 2008). L'existence même de ces suivis, considérée sous l'angle de l'écologie, n'est pas remise en cause. Dans le cas précis du dérangement de l'avifaune, on constate ainsi que la très grande majorité des études actuelles émanent des sciences de l'environnement (Le Corre, 2009). En revanche, on constate également que les études et les suivis relatifs à la fréquentation humaine et à ses aspects socio-économiques (« *visitor monitoring* » en anglais) font rarement partie intégrante de ces programmes et de ces études (Loomis, 2000 ; Gätje *et al.*, 2002 ; Mathevet & Mauchamps, 2005 ; Cessford & Burns, 2008 ; Mathevet & Poulin, 2006)². Il est vrai que la seule prise en compte du « phénomène social » des interactions hommes/oiseaux dans ses aspects historiques, sociologiques ou géographiques ne peut suffire à mesurer les conséquences du dérangement sur l'avifaune. Mais inversement, en se focalisant essentiellement sur les aspects biologiques, le risque est grand de ne pas cerner la problématique dans sa globalité (*figure 1*). Ceci est d'autant plus vrai dans les espaces protégés où la finalité de l'action (notamment dans le cas du dérangement) est la gestion des activités humaines présentes sur les sites.

² Muhar *et al.* (2002) et Cessford & Burns (2008) mettent en évidence que, dans la plupart des pays européens, les suivis de la fréquentation humaine sont rares et, lorsqu'ils existent, ils sont le plus souvent organisés dans une base de données *ad hoc* sans réelle planification. D'ailleurs, ces suivis peuvent parfois se résumer à de simples comptages improvisés sur une journée et sont ensuite extrapolés, puis utilisés pour définir des mesures de gestion sans tenir compte d'un étalonnage ou des limites de la méthodologie. Cessford & Burns (2008) vont plus loin en soulignant que ces actions peuvent être trompeuses voire pernicieuses, d'une part, parce qu'elles ne suffisent pas à mettre en évidence des changements potentiels et, d'autre part et surtout, parce qu'elles créent l'illusion que quelque chose d'utile a été réalisé.

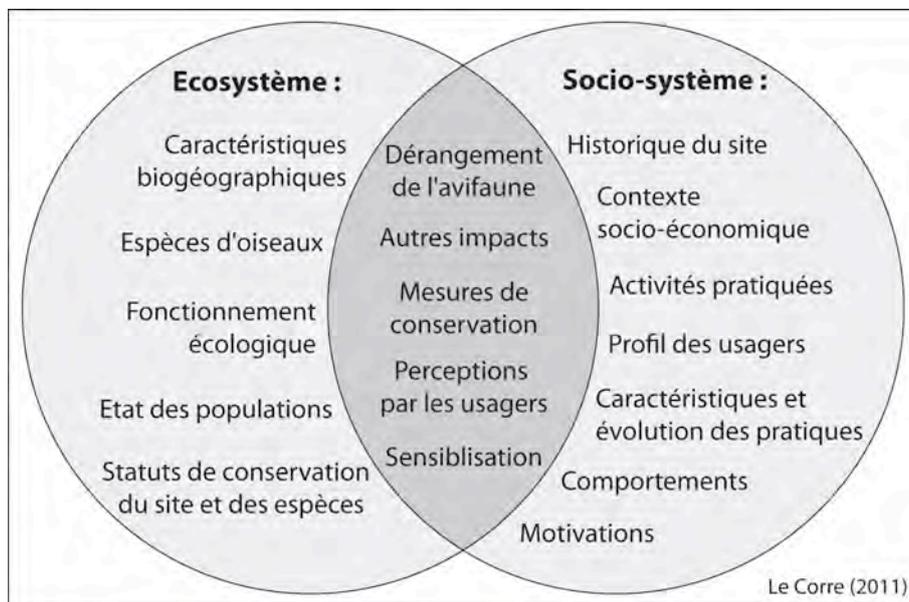


Figure 1 : le dérangement de l'avifaune : une problématique nécessaire croisée

Dans cette optique, les apports potentiels d'un suivi de la fréquentation paraissent non négligeables. Les approches quantitatives, qualitatives, comportementales, mais aussi spatiales peuvent être développées afin de caractériser la fréquentation en interaction avec l'avifaune, évaluer ses évolutions passées, estimer ses tendances futures, analyser son organisation dans l'espace et dans le temps (Brigand *et al.*, 2008).

À une grande échelle, par exemple, l'étude et la gestion des flux de visiteurs sur les sites naturels sont peu abordées. Pourtant, comment peut-on comprendre finement le dérangement si on n'étudie pas les variations spatiales et temporelles des activités humaines *in situ* ? Étudier les flux de visiteurs et leur répartition spatiale sur les sites, c'est pourtant répondre à un certain nombre de questions qui semblent incontournables dans la gestion du dérangement de l'avifaune :

- qui sont les visiteurs ?
- comment viennent-ils sur les sites ?
- quels accès utilisent-ils ?
- quels sont les itinéraires empruntés et avec quelle fréquence ?
- existe-t-il des parties du site plus fréquentées que d'autres et pourquoi ?

- etc.

L'étude comportementale des visiteurs sur les sites est également peu abordée alors que les spécialistes actuels du dérangement le font très bien pour les oiseaux. Elle doit permettre de répondre à un certain nombre de questions complémentaires :

- quelles sont les différentes activités (récréatives, touristiques, professionnelles) présentes sur le site ?
- comment se pratiquent-elles en fonction des mois de l'année, des jours de la semaine, des heures de la journée ?
- quelles sont les territoires propres à chaque activité que l'on peut identifier ?
- comment se structurent-ils ?
- comment évoluent-ils dans le temps ?
- y a-t-il un cumul des activités sur les sites ?
- peut-on identifier différents comportements chez les pratiquants d'une même activité ?
- quels sont les différents facteurs pouvant conditionner le comportement d'un usager sur un site ?
- etc.

Enfin, l'étude de la perception qu'ont les usagers de leur environnement (perception de leurs propres impacts sur les oiseaux, perception de la réglementation d'un site) est un champ d'investigation pratiquement inexploré malgré ses potentialités et son intérêt. Sur ces aspects, les questions sont nombreuses :

- quelles sont les raisons qui poussent les usagers à fréquenter un site ornithologique ?
- ont-ils conscience que leur présence peut être problématique pour l'avifaune locale ?
- ont-ils simplement conscience qu'il y a des oiseaux sur le site qu'ils visitent ?
- connaissent-ils la notion de dérangement de l'avifaune ?
- qu'en pensent-ils ?
- estiment-ils avoir un comportement adapté à la présence des oiseaux sur les sites ?

- comment sensibiliser les publics en fonction de leurs connaissances sur le sujet ?
- etc.

Répondre à l'ensemble de ces questions, c'est produire de l'information directement mobilisable et opérationnelle pour les structures gestionnaires dans le cadre d'une gestion efficace de leur site (Gätje *et al.*, 2002 ; Hinterberger *et al.*, 2002 ; Cole & Daniel, 2003). La finalité des informations produites dans le cadre d'une étude de fréquentation peut être multiple (Cessford & Muhar, 2003) et dépend des objectifs qui ont été clairement fixés préalablement (Cessford & Burns, 2008). Dans le cas précis du dérangement de l'avifaune, les informations produites permettent de :

- identifier précisément, en fonction du niveau de fréquentation et de la localisation des populations d'oiseaux, les zones les plus sensibles,
- isoler ces zones en contrôlant et orientant les flux de visiteurs en fonction du réseau de sentiers ou des zones de moindre risque (sur l'estran où la mise en place de sentiers est impossible),
- identifier puis réglementer les comportements et/ou les activités non compatibles avec la présence des populations d'oiseaux,
- s'assurer que les visiteurs respectent bien la réglementation du site,
- mieux informer et sensibiliser les usagers sur les enjeux de conservation en fonction des groupes d'usagers considérés,
- trouver un équilibre entre la qualité de la visite ressentie par les usagers lors de la pratique de leur activité sur le site et l'enjeu de conservation des populations d'oiseaux,
- etc.

Comment mettre en œuvre une étude de fréquentation ? L'exemple du site Natura 2000 de la Petite-Mer de Gâvres

Une problématique commune à de nombreux sites littoraux

Les synthèses générales relatives à la mise en œuvre d'une étude de fréquentation existent (Booth & Mackay, 2007 ; Cessford & Muhar, 2003 ; Eagles & Buteau-Duitschaeffer, 2009 ; Muhar *et al.*, 2002) mais présentent l'inconvénient d'être théoriques et non centrées sur la problématique du dérangement de l'avifaune, ce qui limite leur intérêt pour le présent ouvrage. Aussi, nous avons fait le choix, dans cette deuxième partie, de présenter une démarche concrète mise en œuvre sur une zone humide littorale française afin d'étudier les interactions entre les hommes et les oiseaux. Cette étude de

fréquentation s'appuie sur une méthodologie et des techniques largement testées, notamment par le laboratoire de géographie Géomer (Brigand & Le Berre, 2006a ; 2007a ; 2007b ; Le Berre, 2008 ; Peuziat, 2005 ; Le Berre *et al.*, 2009 ; 2010 ; Le Corre, 2009). Il est nécessaire de signaler que si ces dernières peuvent être exportées, en revanche, elles nécessitent vraisemblablement des adaptations plus ou moins importantes du fait des enjeux, des caractéristiques géographiques et de la fréquentation humaine qui sont propres à chaque site littoral.

Située sur le littoral morbihannais, la Petite-Mer de Gâvres est une large lagune de 566 hectares d'estran sablo-vaseux (5 kilomètres de long sur 1 kilomètre de large), ouverte sur la mer et bordée par des prés-salés dans sa moitié est (*figure 2*). Elle se vide et se remplit entièrement deux fois par jour au rythme des marées (marnage moyen de 2 mètres). Par ses caractéristiques géomorphologiques et écologiques, elle représente un site ornithologique majeur à l'échelle régionale et nationale avec 34 espèces d'oiseaux d'eau inventoriées (Le Dréan-Quénec'hdu & Mahéo, 2003). Elle constitue, en outre, un site d'importance internationale pour l'hivernage de la Bernache cravant *Branta bernicla*, du grand Gravelot *Charadrius hiaticula* et du Bécasseau sanderling *Calidris alba*.

Longtemps isolée du fait de la présence militaire (le site a été pendant plus d'un siècle un site national d'essais de tirs), la Petite-Mer de Gâvres est aujourd'hui librement fréquentée par le public. De 2004 à 2009, le laboratoire de géographie Géomer (UMR LETG 6554, CNRS), la Réserve naturelle des marais de Séné et la DREAL Bretagne collaborent afin de mener une expertise sur un site où peu d'informations existent sur le fonctionnement à la fois écologique (notamment ornithologique) mais aussi social et humain. Or, se pose, ici, la question de l'avenir dans la mesure où la présence militaire disparaît progressivement et que la pression humaine non militaire tend à augmenter. Cette tendance est clairement visible avec le développement récent des activités balnéaires en période estivale ou encore l'apparition d'une pratique désormais régulière de kitesurf et de windsurf sur le plan d'eau de la lagune, tout au long de l'année. Ces activités nautiques posent, pour l'opérateur Natura 2000 local, un problème spécifique puisqu'elles se pratiquent au cœur de la zone de protection spéciale (ZPS). Pour la DREAL Bretagne, le choix de ce site se justifie donc par la nécessité d'obtenir des informations pertinentes dans le cadre d'une évaluation d'incidence Natura 2000. Pour le laboratoire Géomer et la Réserve naturelle de Séné, il offre l'opportunité d'une recherche-action permettant de développer une approche pluridisciplinaire de la problématique du dérangement

de l'avifaune avec des questionnements croisés dans le champ des sciences sociales et environnementales.

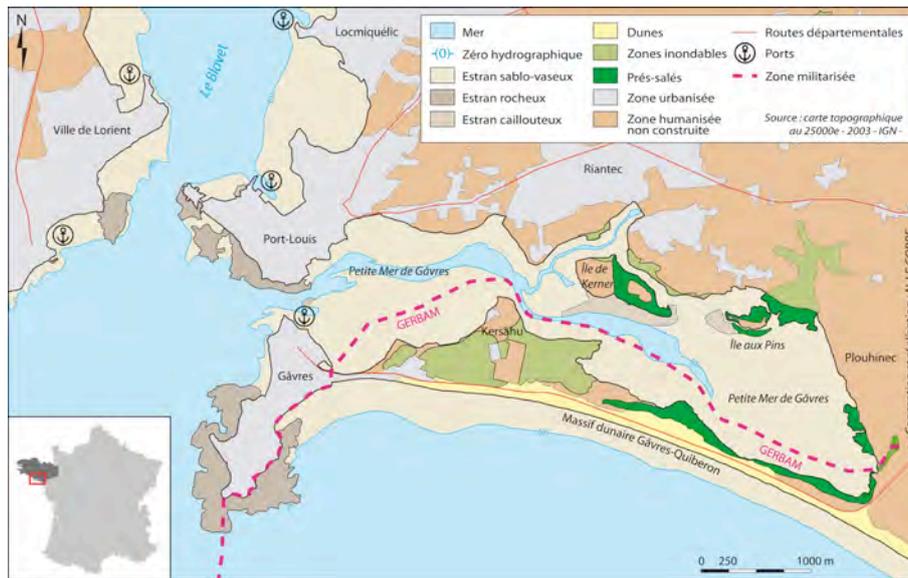


Figure 2 : le site de la Petite-Mer de Gâvres

Bien que possédant ses caractéristiques propres, la Petite-Mer de Gâvres n'en présente pas moins un contexte largement similaire à de nombreuses aires protégées littorales :

- l'absence d'un vrai cadre juridique national permettant de réglementer les « perturbations » sur les sites (cf. L. 411-1 du Code de l'environnement) (Le Corre, 2009),
- un opérateur Natura 2000 dans l'obligation d'évaluer l'incidence des activités humaines présentes sur les sites Natura 2000 et notamment sur les ZPS,
- peu d'informations ou des informations partielles sur la fréquentation humaine du site,
- des données naturalistes souvent plus abondantes (inventaires, éventuellement suivis environnementaux), mais non reliées directement à des données de fréquentation,
- une structure gestionnaire confrontée à une problématique de dérangement de l'avifaune qui s'avère complexe et dont les impacts sur le moyen et le long terme sont difficiles à cerner,

- une structure gestionnaire démunie devant l'absence de cadre méthodologique simple et opérationnel pour gérer les interactions entre les activités humaines et les oiseaux.

La méthodologie de l'étude de fréquentation : approches quantitative, qualitative et comportementale

La première phase du travail consiste à établir un diagnostic précis de la fréquentation humaine. À partir de sept interrogations, combien, où, quand, qui, quoi, pourquoi, comment, les géographes s'attachent à caractériser la fréquentation, à analyser son organisation dans l'espace et dans le temps, et à comprendre les relations qu'entretiennent les usagers avec les lieux qu'ils fréquentent et les oiseaux avec lesquels ils interagissent (figure 3). Dans cette démarche, une attention toute particulière a été portée à la production d'informations spatialisées afin de déterminer les territoires respectifs de chaque groupe d'usagers.

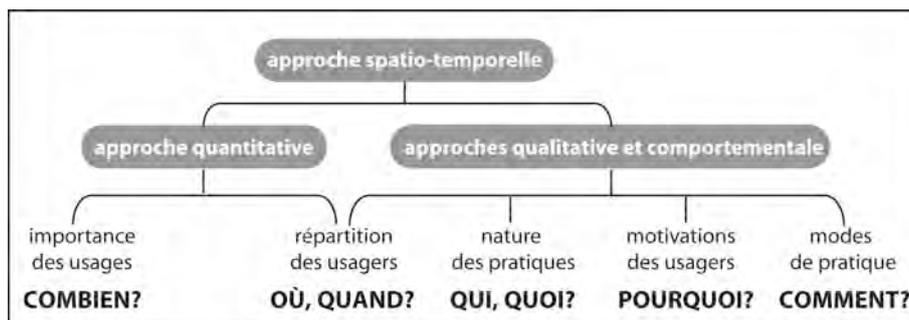


Figure 3 : les principes théoriques de l'étude de fréquentation (source : Peuziat, 2005 ; Le Berre, 2008)

Pour ce faire, trois approches complémentaires sont développées : quantitative, qualitative et comportementale.

L'approche quantitative

L'approche quantitative permet de recueillir des données chiffrées sur différentes facettes de la fréquentation. Dans notre cas, trois catégories de comptages ont été distinguées :

- les comptages visant à identifier et à hiérarchiser les accès généraux au site et les accès à l'estrans empruntés par les usagers,
- les comptages visant à évaluer le niveau de fréquentation des sentiers sur tout le pourtour du site. Quatorze tronçons de sentiers « cohérents » ont été

identifiés, représentant un total de 10,8 kilomètres (chaque tronçon étant placé entre deux points d'accès).

- des comptages spécifiques visant à quantifier les activités humaines utilisant la lagune proprement dite (hors sentier), c'est-à-dire principalement le nombre de pêcheurs à pied sur l'estran à basse mer et le nombre de pratiquants d'activités nautiques sur le plan d'eau à pleine mer.

Muni d'une fiche de comptage standardisée, chaque observateur est responsable d'un ou plusieurs sentiers et d'une ou plusieurs zones à surveiller. Les fiches permettent de déterminer et de quantifier chaque activité humaine (y compris les chiens en laisse ou en liberté ou toutes autres sources potentielles de dérangement) selon les créneaux horaires de la journée. Chaque journée est divisée en créneaux horaires d'une heure.

L'approche quantitative est complétée, systématiquement, par une cartographie en temps réel de la fréquentation. Des instantanés cartographiques, réalisés toutes les heures de la journée, sont réalisés sur des orthophotoplans. Véritables photographies de la fréquentation, ils permettent d'identifier et de localiser précisément toutes les activités humaines selon une typologie adaptée (promeneurs, chiens, cyclistes, pêcheurs, kitesurfers, etc.) ; leur comportement et leur déplacement y sont détaillés pendant toute la journée d'observation.

L'ensemble des informations récoltées est intégré et structuré dans une base de données numérique pour la donnée chiffrée (type Excel ou Access) et dans un système d'information géographique (SIG) pour la donnée spatialisée (21 486 points numérisés au total sur la Petite-Mer de Gâvres, chaque point représentant une activité humaine). Trois types d'informations sont essentiels pour structurer les bases qui représentent les principales entrées pour traiter les données : la catégorisation des activités humaines, les dates d'observation, les conditions de l'observation (beau temps, mauvais temps, coefficient de marée, etc.).

L'approche qualitative

L'approche qualitative vise à appréhender la dimension sociologique de la fréquentation. Dans notre cas, celle-ci se fonde sur des entretiens semi-directifs³ ainsi que sur des questionnaires⁴. Le mode semi-directif permet de

³ . L'entretien est « une technique de collecte d'informations orales, un événement de parole qui se produit dans une situation d'interaction sociale entre un enquêteur et un enquêté » (Savarese, 2006).

centrer le discours des personnes interrogées autour de différents thèmes définis au préalable par les enquêteurs (Savarese, 2006). Les questionnaires se présentent généralement sous forme de listes de questions fermées (un nombre prédéterminé de modalités de réponses est proposé à l'enquêté) enrichies de quelques questions ouvertes (réponses libres). L'élaboration d'une enquête par questionnaire en géographie de l'environnement demande une attention et une vigilance particulières comme le rappelle Goeldner-Gianella et Humain-Lamoure (2010). Ainsi, plusieurs difficultés méthodologiques nécessitent être dépassées avant et après enquête. De façon très générale, il importe de :

- réfléchir aux moyens d'optimiser la pertinence statistique de l'enquête et la bonne représentativité des résultats. « On crée donc le plus souvent un échantillon où le hasard est reconstitué empiriquement en interrogeant *in situ*, par exemple, un passant sur sept ou un sur trois ou toutes les personnes rencontrées lors d'un itinéraire prédéfini à l'avance » (Goeldner-Gianella & Humain-Lamoure, 2010),
- interroger un échantillon de personnes conséquent pour une analyse statistique significative. Il est notamment important de faire varier les jours et les heures d'enquête pour éviter de sur- ou sous-représenter trop fortement tel ou tel type d'usager,
- formuler de façon pertinente mais neutre les questions est essentielle. Ces dernières ne doivent pas faire appel à des réponses automatiques ou orientées.
- s'assurer de poser des questions qui sont bien dans le cœur du sujet mais en utilisant un vocabulaire approprié (non-expert) en fonction des publics visés,
- rester vigilant quant à l'interprétation des résultats obtenus et à leur généralisation « dans la mesure où il n'est pas toujours possible de connaître avec certitude la représentativité de l'échantillon ou de calculer des intervalles de confiance » (Goeldner-Gianella & Humain-Lamoure, 2010),
- etc.

Bien qu'ils diffèrent nécessairement d'un groupe d'usagers à un autre, l'enquête par questionnaire et les entretiens sont élaborés de manière à répondre à six objectifs :

1. connaître le profil général des usagers (caractéristiques sociogéographiques, âge, etc.),
2. cerner précisément les usages et les pratiques présents sur les sites,

⁴ Le questionnaire est « une technique d'élaboration et de collecte de données chiffrées. Il prend la forme d'une série de questions rédigées et préétablies » (Savarese, 2006).

3. comprendre les rapports que les usagers entretiennent avec les sites (leurs motivations, leurs attentes, leur perception des lieux, leur perception de la fréquentation),
4. évaluer leur degré de sensibilité à l'environnement en général,
5. apprécier leur degré de connaissance sur l'avifaune locale,
6. évaluer leur degré de connaissance et leur perception de la problématique du dérangement (notamment la perception de leur propre impact sur l'avifaune locale).

Les données relatives aux enquêtes peuvent être intégrées et traitées par l'intermédiaire de logiciels spécialisés (type Modalisa, Sphinx), à défaut, par le biais d'un tableur classique (type Excel).

L'approche comportementale

L'approche comportementale vise à caractériser les comportements et les attitudes des visiteurs sur un site donné. Cette approche est d'autant plus importante que le dérangement de l'avifaune est justement la résultante de comportements humains (collectifs ou individuels) qui vont interagir avec les populations d'oiseaux. Ainsi, au-delà de la simple identification des activités humaines, il s'avère important de comprendre et d'essayer de prédire comment ces dernières se pratiquent sur les sites et à quel moment elles pourront générer des attitudes problématiques pour l'avifaune.

Dans notre cas précis, ce volet est pris en compte à travers la réalisation des instantanés cartographiques, sur lesquels sont reportés les activités et leur emprise spatiale, mais aussi les comportements les plus problématiques d'un point de vue des interactions avec l'avifaune. L'approche comportementale est également mise en œuvre en réalisant des suivis d'itinéraires de personnes individuelles ou de groupes (informations reportées sur des cartes) et en annotant systématiquement leurs faits et gestes (lieu de stationnement, activités pratiquées, itinéraires empruntés, haltes, infractions vis-à-vis de la réglementation, envols d'oiseaux, etc.). Il est nécessaire de multiplier ces suivis pour parvenir à une bonne représentativité des données. Ces dernières sont également intégrées et traitées grâce à un système d'information géographique.

La question du calendrier des sorties de terrain est essentielle et doit impérativement faire l'objet d'une réflexion préalable, en fonction des caractéristiques géographiques mais aussi sociales du site considéré. En effet, tout comme les suivis écologiques, les suivis de fréquentation humaine doivent

également être réalisés en fonction de facteurs environnementaux (cycle de marée, conditions météorologiques, etc.) mais aussi en fonction de facteurs sociaux (jours du calendrier, réglementation spécifique à certaines activités humaines comme la pêche à pied). Dans notre cas, les missions de terrain ont été effectuées sur une période d'un an (de 2006 à 2007) en se basant sur des journées que l'on estime représentatives de fréquentation : des journées de beau et de mauvais temps, des journées de petits et de grands coefficients de marée, des journées de basse mer et de pleine mer, des journées de vacances, des journées de semaine ordinaire et de weekend, etc. Nous avons ainsi essayé, dans la mesure du possible, de multiplier ces journées-types afin d'obtenir l'image la plus fidèle possible de la fréquentation sur le site. Au total, 37 journées de terrain ont été réalisées sur la Petite-Mer de Gâvres. Si elles se sont essentiellement concentrées sur la période d'hivernage des oiseaux migrateurs (d'octobre à février), des sorties de terrain ont également été effectuées sur les autres mois (notamment les mois d'été) pour obtenir une photographie d'ensemble de la fréquentation sur l'année entière et dégager des points de comparaison.

Les missions de terrain ont mobilisé une équipe de trois personnes en moyenne (jusqu'à six personnes) par journée de terrain avec des observations le plus souvent réalisées de 8 h à 19 h.

Quelques résultats de l'étude de fréquentation

Contrairement aux idées largement répandues, la fréquentation humaine des sites naturels est loin d'être anarchique mais répond à des mécanismes précis que les études de fréquentation permettent de mettre en lumière. La Petite-Mer de Gâvres ne déroge pas à la règle. Ainsi, il est tout à fait possible de savoir où se trouvent les usagers à condition de se donner la peine de réfléchir et d'analyser la situation. Nous proposons de présenter quelques résultats succincts qui insistent sur la représentation spatiale des phénomènes étudiés. Caractérisé par une fréquentation relativement modeste, le système de fréquentation de ce site peut être décrit schématiquement.

À basse mer, les pêcheurs à pied investissent l'estran (2 heures 30 avant la basse mer). Lorsque le coefficient est inférieur à 54, le nombre moyen de pêcheurs à pied amateurs est de 62 ; lorsque le coefficient est compris entre 55 et 89, il est de 119 ; lorsque le coefficient est supérieur à 90, il est de 739 (ce chiffre peut ponctuellement dépasser 1 000 sur une seule marée). Ces derniers sont essentiellement localisés dans une large moitié ouest du site (de Gâvres/Port-Louis jusqu'à l'île Kerner) en raison de la pré-

sence de la ressource naturelle (palourdes, huîtres) et d'une meilleure pénétrabilité de l'estran (la partie située à l'est est trop vaseuse) (figures 4 et 5). Lorsque la marée monte, les pêcheurs évacuent progressivement l'estran. Les derniers quittent le site 2 heures 30 à 3 heures après la basse mer. On observe alors une période de transition durant laquelle les activités humaines sont quasiment absentes de l'estran et du plan d'eau. Cette période brève dure de 1 à 2 heures.

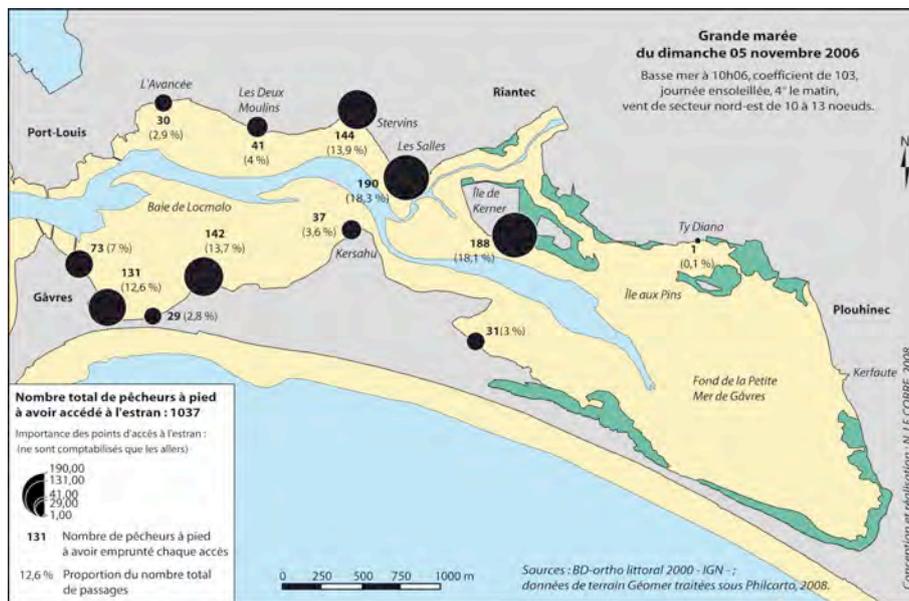


Figure 4 : identification et hiérarchisation des accès empruntés par les pêcheurs à pied pour accéder à l'estran

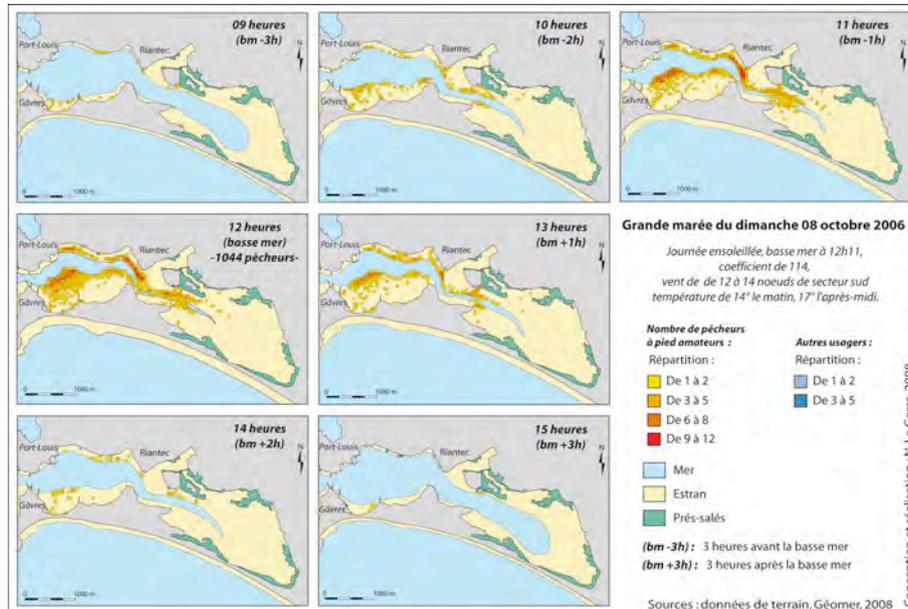


Figure 5 : évolution de la fréquentation des pêcheurs à pied sur un cycle de marée

À partir de 4 heures après la basse mer, les activités nautiques, et notamment les sports de glisse, apparaissent à l'est du site et prennent le relais sur le plan d'eau lorsque les profondeurs d'eau sont suffisantes et que les conditions météorologiques le permettent (la vitesse du vent doit être au moins supérieure à 8 nœuds). On comptabilise une moyenne journalière (calculée sur l'année) de 12,8 pratiquants sur la Petite-Mer de Gâvres (8,2 kitesurfers et 4,6 planchistes). Cette moyenne est moindre pendant la période d'hivernage des oiseaux migrateurs : 9 pratiquants en moyenne d'octobre à février (5,6 kitesurfers et 3,4 planchistes). L'emprise spatiale de la zone de pratique de ces activités n'est pas figée, mais dépend dans une large mesure de la direction du vent (la navigation se fait en travers du vent dominant) (figures 6a, b, c, d, e) et du nombre de pratiquants (cf. figures 6f, g). Plus le nombre de pratiquants est important, plus la superficie de la zone de pratique augmente. Celle-ci représente 25,4 hectares lorsque le nombre de pratiquants est compris entre 1 et 10 (soit 8,8 % de la superficie de la ZPS), 94,8 hectares lorsque le nombre de pratiquants est compris entre 11 et 20 (soit 32,9 % de la ZPS), 134,2 hectares lorsque le nombre de pratiquants est supérieur à 21 (soit 46,5 % de la ZPS). Plus globalement, la fréquence de présence des sports nautiques sur le site a pu être calculée en croisant les observations de terrain, les réponses obtenues à l'enquête auprès des prati-

quants et les données météorologiques (site internet Windguru). Ainsi, on estime à 130,8 le nombre de jours sur l'année où la pratique du kitesurf et du windsurf est possible sur le site, soit 10,9 jours par mois en moyenne. Ce chiffre monte à 11,4 jours par mois si on ne prend en compte que les mois d'hivernage de l'avifaune (octobre à février).

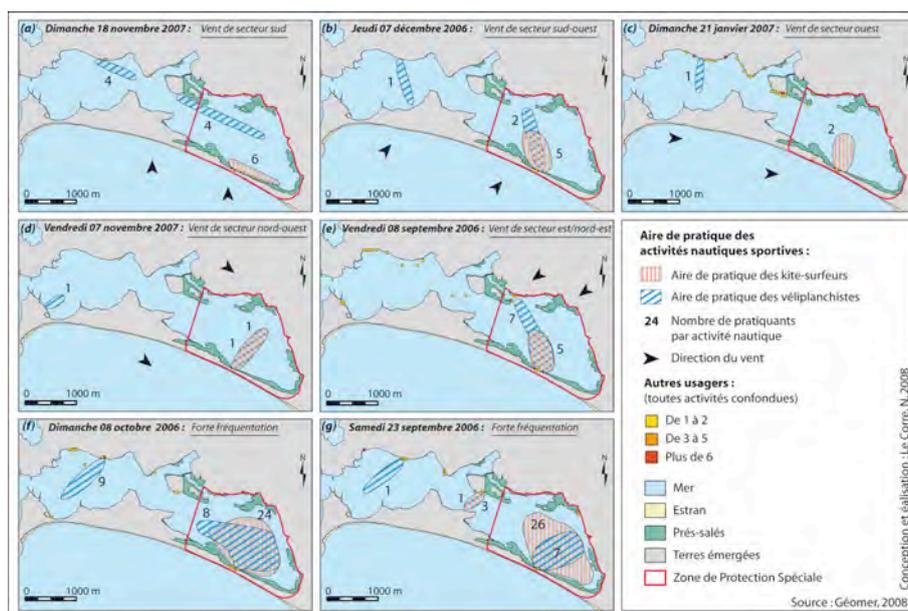


Figure 6 : répartition des sports nautiques en fonction de la direction du vent ou du nombre de pratiquants

Associée à la fréquentation de la lagune proprement dite, il existe enfin une fréquentation journalière et continue des sentiers par les promeneurs et autres usagers (cyclistes, naturalistes) sur le pourtour du bassin maritime. Qu'elle soit faible ou forte, cette fréquentation est particulièrement synchronique : 20,1 % des passages sur les sentiers ont lieu entre 10 h et 12 h, 40,2 % entre 15 h et 17 h (figure 7).

L'importance de cette fréquentation est liée aux conditions météorologiques (beau temps / mauvais temps), mais surtout aux journées considérées de la semaine et du mois. Ainsi, on observe des pics de fréquentation les week-ends et notamment les week-ends de vacances scolaires (figure 8). D'un point de vue spatial, la fréquentation des sentiers est particulièrement déséquilibrée puisque ce sont essentiellement les sentiers situés sur la frange littorale nord de la Petite-Mer de Gâvres qui sont les plus empruntés au dé-

triment des sentiers situés au sud (figure 8). Ceci est lié à la proximité ou non des zones urbanisées, des zones de stationnement et de la praticabilité des sentiers. Certains sentiers sont en effet des hauts d'estran difficilement praticables notamment pendant la pleine mer.

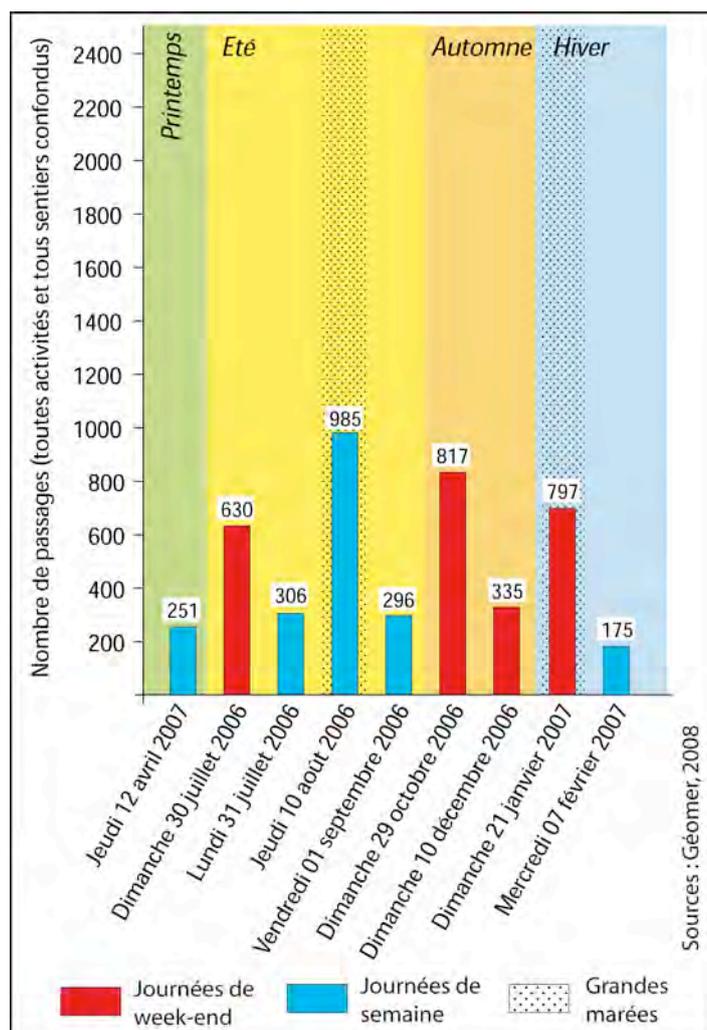


Figure 7 : évolution quantitative de la fréquentation de la Petite-Mer de Gâvres (2005-2006)

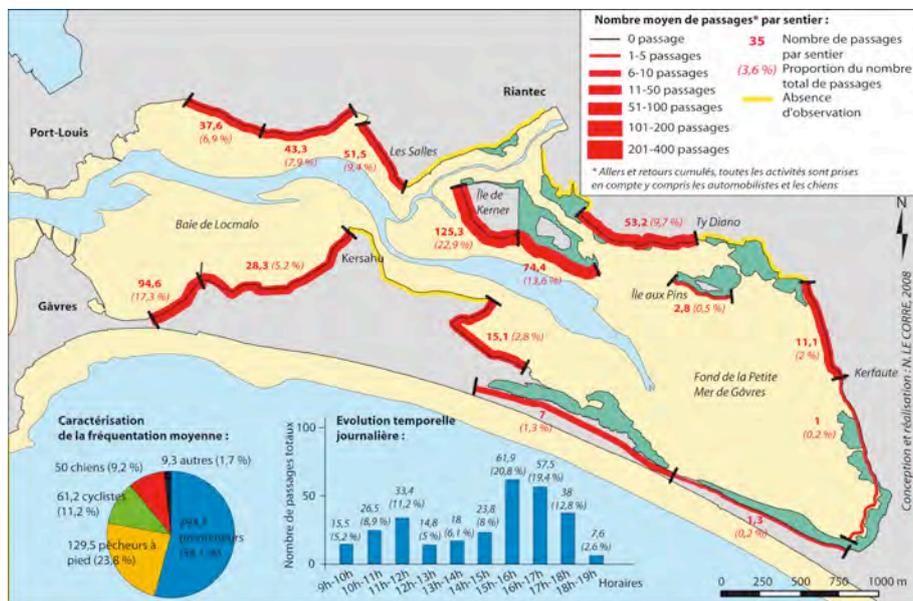


Figure 8 : fréquentation moyenne journalière des sentiers de la Petite-Mer de Gâvres

Finalement, chaque activité est définie par des modalités d'investissement spatial et temporel bien spécifiques qui contribuent à caractériser le sociosystème de ce site naturel. Les jours de cumul d'activités sont le résultat d'une somme de conditions propices pour l'ensemble des pratiques et usages présents sur le site. Ainsi, les journées de très forte fréquentation sont caractérisées par des conditions météorologiques favorables (très beau temps) pendant un week-end de vacances scolaires (pour les promeneurs), par un grand coefficient de marée (pour les pêcheurs à pied) et un vent de direction sud/sud-ouest compris entre 10 et 20 nœuds (pour les sports nautiques).

Dans la plupart des cas, l'étude de fréquentation peut s'arrêter à cette étape ; les résultats représentent, déjà, une somme d'informations essentielles et largement exploitables par les gestionnaires pour nourrir leurs réflexions et engager les premières mesures de gestion en fonction des données naturalistes en leur possession. Mais il est également possible d'aller plus loin en réfléchissant aux moyens de croiser des données humaines et ornithologiques dans le cadre de l'élaboration d'un indicateur de dérangement de l'avifaune.

Proposition d'un outil d'aide à la gestion du dérangement des oiseaux d'eau hivernants

Des méthodologies d'étude du dérangement des oiseaux d'eau existent dans la littérature. Certaines, très élaborées, sont d'ailleurs développées en France (Durell *et al.*, 2005, 2008). Celles-ci présentent néanmoins l'inconvénient d'être souvent expérimentales et difficilement transférables aux gestionnaires qui ne disposent pas toujours des connaissances et de compétences expertes allant de pair. Ces méthodologies sont également souvent caractérisées par un déficit de prise en compte des aspects humains et sociaux, qui sont pourtant incontournables dans la gestion des sites naturels.

L'outil d'aide à la gestion que nous présentons ici s'apparente à certains outils d'aide à la gestion déjà développés au Pays-Bas, au Royaume-Uni ou encore en France (Gallagher *et al.*, 2007 ; Henkens *et al.*, 2010 ; Pellorce, 1999 ; Vincent *et al.*, 1998). Il vise à apporter aux gestionnaires un cadre méthodologique qui soit à la fois relativement simple à mettre en œuvre et global dans son approche pour appréhender et gérer le dérangement des oiseaux d'eau hivernants sur les sites naturels littoraux. Cet outil s'inscrit particulièrement dans le cadre de l'évaluation d'incidence des activités humaines sur les sites Natura 2000. Il s'attache, non pas à évaluer ce que serait la fréquentation du site par les oiseaux en l'absence d'activités humaines, mais à appréhender l'incidence éventuelle de nouvelles activités ou de nouvelles modalités de pratique d'activités existantes. En croisant les données acquises par le biais d'une étude de fréquentation avec des données naturalistes élémentaires (habitats et distances d'envol des espèces), cet indicateur propose d'aborder la problématique du dérangement de l'avifaune dans le cadre d'une approche spatiale et territoriale.

Méthodologie

Le diagnostic naturaliste : identifier le domaine vital de chaque espèce et calculer les distances de fuite

Si la première phase de l'élaboration de l'indicateur consiste à réaliser une étude de fréquentation (*cf. supra*), la deuxième phase s'attache à établir un diagnostic de l'utilisation de l'espace par les oiseaux d'eau hivernants, qui constitue le pendant naturaliste de l'étude de fréquentation. Dans notre cas, ces données ont été acquises par les biologistes de la Réserve naturelle des marais de Séné (golfe du Morbihan) qui se sont attachés à identifier et à quantifier les espèces d'oiseaux présentes sur le site et surtout à cartographier précisément le domaine vital de chacune d'entre elles en fonction du cycle de marée.

Dans la mesure où la répartition spatiale et l'abondance des oiseaux d'eau sont dépendantes des hauteurs d'eau sur les sites littoraux, les journées de terrain ont été sélectionnées en fonction du calendrier des marées. Ainsi, la Petite-Mer de Gâvres a été étudiée pendant deux semaines consécutives par mois (du 27 décembre 2006 au 2 mars 2007) de façon à couvrir totalement un cycle de marée dont les coefficients étaient supérieurs à 75 (cycle appelé arbitrairement marées de vives-eaux) et un cycle de marée dont les coefficients étaient inférieurs à 75 (cycle appelé arbitrairement marées de mortes eaux). Chaque journée d'observation était divisée en « heures-marée » en fonction de la basse mer : basse mer, basse + 1 heure, basse + 2 heures ; basse mer + 3 heures, (...), pleine mer ; basse mer - 5 heures, basse mer - 4 heures, (...), basse mer. Un cycle de marée journalier n'étant pas exactement de douze heures, les horaires précis de recensement ont été calculés pour chaque journée (cycle complet (h.)/12). Enfin, les postes d'observation ont été définis de façon à ce que l'ensemble des sites soit couvert simultanément par deux observateurs.

Finalement, les ornithologues ont identifié les espèces d'oiseaux présentes sur le site, reporté leur positionnement et leur nombre sur une orthophotographie pour chaque heure-marée de la journée. Pour chaque recensement, la date, l'heure-marée, l'effectif d'oiseaux, la localisation de la ligne d'eau et le coefficient de marée ont été notés. Les oiseaux d'eau ont été dénombrés par espèce ou par groupe d'espèces (groupe des petits limicoles, des laridés, des pluviers), lorsque l'identification était trop imprécise.

Le choix des journées de terrain sélectionnées par les ornithologues s'est fondé uniquement sur le cycle de marée sans tenir compte de variables comme la météorologie (beau temps ou mauvais temps), les jours de semaine ou de week-end ou encore le taux de fréquentation des sites. La raison de ce choix est simple : il s'agissait de déterminer l'ensemble des espaces actuellement exploités par chaque espèce d'oiseaux d'eau, quelle que soit la journée considérée. En d'autres termes, les ornithologues avaient pour objectif de réaliser la représentation la plus fidèle possible du domaine vital de chaque espèce en fonction du cycle de marée. Cette cartographie, mais surtout le calcul des densités d'oiseaux a pu être ponctuellement biaisée par la présence humaine (*cf.* les limites de la méthodologie). Néanmoins, la pression d'observation (19 journées d'observation) a été suffisamment importante pour identifier, de façon globale, les limites géographiques de chaque domaine vital.

L'ensemble des données recueillies a été intégré au même système d'information géographique (Arcview 8.3) que celui utilisé par les géographes en prenant soin de conserver toutes ses caractéristiques (effectifs, dates, horaires du relevé, coefficients de marée, etc.). Les couches de ce dernier ont été structurées de manière à pouvoir traiter les informations par espèce et par heure-marée (*figure 9*). La restitution des données cartographiques s'appuie sur une grille de densités d'oiseaux d'une maille de 50 m x 50 m pour la Petite-Mer de Gâvres, maille jugée la plus cohérente au regard de la superficie du site et de l'échelle de travail (*figure 10*).

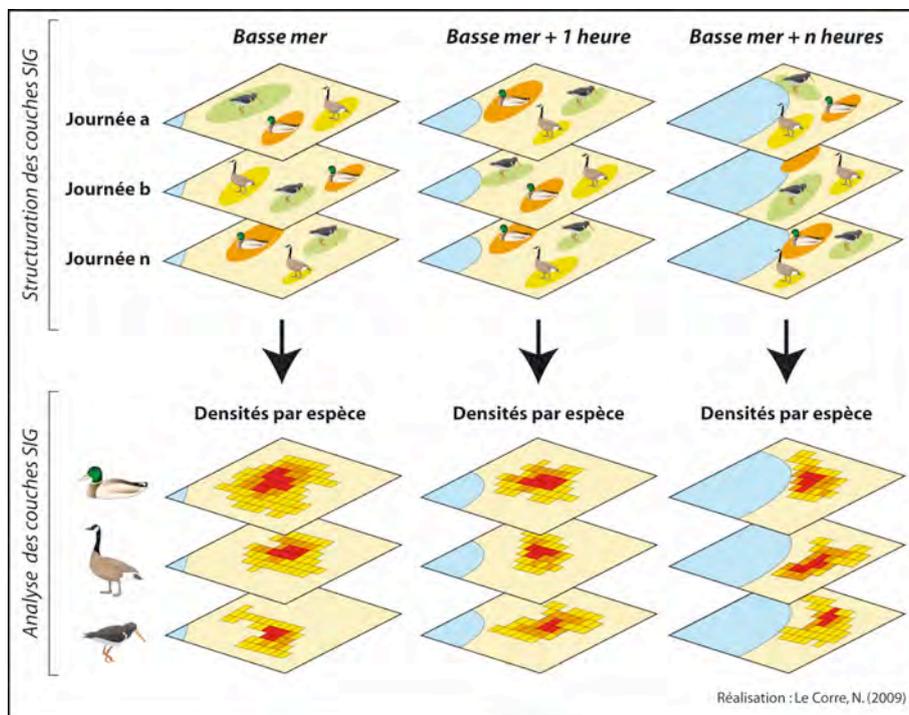


Figure 9 : structuration des données ornithologiques dans le système d'information géographique

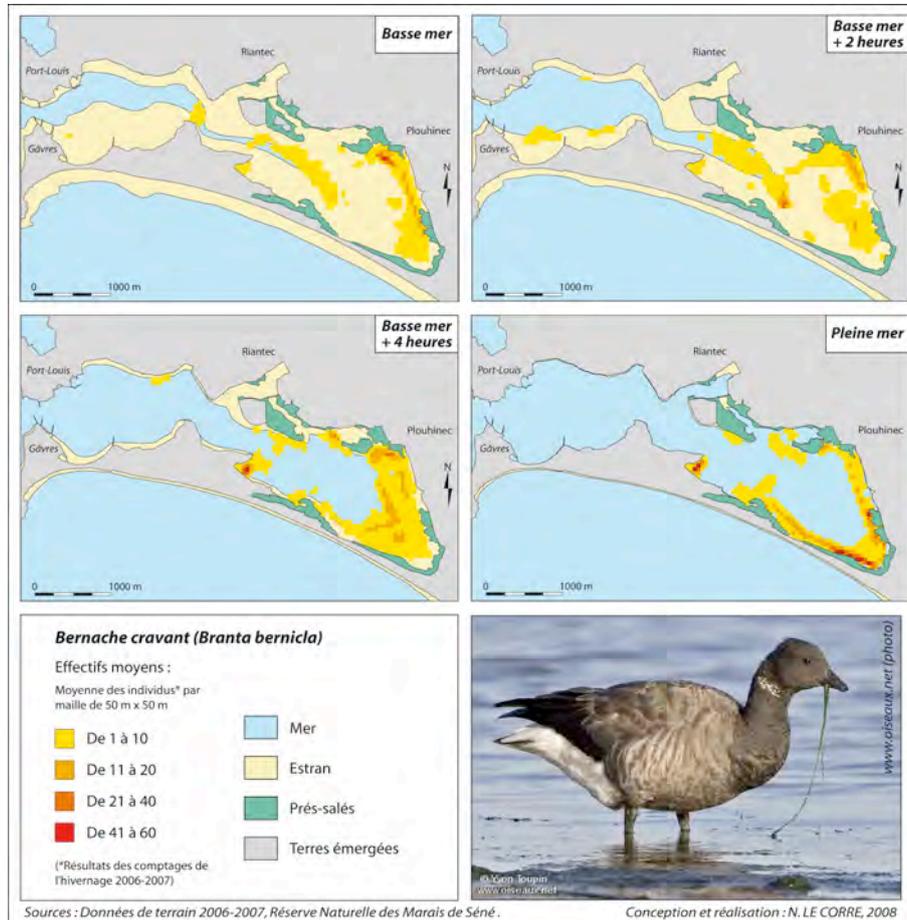


Figure 10 : domaine vital de la Bernache cravant *Branta bernicla* sur le site de la Petite-Mer de Gâvres en fonction du cycle de marée

Les résultats obtenus mettent en évidence que les espèces investissent le site en fonction du cycle de marée et de leurs exigences écologiques. À basse mer, les oiseaux se répartissent de façon plus ou moins diffuse sur les vasières en fonction des niches écologiques avant de se déplacer progressivement vers l'est lors du flux (figure 10 pour exemple). À pleine mer, la majorité des espèces encore présentes sur le site (les autres espèces ont quitté la Petite-Mer de Gâvres pour des reposoirs de pleine mer) est concentrée autour des prés-salés qui longent le bassin maritime à l'est du site. La zone sud-est de la Petite-Mer de Gâvres revêt notamment une importance stratégique pour de nombreuses espèces car elle représente le principal reposoir du

site lorsque les vasières sont recouvertes par les eaux. Des milliers d'oiseaux, toutes espèces confondues, peuvent se partager un espace restreint à leur disposition. Lors du jusant, les oiseaux suivent à nouveau la ligne d'eau descendante et se répartissent sur l'ensemble des vasières.

Parallèlement à l'élaboration de cette cartographie spécifique, les biologistes ont également acquis des données sur le dérangement de l'avifaune à travers le calcul des distances de fuite pour différentes espèces emblématiques. Rappelons que la distance de fuite, encore appelée distance d'envol, « est considérée comme la distance minimale à partir de laquelle un oiseau s'enfuit lorsqu'une source de dérangement ou de menace se rapproche de lui » (Triplet *et al.*, 2007). Ce protocole revêt deux objectifs :

1. évaluer la sensibilité de chaque espèce au dérangement afin de dresser un classement local des oiseaux les plus vulnérables à la présence humaine,

2. calculer la perte d'habitat qu'engendre, en théorie, une source de dérangement pour chaque espèce considérée en fonction de sa sensibilité. La distance d'envol peut en effet être considérée comme le rayon d'un disque dessiné autour d'une source de dérangement et à l'intérieur duquel l'oiseau ne pourra pénétrer car le risque perçu de prédation sera trop fort (Platteeuw & Henkens, 1997 ; Le Corre, 2007). La superficie du disque correspond à une perte d'habitat naturel pour l'oiseau et est égale à πR^2 (R étant le rayon du cercle représenté par la distance d'envol). Par exemple, si on prend le cas de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* qui a une distance de fuite moyenne de 52 m sur le site de la Petite-Mer de Gâvres, on peut estimer que chaque source de dérangement présente sur le territoire de cette espèce sera responsable d'une perte d'habitat naturel de 8 490 m², soit environ 1 hectare.

L'ensemble des informations a été collecté de façon expérimentale par le biais de dérangements « contrôlés ». Ainsi, les ornithologues eux-mêmes ont provoqué l'envol des oiseaux afin de calculer les distances de fuite de chacune des espèces étudiées. Concrètement, sur le terrain, le dérangement est provoqué par une approche à la marche, lente et frontale, du groupe d'oiseaux par l'observateur (Le Billan, 2007). À l'instant où les oiseaux prennent leur envol, la distance entre l'observateur et l'oiseau ou le groupe d'oiseaux est calculée à l'aide d'un télémètre (Ranging Rangematic 1000). La *figure 11* met en évidence que la sensibilité interspécifique au dérangement, évaluée par la distance d'envol moyenne, varie considérablement au sein même de la Petite-Mer de Gâvres, de 32 m pour le Bécasseau variable *Calidris alpina* à 128 m pour le Courlis cendré *Numenius arquata*. Ces distances sont spécifiques au site et il est nécessaire de la vérifier sur chaque site devant faire l'objet d'une étude.

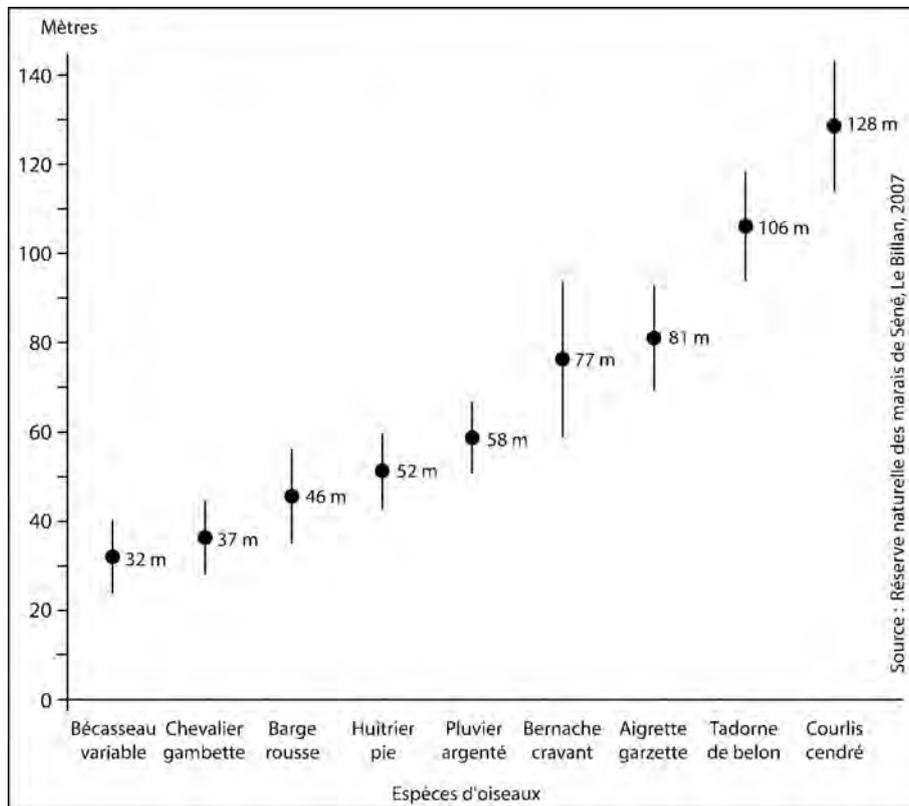


Figure 11 : distance d'envol (\pm écart-type) de quelques espèces d'oiseaux en Petite-Mer de Gâvres

Le principe du croisement des données humaines et ornithologiques

La démarche que nous proposons pour croiser les données humaines et ornithologiques s'appuie sur les textes des directives européennes « Oiseaux » de 1979, actualisée en 2009 et « Habitats » de 1994. Si ces directives n'ont pas vocation à réglementer directement les activités humaines, elles constituent en revanche des textes législatifs qui font référence sur les sites naturels Natura 2000 de France et d'Europe. Un de ces textes fondateurs intéresse directement le dérangement de l'avifaune :

« Les États membres prennent les mesures appropriées pour éviter, dans les zones de protection visées aux paragraphes 1 et 2, la détérioration des habitats naturels et des habitats d'espèces ainsi que les perturbations touchant les espèces pour lesquelles les zones ont été dési-

gnées, pour autant que ces perturbations soient susceptibles d'avoir un effet significatif eu égard aux objectifs de la présente directive » (art. 4 de la directive 79/409/CEE du Conseil, du 2 avril 1979, concernant la conservation des oiseaux sauvages).

Un rapport émanant du ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement (MATE, 2000) indique que :

« tout évènement qui contribue à la réduction de la taille de l'habitat des espèces dans le site peut être considéré comme une perturbation significative » (MATE, 2000). La France doit donc prendre « les mesures appropriées pour [les] éviter ».

La méthodologie proposée consiste donc à déterminer si, oui ou non, les activités humaines présentes sur le site étudié contribuent à « la réduction de la taille de l'habitat des espèces ». Grâce au système d'information géographique (SIG) qui a été préalablement mis en place, il s'agit de :

1. Cartographier et mesurer la superficie théorique du domaine vital d'une espèce à un stade de marée « t ». Ramade (2002) définit le domaine vital comme « l'ensemble des habitats dans lesquels se rencontre une espèce animale donnée ». Dans la mesure où nous connaissons très exactement la répartition spatio-temporelle des populations d'oiseaux sur les sites, cela revient à considérer que nous connaissons, par déduction, la localisation du domaine vital des populations qui exploitent le site en fonction du cycle de la marée. Ainsi, nous sommes en mesure de calculer la surface des habitats exploités à chaque stade de marée, de jour et en présence de la fréquentation humaine actuelle.

2. Superposer les données humaines lors d'une journée représentative de la fréquentation (beau temps, mauvais temps ; petits, forts coefficients ; faible, forte fréquentation) et au même stade de marée. L'étude de fréquentation fournit les informations permettant d'identifier et de localiser très précisément les activités humaines présentes sur les sites en fonction de différentes journées-types. Rappelons d'ailleurs que ces informations sont tout aussi précises que les données naturalistes dans la mesure où elles ont été recueillies toutes les heures pendant des journées entières d'observation.

3. Appliquer autour de chaque activité humaine (promeneurs, pêcheurs, cyclistes mais aussi chiens et autres), les distances de fuite relatives à l'espèce d'oiseau étudiée. En créant ces zones-tampons (appelée « *buffer zones* » en anglais), cela revient à déterminer l'aire de dérangement humain sur l'ensemble du site pour l'espèce considérée. Dans le cadre de nos travaux, cette zone d'exclusion des oiseaux a été calculée en se basant sur les

distances de fuite moyennes, ce qui revient à minimiser le phénomène de dérangement. Il serait plus pertinent, comme l'indiquent de nombreux auteurs, de s'appuyer sur les distances de fuite maximales (auxquelles certains rajoutent des marges de sécurité) ou encore sur les distances d'évitement pour assurer une prise en compte de la sensibilité de l'ensemble des individus d'une même espèce présents sur un site (Fernandez-Juricic *et al.*, 2005 ; Fox *et al.*, 1997 ; Laursen *et al.*, 2005 ; Triplet *et al.*, 2003, 2007).

4. Cette zone-tampon correspond à une aire d'influence humaine minimale⁵ à l'intérieur de laquelle l'oiseau ne peut pas accéder car il est trop dérangé. Sa superficie varie d'une espèce à l'autre en fonction de la sensibilité au dérangement.

5. Croiser et mesurer la perte de domaine vital théorique qu'engendre la présence humaine pour l'espèce étudiée. Il est important de préciser que les pertes d'habitat naturel obtenues sont temporaires et non définitives dans la mesure où il n'y a pas destruction physique du milieu.

6. Répéter le protocole et évaluer la répétitivité des pertes de domaine vital en fonction de différentes heures de la marée et/ou différentes heures de la journée, en fonction de journées représentatives de la fréquentation (beau temps, mauvais temps ; petits, forts coefficients ; faible, forte fréquentation), en fonction des différentes espèces d'oiseaux.

7. Finalement, la superposition des cartographies produites aboutit à un zonage de l'espace permettant de déterminer des zones, des activités et / ou des jours de fréquentation problématiques et d'orienter les décisions de l'aménagement, dans les différents aspects de la gestion.

La *figure 12* illustre la démarche adoptée et un exemple de croisements effectués. Ainsi, les données naturalistes ont permis de cartographier et de mesurer le domaine vital du Courlis cendré *Numenius arquata* lors de la basse mer sur la Petite-Mer de Gâvres (129,7 ha). Parallèlement, les données de fréquentation humaine relative à une journée de pêche à pied ordinaire de moyenne marée (142 pêcheurs le dimanche 4 février 2007) auxquelles ont été associées une zone-tampon égale à la distance de fuite du Courlis cendré (128 m) permettent de localiser l'aire de dérangement humain sur l'ensemble du site. Finalement, l'analyse spatiale permet de mettre en évidence que la présence des pêcheurs à pied a pour conséquence une rédu-

⁵ Il est important de remarquer que l'« aire de dérangement humain » qui est calculée (par espèce) est une aire d'influence humaine minimale dans la mesure où les oiseaux dérangés vont toujours se poser à des distances plus importantes que les distances de fuite (ce sont les distances d'évitement).

tion théorique du domaine vital du Courlis cendré de 15,5 hectares, soit une perte de 11,9 % lors de cette journée représentative.

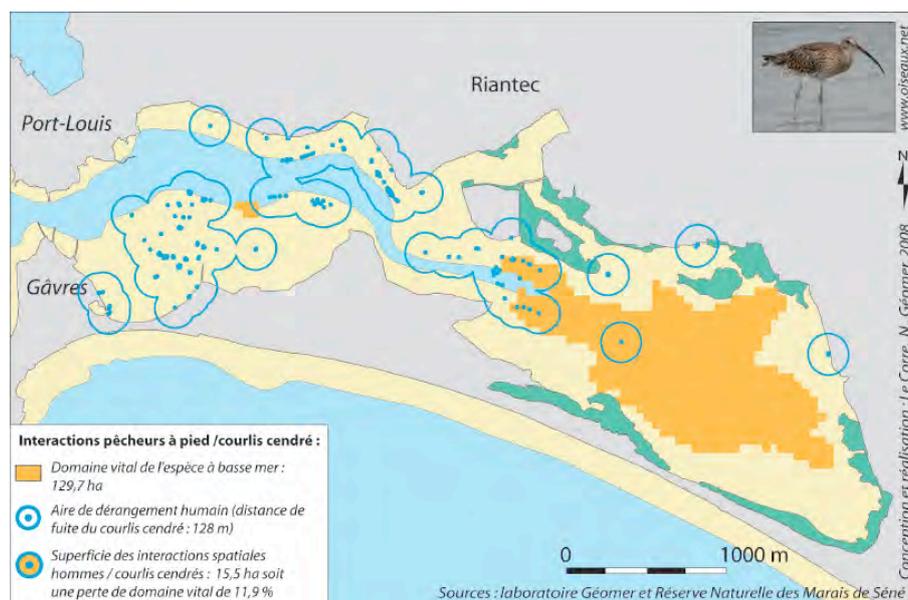


Figure 12 : les interactions spatiales pêcheurs à pied / Courlis cendré lors d'une moyenne marée : l'exemple du dimanche 4 février 2007 (142 pêcheurs à pied)

La prise en compte de la mobilité des sources de dérangement sur les sites est un aspect important de la méthodologie. Certaines activités humaines, comme la pêche à pied ou la pêche à la ligne, sont peu mobiles dans l'espace. Dans ces cas précis, leur influence sur les oiseaux est donc, en théorie, plus limitée. Malgré la limite que cela occasionne (notamment une sous-évaluation des conséquences du dérangement), nous avons fait le choix de représenter ces activités dans notre méthodologie sous la forme de points immobiles (figure 12 pour exemple). D'autres activités humaines, au contraire, peuvent être très mobiles. C'est le cas des promeneurs, des cyclistes, des kitesurfers, des windsurfeurs, etc. qui peuvent parcourir plusieurs dizaines de mètres en quelques secondes. Ainsi, nous avons jugé qu'il était plus pertinent de prendre en compte l'ensemble du sentier lorsqu'un promeneur ou un cycliste s'y engageait. La distance de fuite n'est alors plus appliquée à l'activité humaine proprement dite, mais à l'ensemble du tronçon de sentier emprunté. De même, dans le cas des activités de sports de glisse (kitesurf, windsurf), ce n'est pas le pratiquant lui-même que nous considé-

rons dans nos analyses mais l'ensemble de son aire de pratique pendant le stade de marée étudié (figure 13).

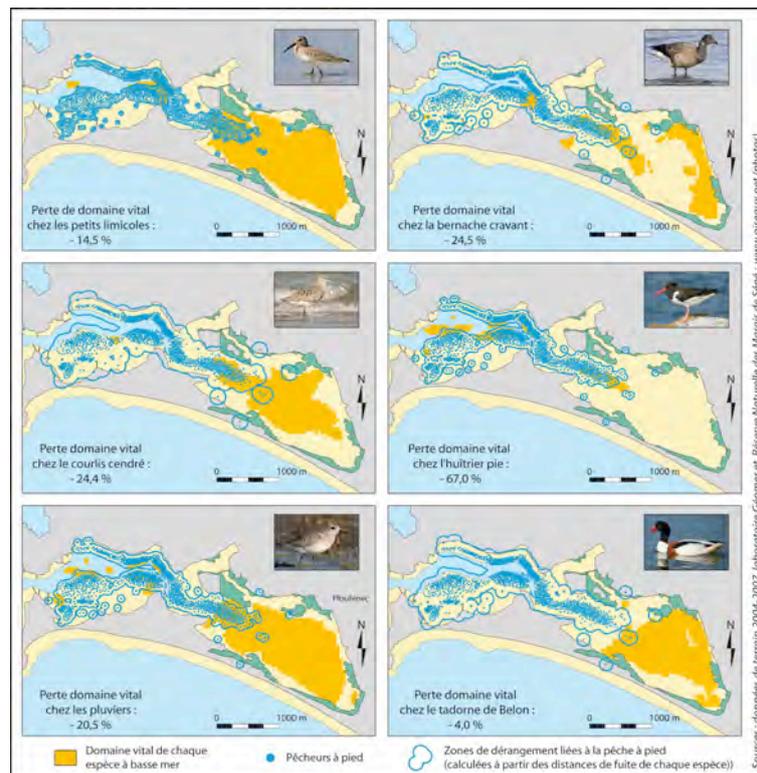


Figure 13 : la pratique de la pêche à pied et les interactions avec les oiseaux lors des grandes marées : l'exemple du lundi 19 février 2007 à basse mer

Remarque : journée nuageuse avec éclaircies, basse mer à 11 h 58, coefficient de 115, 1 177 pêcheurs à pied présents sur l'estran à basse mer.

Enfin, la mise en œuvre de cet indicateur requiert de faire un certain nombre de choix quant aux données humaines et ornithologiques à analyser. Les possibilités de croisements sont en effet innombrables entre les différentes espèces d'oiseaux, les journées-types, les heures de la journée et les stades de la marée à prendre en compte. Il s'avère donc indispensable de réaliser les analyses spatiales les plus pertinentes.

Pour les données humaines, nous avons fait le choix de sélectionner les journées suivantes (tableau I) :

- les journées de faible, moyenne ou de forte fréquentation des sentiers,
- les journées de grande, moyenne ou petite marée,
- les journées favorables à la pratique d'une activité particulière (kitesurf, pêche à pied professionnelle, promenade),
- les journées de cumul d'activités.

Pour les données naturalistes, il nous était impossible de prendre en compte l'ensemble des espèces d'oiseaux présentes sur les sites (24 espèces recensées). Nous avons ainsi privilégié les espèces qui paraissaient être les plus représentatives de la diversité ornithologique de la Petite-Mer de Gâvres :

- Bernache cravant *Branta bernicla*,
- Courlis cendré *Numenius arquata*,
- Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*,
- petits limicoles (la grande majorité des effectifs est représentée par le Bécasseau variable *Calidris alpina*),
- Pluviers (la grande majorité des effectifs est représentée par le Pluvier argenté, *Pluvialis squatarola*, secondairement par le Pluvier doré *Pluvialis apricaria*),
- Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*.

Les choix méthodologiques présentés ici sont issus de travaux de thèse exploratoires qui nécessiteraient d'être affinés et complétés pour améliorer la pertinence globale de l'outil (voir « Limites et intérêts de l'outil proposé »).

Tableau I : principales analyses spatiales réalisées

	Bernache cravant	Courlis cendré	Huîtrier pie	Petits limicoles	Pluviers	Tadorne de Belon										
	heures de la marée			heures de la marée			heures de la marée			heures de la marée			heures de la marée			
fréquentation des sentiers (forte, moyenne, faible)																
fréquentation de l'estran par les pêcheurs à pied en fonction du coefficient de marée (petit < 44, moyen 45-89, fort > 90)																
fréquentation du plan d'eau en fonction du nombre de kitesurfers et véliplanchistes (faible, moyen, important)																
fréquentation du plan d'eau en fonction de la direction du vent (sud, sud-ouest, ouest, etc.)																
jours de cumul d'activités (jours de forte fréquentation pour l'ensemble des activités humaines)																

Les résultats attendus des analyses spatiales

Sur la Petite-Mer de Gâvres, trois principales catégories d'utilisateurs ont été distinguées et ont fait l'objet d'une analyse approfondie : les promeneurs, les pêcheurs à pied amateurs et les adeptes des sports de glisse (kitesurf, planche à voile).

Les analyses spatiales montrent que les interactions promeneurs/oiseaux d'eau existent autour des sentiers littoraux qui bordent la Petite-Mer de Gâvres. Néanmoins, ces dernières restent, à l'heure actuelle,

minimes quelle que soit la journée considérée, qu'il s'agisse de journées de faible (*cf. tableau II*) ou de forte fréquentation (*cf. tableau III*). Les pertes de domaine vital, au cours des différents stades de marée, sont le plus souvent inférieures à 5 %. La raison est simple : les promeneurs n'empruntent pas les sentiers (on devrait plutôt parler de hauts d'estran) où se concentrent habituellement les populations d'oiseaux (notamment les sentiers situés en fond de la Petite-Mer de Gâvres). Ces derniers sont en effet peu praticables et sous influence de la marée. Les contacts entre les promeneurs et l'avifaune sont donc réduits.

Tableau II : réductions du domaine vital des oiseaux d'eau liées à la fréquentation des sentiers pendant une journée de faible fréquentation humaine : l'exemple du mercredi 7 février 2007

espèces	10 h (basse mer - 5h)	12h (basse mer - 3h)	14 h (basse mer - 1h)	16 h (basse mer + 1h)	18 h (basse mer +3 h)
petits limicoles	-2,7 %	-1,0 %	-0,2 %	-0,8 %	-0,5 %
Bernache cravant	-7,5 %	-4,1 %	-3,1 %	-5,9 %	-0,1 %
Courlis cendré	-17,4 %	-1,1 %	0 %	-1,1 %	-0,2 %
Huîtrier pie	0 %	0 %	0 %	-0,7 %	-2,6 %
Pluviers	-10,9 %	0 %	0 %	-1,1 %	-0,6 %
Tadorne de Belon	-6,5 %	0 %	-4,5 %	-6,0 %	-0,3 %

La pêche à pied amateur constitue l'activité la plus massivement pratiquée sur la Petite-Mer de Gâvres. Les interactions avec les populations d'oiseaux augmentent de façon importante à mesure que le nombre de pêcheurs s'accroît sur le site. Lors des petites marées, les pertes de domaine vital sont le plus souvent inférieures à 5 %, parfois même inexistantes (*tableau IV*). Lors des moyennes marées, elles augmentent mais restent inférieures à 10 % (sauf pour l'Huîtrier pie à cause de sa répartition spatiale spécifique). Lors des grandes marées, qui sont particulièrement propices à la pratique de l'activité de pêche, les interactions sont autrement plus importantes. La fréquentation et l'éparpillement des pêcheurs à pied sur l'estran sont à leur maximum. Toutes les espèces interagissent fortement, avec des pertes de domaine vital qui atteignent en moyenne 15-20 % (*tableau V* et *figure 13*). La situation est particulièrement problématique pour l'Huîtrier pie qui connaît des pertes supérieures à la moitié de la superficie totale de l'habitat qu'il exploite à basse mer (- 67 % le lundi 19 février 2007 ; - 55,3 %, le dimanche 08 octobre 2006).

Tableau III : réductions du domaine vital des oiseaux d'eau liées à la fréquentation des sentiers littoraux pendant une journée de forte fréquentation : l'exemple du dimanche 29 octobre 2006

espèces	10 h (pleine er)	12 h (basse mer - 4 h)	14 h (basse mer - 2 h)	16 h (basse mer)	18 h (basse mer + 2 h)
petits limicoles	0 %	-0,2 %	-0,5 %	-0,6 %	-0,6 %
Bernache cravant	-3,7 %	-9,0 %	-2,7 %	-5,2 %	-6,9 %
Courlis cendré	0 %	0 %	-1,5 %	-2,3 %	-7,1 %
Huîtrier pie	0 %	0 %	-0,4 %	0 %	-1,0 %
Pluviers	0 %	-0,8 %	-1,3 %	-0,9 %	-0,9 %
Tadorne de Belon	0 %	0 %	-8,7 %	-5,1 %	-5,7 %

Tableau IV : réductions du domaine vital des oiseaux d'eau liées à la présence des pêcheurs à pied amateurs lors des petites marées sur le site de la Petite-Mer de Gâvres (à basse mer)

espèces	dimanche 10 décembre 2006 (30 pêcheurs à pied)	samedi 17 novembre 2007 (16 pêcheurs à pied)
Petits limicoles	- 0,7 %	- 0,6 %
Bernache cravant	- 0,7 %	- 1,9 %
Courlis cendré	- 3,4 %	- 3,8 %
Huîtrier pie	- 8,8 %	- 4,7 %
Pluviers	- 3,2 %	- 2,7 %
Tadorne de Belon	- 0 %	- 0 %

Tableau V : réductions du domaine vital des oiseaux d'eau liées à la présence des pêcheurs à pied amateurs lors des grandes marées sur le site de la Petite-Mer de Gâvres (à basse mer)

espèces	lundi 19 février 2007 (1 177 pêcheurs à pied)	dimanche 8 octobre 2006 (1 044 pêcheurs à pied)
petits limicoles	- 14,5 %	- 11,2 %
Bernache cravant	- 24,5 %	- 16,4 %
Courlis cendré	- 24,4 %	- 20,9 %
Huîtrier pie	- 67 %	- 55,3 %
Pluviers	- 20,5 %	- 17,7 %
Tadorne de Belon	- 4,0 %	- 2,7 %

Enfin, du fait qu'elles sont des activités nouvelles se pratiquant dans le cœur même de la zone de protection spéciale (ZPS), une attention particulière a été portée aux sports de glisse, notamment au kitesurf et à la planche à

voile. Les résultats mettent en évidence que les interactions entre les sportifs et les oiseaux restent faibles lors des journées de pratique ordinaire (c'est-à-dire un nombre de kitesurfers inférieur à 10 - 15) et ceci quelle que soit la direction du vent (sud, sud-ouest, ouest, etc.)⁶. Les pertes de domaine vital sont le plus souvent inexistantes ou inférieures à 5 % de l'habitat exploité à pleine mer pour les différentes espèces. Seules les interactions restent notables avec la Bernache cravant (jusqu'à - 22,3 % de pertes de domaine vital à pleine mer lors de la journée du dimanche 18 novembre 2007). Mais les résultats ont également permis d'identifier des situations critiques pour lesquelles le dérangement des oiseaux d'eau était particulièrement fort. Il s'agit des stades intermédiaires de la marée montante et descendante (basse mer +3 heures, + 4 heures ; basse mer -3 heures, - 4 heures) (*tableau VI et figure 14*). En effet, lors de ces phases du cycle de marée, les interactions sont plus fortes qu'à pleine mer du fait que les oiseaux et les kitesurfers sont en contact plus rapproché. La mer n'ayant pas encore recouvert toutes les vasières, les kitesurfers commencent à naviguer sur le plan d'eau alors que de nombreux oiseaux continuent de s'alimenter en suivant la ligne d'eau montante. Les pertes pour les oiseaux dépassent alors 15 % du domaine vital pour la majorité des espèces. Les journées de forte fréquentation du plan d'eau sont également problématiques du fait de l'étalement de l'aire de pratique des sports nautiques (*tableau VII*). Cette dernière représente en moyenne 134,2 hectares lorsque le nombre de pratiquants est supérieur à 21 soit 46,5 % de la superficie de la ZPS.

Tableau VI : réductions du domaine vital des oiseaux d'eau liées à la présence des sports nautiques lors de la marée montante : l'exemple du dimanche 8 octobre 2006 à basse mer +4h

Espèces	perte d'habitat exploité à basse mer +4h
petits limicoles	- 20,8 %
Bernache cravant	- 26,3 %
Courlis cendré	- 15,8 %
Huîtrier pie	0 %
Pluviers	- 12,1 %
Tadorne de Belon	- 30,1 %

⁶ Il convient de préciser que cette analyse se fonde uniquement sur la présence de l'humain sur le kitesurf mais ne prend pas en compte l'effet de la voile qui pourrait accroître encore le dérangement occasionné. Certains spécialistes suggèrent en effet, que l'aile du kitesurf aurait pour conséquence de faire fuir les oiseaux à des distances plus élevées car ces derniers la confondraient avec un « gros » prédateur volant (type rapaces) (voir ailleurs dans cet ouvrage pour une analyse complète du kitesurf).

Tableau VII : réductions du domaine vital des oiseaux d'eau liées à la présence des sports nautiques lors d'une journée de forte fréquentation du plan d'eau : l'exemple du samedi 23 septembre 2006 à pleine mer

espèces	perte d'habitat exploité à pleine mer
petits limicoles	- 45,7 %
Bernache cravant	- 54,3 %
Courlis cendré	- 6,2 %
Huîtrier pie	0 %
Pluviers	- 54,0 %
Tadorne de Belon	- 47,6 %

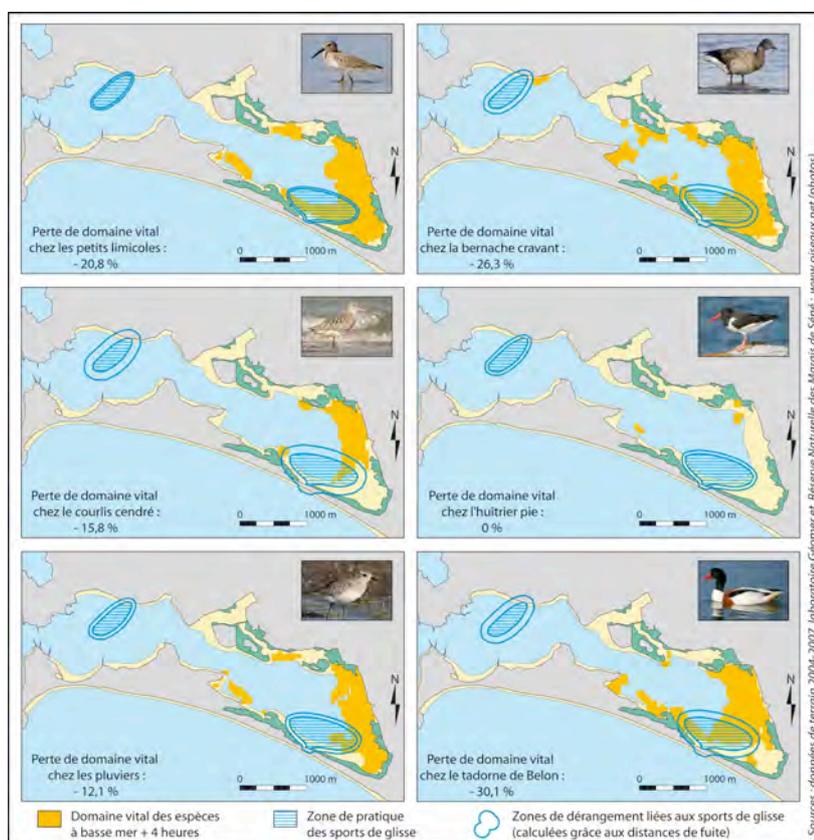


Figure 14 : la pratique du kitesurf et les interactions avec les oiseaux d'eau à marée montante. L'exemple du dimanche 08 octobre 2006 à basse mer +4 heures.

Remarque : journée nuageuse, pleine mer à 18h20, coefficient de 114, vent de secteur sud, sud-est de 12 à 14 nœuds, 12 kitesurfers, 8 planchistes.

La *figure 15* est une synthèse globale des concurrences territoriales entre les hommes et les oiseaux d'eau sur le site de la Petite-Mer de Gâvres. Elle représente le cumul de l'ensemble des zones d'interactions hommes/oiseaux que nous avons pu identifier grâce aux analyses spatiales. Toutes les activités humaines présentes sur le site pendant l'hivernage des oiseaux ont été prises en compte ainsi que toutes les espèces d'oiseaux sélectionnées dès le départ pour réaliser nos analyses (six espèces au total). Le document permet ainsi de visualiser où sont situées les zones où peuvent potentiellement avoir lieu les interactions entre les hommes et les oiseaux en fonction du cycle de marée. Elle permet également de déterminer quelles sont celles qui sont les plus sensibles d'un point de vue du dérangement de l'avifaune.

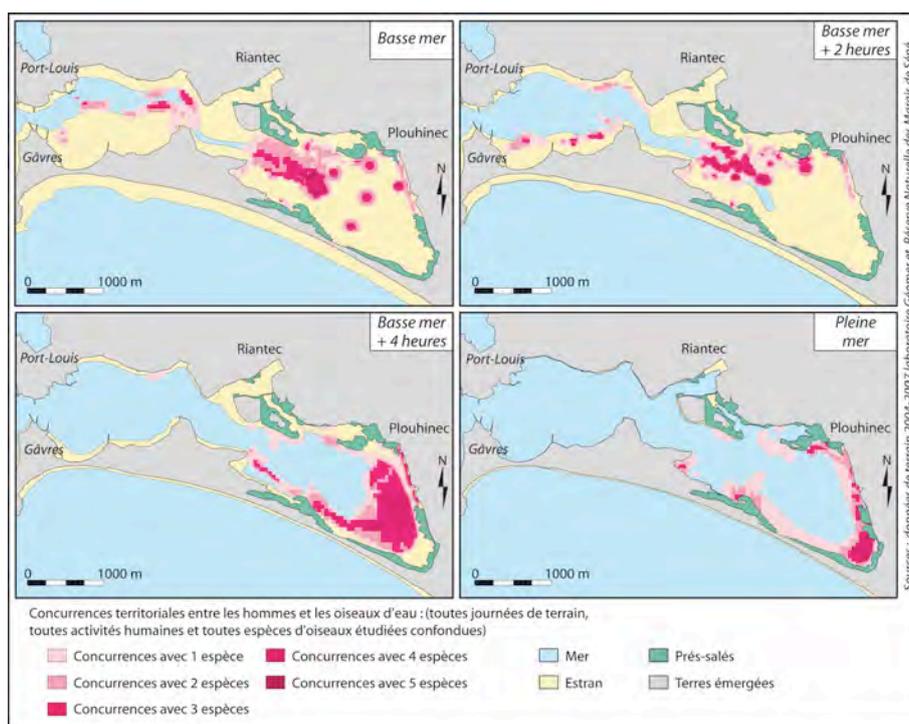


Figure 15 : synthèse des concurrences territoriales hommes/oiseaux sur la Petite-Mer de Gâvres en fonction du cycle de marée

Limites et intérêts de l'outil proposé

Des limites à la démarche méthodologique proposée existent. La première est liée au fait que nous ne réalisons pas les croisements hommes/oiseaux en temps réel. En effet, dans le cas de la Petite-Mer de Gâvres, les géographes et les biologistes n'étaient pas nécessairement présents lors des mêmes journées de terrain. Il s'agit d'un choix délibéré. En effet, le protocole proposé n'a absolument pas vocation et la prétention de faire la preuve du dérangement en temps réel, c'est-à-dire de démontrer que les activités humaines sont à l'origine d'une modification du comportement des oiseaux ou de leur répartition spatiale sur le site. Dans la mesure où notre objectif est la production d'un outil d'aide à la gestion, notre méthodologie se veut effectivement plus simple. Son but final n'est donc pas de croiser le comportement des hommes avec le comportement des oiseaux (avec toutes les difficultés que représentent le traitement et l'interprétation de telles données) mais de croiser les territoires des hommes avec les territoires des oiseaux (domaine vital). Ainsi, notre protocole privilégie avant tout les analyses spatiales territoriales plutôt que les analyses comportementales traditionnelles.

La sous-estimation du dérangement est une deuxième limite importante à notre travail et ceci, pour plusieurs raisons.

- Nos analyses se sont basées sur les distances de fuite moyennes, ce qui sous-estime le dérangement. Aussi, il serait plus pertinent de s'appuyer sur les distances de fuite maximales (auxquelles certains auteurs ajoutent une marge de sécurité supplémentaire) ou encore sur les distances d'évitement pour assurer une prise en compte de la sensibilité de l'ensemble des individus d'une même espèce présents sur un site, des moins sensibles aux plus sensibles (Fernandez-Juricic *et al.*, 2005 ; Fox *et al.*, 1997 ; Laursen *et al.*, 2005 ; Triplet *et al.*, 2003 ; Triplet *et al.*, 2007).
- Si la méthodologie prend en compte la mobilité des activités humaines, cet aspect reste difficile à appréhender à la fois sur le terrain et lors des analyses spatiales et nécessiterait donc d'être amélioré. Ainsi, le choix de représenter certaines sources potentielles de dérangement comme les pêcheurs à pied sous forme de points immobiles dans l'espace et dans le temps (*figures* 12 et 13) est loin d'être satisfaisant. En effet, ce choix ne prend pas en compte toute la réalité de terrain des mouvements et des comportements des usagers sur le site. Des observations *in situ* ont ainsi montré que dans certaines conditions, quelques personnes seulement se déplaçant sur les vasières peuvent stériliser des surfaces conséquentes notamment parce que les oiseaux ne réoccupent pas immédiatement les zones ayant été dérangées (Le Corre,

2009). Ces choix nous ont été imposés par les limites méthodologiques dans le recueil des données de terrain (comment mesurer et spatialiser les mouvements des usagers sur un espace ouvert ?) et techniques liées à l'utilisation de l'outil SIG (comment croiser des données à la fois spatiales et temporelles dans une même analyse cartographique ?). Il conviendrait d'améliorer ces aspects notamment en proposant des développements en termes de modélisation.

- Les analyses cartographiques ont été réalisées en s'appuyant sur des journées-types, et non par rapport à des répartitions moyennes des usages en fonction des facteurs environnementaux ou sociaux. Une étape importante serait de réaliser des analyses statistiques plus poussées toujours en vue de modéliser le dérangement.

- Enfin, le protocole proposé ne permet pas d'évaluer les conséquences du dérangement sur les populations d'oiseaux en répondant à des questions éminemment complexes du type : quelles étaient les espèces d'oiseaux présentes sur le site il y a 10 ans, 20 ans, 50 ans et en quelle abondance lorsque la pression humaine était plus faible ? Quelles seraient les espèces actuellement présentes et en quelle abondance si l'homme n'était pas présent sur le site ? Ces questions sont, selon nous, hors de propos dans notre démarche, puisque la présence humaine est belle et bien existante sur le site et qu'il faut justement réfléchir et agir en en tenant compte. La méthodologie développée propose donc de partir de l'existant afin d'évaluer le dérangement actuel.

Les résultats obtenus lors de cette première étude s'apparentent ainsi à un état de référence sur le site de la Petite-Mer de Gâvres. Dans cette optique, cette même méthodologie prendrait une toute autre dimension si elle pouvait être réactualisée d'ici 5 à 10 ans. On pourrait ainsi, à partir de l'état de référence, suivre les évolutions et les mettre en relation avec de nouveaux modes de fréquentation ou d'autres facteurs naturels ou anthropiques.

Les intérêts de l'outil proposé s'évaluent au regard des besoins des gestionnaires des sites ornithologiques. Se basant sur l'interprétation de la directive européenne, nous montrons qu'il est tout à fait possible de déterminer, par le biais d'analyses territoriales, les activités humaines à l'origine de la réduction de la taille du domaine vital chez les populations d'oiseaux d'eau. Cela revient donc, par voie de conséquence, à déterminer quelles sont les activités que l'on peut considérer comme des « perturbations significatives », non pas au regard de la biologie pure, mais au regard de la directive européenne. Ainsi, la force de cette démarche réside dans le fait de substituer au cadre biologique traditionnel un cadre législatif reconnu et validé par tous les États européens. Dans ce contexte bien spécifique, la mesure de l'impact

réel devient donc, *a fortiori*, secondaire. En effet, les directives européennes prévoient qu'« il n'est pas nécessaire de prouver qu'il y aura des effets réels significatifs, mais la probabilité à elle seule suffit à justifier des mesures correctives. Cela peut être considéré comme compatible avec les principes de prévention et de précaution » (MATE, 2000).

Cette démarche présente, enfin, l'avantage de produire une connaissance et des résultats démonstratifs et communicatifs, voire pédagogiques. En effet, l'interprétation de ces derniers n'est plus affaire de spécialistes mais peut être comprise et appropriée par n'importe quel public, connaisseur ou non, grâce à des cartographies réalistes.

Sur la base des conclusions obtenues, il est possible de proposer et surtout de justifier diverses préconisations de gestion très concrètes et appropriées à chaque site pour réduire le dérangement de l'avifaune :

- fermeture de certains accès trop sensibles,
- non-aménagement de certains sentiers (voire suspension de la certitude de passage sur le littoral),
- proposition d'une zone de quiétude sur mesure,
- interdiction ou réglementation de certaines activités humaines,
- mais également laisser-faire lorsque les données montrent pas ou peu d'interactions.

Les résultats attendus des enquêtes et des questionnaires

La démarche méthodologique proposée, outre ses aspects quantitatifs, a également permis de développer une approche qualitative visant à cerner les profils des usagers présents sur le site étudié (*cf.* méthodologie). Les résultats mettent en évidence que les attentes et les sensibilités envers le patrimoine naturel sont variées et fonction des catégories d'usagers considérées. Selon la provenance géographique, l'âge, les catégories sociales ou les activités pratiquées, les usagers sont plus ou moins informés sur les enjeux naturalistes des sites qu'ils fréquentent. Ainsi, la population des pêcheurs à pied amateurs qui fréquente la Petite-Mer de Gâvres depuis des décennies est peu sensibilisée à l'environnement malgré une provenance géographique locale. Cela s'explique essentiellement par son âge, mais également par la catégorie socioprofessionnelle. De leur côté, les kitesurfers qui sont pourtant bien informés sur les différents statuts de protection de la Petite-Mer de Gâvres (essentiellement en raison du conflit qui les oppose aux protecteurs de la nature) connaissent peu les oiseaux qu'ils côtoient. La Petite-Mer de

Gâvres représente avant tout pour eux un simple support de pratique de leur sport.

Mais les résultats mettent également en évidence des permanences, notamment en ce qui concerne la perception de la notion de dérangement de l'avifaune. Ainsi, on constate que la majorité des personnes interrogées (68,6 % de l'ensemble des enquêtés) a conscience que la fréquentation humaine en général peut avoir des effets et des impacts négatifs sur les populations d'oiseaux (*tableau VIII*, question a). Le dérangement et ses conséquences sont d'ailleurs essentiellement associés à la période de nidification des oiseaux (risques sur les poussins, risques sur les couvées) et rarement à la période d'hivernage. Mais les résultats mettent surtout en évidence une contradiction entre une conscience théorique des méfaits possibles du dérangement et la perception personnelle que s'en font les usagers sur les sites. Ainsi, si la majorité des enquêtés reconnaissent la notion de dérangement (*tableau VIII*, question a), nombre d'entre eux (76,6 % des enquêtés) pense, en revanche, que leur propre présence n'a aucun effet sur les oiseaux qu'ils côtoient (*tableau VIII*, question b).

Tableau VIII : la perception du dérangement de l'avifaune par les usagers de la Petite-Mer de Gâvres

	Nombre total de questionnaires : n = 312	oui	non	je ne sais pas
<i>a</i>	La fréquentation humaine engendre-t-elle, selon vous, des conséquences sur les oiseaux ?	68,6 %	19,2 %	12,2 %
<i>b</i>	Pensez-vous que votre présence personnelle sur ce site a des conséquences sur les oiseaux ?	18,9 %	76,6 %	4,5 %

Différents discours sont alors adoptés pour justifier sa propre innocence. Il existe ainsi, selon les cas :

1. La revendication de pratiquer une activité « écologique » proche de la nature qui ne peut pas être néfaste pour les oiseaux. Ainsi, pour les usagers, dans la mesure où leurs activités (la promenade, la pêche à pied, le kitesurf) sont non polluantes et non bruyantes, elles sont non problématiques sur les sites naturels. D'ailleurs, de nombreux usagers considèrent que de laisser les lieux propres à leur départ suffit à préserver l'environnement (Mounet, 2007).

2. Une tendance à se décharger sur les autres usagers : « Ce sont les autres qui dérangent, ce n'est pas nous ! ». Mounet (2004) remarque également que l'impact cumulé des diverses activités humaines est souvent pris

comme prétexte pour désengager la responsabilité des activités sportives de nature.

3. Le développement d'un sentiment de solitude sur les sites qui poussent les usagers à sous-estimer l'effet de nombre et à oublier qu'ils ne sont pas seuls à côtoyer les oiseaux. Ainsi, lorsque le site est peu fréquenté ou lorsque que les usagers empruntent des itinéraires qu'ils croient déserts, cela les conduit à sous-estimer les effets de leur propre passage.

4. Une tendance à généraliser des comportements d'oiseaux isolés ou des comportements d'espèces d'oiseaux à forte accoutumance à l'homme (goélands, mouettes, aigrette, etc.) au détriment d'autres espèces plus rares et plus sensibles. Ainsi, en concluant que toutes les espèces s'habituent à l'homme, ou qu'elles apprécient ou bénéficient de la compagnie de l'homme, certains usagers des sites naturels revendiquent une forme d'anthropomorphisme des oiseaux.

5. Lorsque la problématique du dérangement est telle qu'elle conduit à des conflits sur les sites, les usagers arguent du manque de données scientifiques. Ainsi, l'axe de défense de certains groupes d'usagers est parfois ferme : prouvez-nous que notre activité dérange les oiseaux ! Prouvez-nous que notre activité conduit à une réduction des effectifs d'oiseaux ! Si l'enjeu de conservation est important, il oblige à mettre en place une étude scientifique pour apporter des résultats neutres et rigoureux ainsi que des connaissances en vue de déterminer quelles sont les activités dérangeantes et non dérangeantes et quelles sont les solutions possibles face à une situation de dérangement avéré.

Les résultats obtenus mettent en évidence l'importance de développer des approches sociales complémentaires aux études biologiques afin d'identifier, d'étudier et de comprendre les perceptions des usagers sur le dérangement de l'avifaune. Ils trouvent notamment leur utilité dans le cadre des besoins des responsables de sites naturels en matière d'aide à la gestion de la fréquentation et de sensibilisation « des publics » au dérangement de l'avifaune.

Conclusion

Longtemps marginalisées, les sciences humaines et sociales connaissent depuis quelques années un développement et une reconnaissance réels dans les thématiques liées à la gestion des usages et de leurs impacts dans les espaces de nature (Brigand *et al.*, 2008 ; Cessford & Muhar, 2003 ; Loomis, 2000). Le besoin de connaissances précises et à grande échelle sur les activités humaines fait aujourd'hui l'objet de questionnements multiples,

notamment sur les espaces littoraux où les usages sont diversifiés, diffus et relativement mal connus. En atteste la création (actuellement en cours) d'un groupement d'intérêt scientifique (GIS) « Fréquentation, Usages et Gouvernance des espaces marins et littoraux protégés » ayant pour objet les sciences humaines et sociales et les aires marines protégées. Ce GIS est attendu par nombre d'acteurs institutionnels et universitaires⁷.

Dans le cadre de la gestion de l'avifaune, les études de fréquentation humaine permettent aux gestionnaires de disposer de données quantitatives, qualitatives et comportementales souvent indispensables pour compléter leurs données écologiques et ainsi avoir une vision d'ensemble sur leur site. Les résultats obtenus mettent généralement en évidence que la fréquentation des sites, contrairement aux idées répandues, est loin d'être anarchique, mais est organisée en fonction d'un certain nombre de variables qu'il est possible d'identifier et d'explicitier : conditions météorologiques, journées et heures considérées, proximité des parkings et des zones d'habitations, praticabilité des sentiers, nature de l'estran, conditions techniques liées à la pratique de chaque activité, etc. Chaque activité humaine fait ainsi l'objet de modalités d'investissement spatial et temporel bien spécifiques.

Si les données produites par le biais d'une étude de fréquentation sont déjà une somme d'informations en soi, il est pourtant possible d'aller plus loin en proposant une démarche de gestion intégrée croisant sciences de l'environnement et sciences sociales. C'est l'esprit dans lequel se place l'outil d'aide à la gestion du dérangement de l'avifaune que nous proposons ici. Certes, ce dernier ne permet pas de répondre à toutes les questions posées par la problématique du dérangement de l'avifaune, notamment les questions liées à la quantification des impacts du dérangement sur les populations des sites (conséquences sur la survie des individus, conséquences sur la taille des populations, etc.). En revanche, le protocole permet d'apporter aux gestionnaires l'ensemble des informations élémentaires (à la fois humaines et ornithologiques), nécessaires à la compréhension des interactions territoriales entre les hommes et les populations d'oiseaux d'eau sur leur site. Les résultats de la Petite-Mer de Gâvres mettent en évidence que les concu-

⁷ Dans le cadre de cette structure, il s'agira de mener un débat interdisciplinaire en sciences humaines et sociales suscité par la gestion des aires marines protégées (AMP) (considérées individuellement ou en tant que réseau) et d'explorer le cœur de métier du GIS en termes de thématiques de recherche soulevées, de méthodologies pour les gestionnaires et d'innovations tant du point de vue technique que technologique. Un partenariat entre l'Agence des AMP et l'équipe Geomer (UMR LETG) et l'UMR AMURE a déjà permis d'amorcer un premier diagnostic grâce à la réalisation d'un état de l'art mené à l'échelle nationale.

rences territoriales sont bien réelles mais qu'elles impliquent des réductions de domaine vital différenciées en fonction des activités humaines et des espèces concernées, en fonction des cycles de marée, des heures de la journée ou encore des journées-types étudiées. Sur la base des conclusions obtenues par le biais des analyses spatiales, il est finalement possible d'aboutir à un zonage de l'espace en fonction des espèces, des activités et/ou des jours de fréquentation considérés. Il est alors permis de proposer et de justifier diverses préconisations de gestion très concrètes et appropriées à chaque site pour réduire le dérangement de l'avifaune. Ces préconisations sont ainsi des compromis variables, selon les sites et les enjeux, qui privilégient, laisser-faire et ouverture au public ou bien, au contraire, restriction des usages et conservation des populations d'oiseaux.

L'outil développé nécessite d'être affiné (notamment d'un point de vue méthodologique) et testé sur d'autres sites pour améliorer sa pertinence globale et lui donner un caractère reproductible. Mais cette expérience est déjà prometteuse. D'une part, elle a d'ores et déjà fourni le cadre méthodologique pour des études d'incidence Natura 2000 en Bretagne (exemple : sites de Ludré/Saint-Armel, Sarzeau dans le département du Morbihan, rivière de Pont-l'Abbé dans le département du Finistère). D'autre part, elle a prouvé l'intérêt qu'il y a à engager un partenariat entre gestionnaires et scientifiques en sciences sociales (un laboratoire de géographie, une réserve naturelle et un organisme d'État) sur un sujet qui soulève à la fois des enjeux de gestion et de recherche. Les bénéfices que pourraient tirer les gestionnaires d'une telle approche transversale sont nombreux. Mais cette interdisciplinarité demande un certain effort afin de décloisonner un monde de spécialistes où chacun s'accommode de son propre vocabulaire et de ses propres modes de raisonnements (Parc national de la Vanoise, 1997). Pour Mathevet et Poulin (2006), il s'agit de « dépasser l'approche pluridisciplinaire interne à la biologie pour un réel travail interdisciplinaire permettant la construction d'une démarche facilitant une prospective et une gestion des problèmes de conservation ».

Établir une enquête fréquentation : l'exemple de la réserve naturelle nationale de la baie de Somme

Faustine SIMON

L'intérêt pour la protection de l'environnement, l'envie de grands espaces et le rapprochement à la nature, poussent le public à fréquenter de plus en plus des sites naturels et pour la plupart protégés. Dans ce contexte, il apparaît nécessaire qu'un gestionnaire connaisse la fréquentation de son site, afin de gérer au mieux le public.

Une étude sur la fréquentation peut être mise en place pour étudier la nature des activités, leur fréquence, leur évolution temporelle (année, mois, journée), leur nombre... En parallèle à cette étude, le gestionnaire peut également mener une enquête auprès des visiteurs, afin de connaître leur provenance, leurs motivations, leurs connaissances du site...

Une fois les informations récoltées et les données analysées, le gestionnaire a à sa disposition des résultats lui permettant d'adapter au mieux la gestion et la protection de son site à la fréquentation.

L'étude fréquentation

Cette étude doit permettre de répondre aux questions de base : quelles sont les activités présentes sur le site ? Est-ce qu'il y a des périodes de l'année où la fréquentation est plus importante ? Est-ce que certains endroits sont plus pratiqués que d'autres ? Par combien de personnes ?

Une fois les questions fixées, il faut élaborer une grille qui permet de collecter les informations nécessaires. Elle doit être pratique à remplir et être fonctionnelle pour la personne qui l'analysera par la suite.

Pour se rapprocher au plus de la réalité, l'étude doit être menée sur l'ensemble du territoire protégé. Mais si le territoire ne peut pas être couvert en un minimum de temps, le mieux est de se positionner sur le point de vue qui offre la meilleure vision pour le comptage.

Deux techniques de comptages peuvent être choisies, celle appelée *Scan* (comptage de tous les individus et/ou activités à un temps t donné) et *Focus* (comptage de tous les individus et/ou activités en continu).

La méthode du *Focus* permet de relever de façon réelle la fréquentation sur le site, c'est une méthode rigoureuse mais très coûteuse en énergie (moyens humains importants). La méthode du *Scan* donne une estimation, dépendante du nombre de comptages effectués, sur le laps de temps donné. C'est une méthode moins rigoureuse mais beaucoup moins coûteuse, donc plus facile à mettre en place.

Avant le lancement de l'étude, il faut également s'assurer de disposer des moyens humains nécessaires. Par exemple, pour un comptage en *Focus* de 8 h à 18 h tous les jours de la semaine, il faut compter un à deux personnes à temps plein (un territoire avec plusieurs points de comptages simultanés impose des moyens humains encore plus importants).

Par contre, un comptage *Scan* effectué toutes les deux heures entre 10 h à 18 h et seulement un jour par semaine, peut très bien être réalisé par le personnel en place.

Si différents compteurs sont nécessaires, ils doivent absolument s'accorder au préalable sur la façon de compter (lieux, heures, ce qui est pris en compte ou non).

Exemple de la Réserve naturelle de la baie de Somme

Les objectifs du gestionnaire sont de répondre à des questions simples comme : Quelles sont les activités les plus présentes sur la Réserve ? Quels sont les pics de fréquentation enregistrés sur une journée ou durant l'année ? La fréquentation se répartit-elle de la même façon sur l'ensemble du territoire ?

Les moyens humains (agents de la Réserve) permettent de réaliser un *Scan* toutes les deux heures entre 10 h à 18 h, deux jours par semaine choisis de façon aléatoire, pour ne pas introduire de biais.

Le *tableau I* résume les informations demandées.

Tableau I : exemple de tableau pouvant être rempli sur le terrain

Date	Réserve Naturelle			
Heure	haut de plage	prés salés	fond de baie	Total
Plage				
Promenade				
Groupe encadré				
Chiens				
Cueillette/ pêche				
Equitation				
Voile haute				
Voile basse				
Engins aériens				
Scientifique / Observations				
Vélos				
Professionnels				
Total				

Les données sont ensuite saisies sur un logiciel simple de type Excel. Elles peuvent être exprimées de manière graphique (*figure 16*) par des schémas de type camembert, des histogrammes, des courbes... La représentation graphique dépend des préférences du gestionnaire ou de ce qu'il cherche à mettre en avant. Par exemple, pour examiner la proportion des activités sur la Réserve naturelle, un « camembert » paraît mieux adapté.

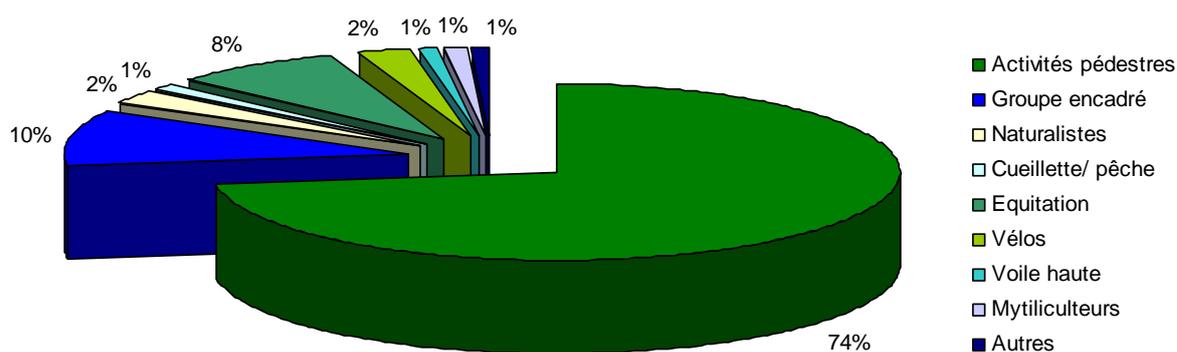


Figure 16 : activités observées sur la Réserve pour les mois d'avril à septembre

L'évolution journalière ou annuelle de la fréquentation, peut également être un élément intéressant à étudier pour le gestionnaire (pour gérer l'emploi du temps de ses agents, par exemple). Sur la Réserve naturelle de la baie de Somme, la fréquentation journalière moyenne du site semble fortement augmenter à partir de 12 h et connaît un pic à 16 h (*figure 17*).

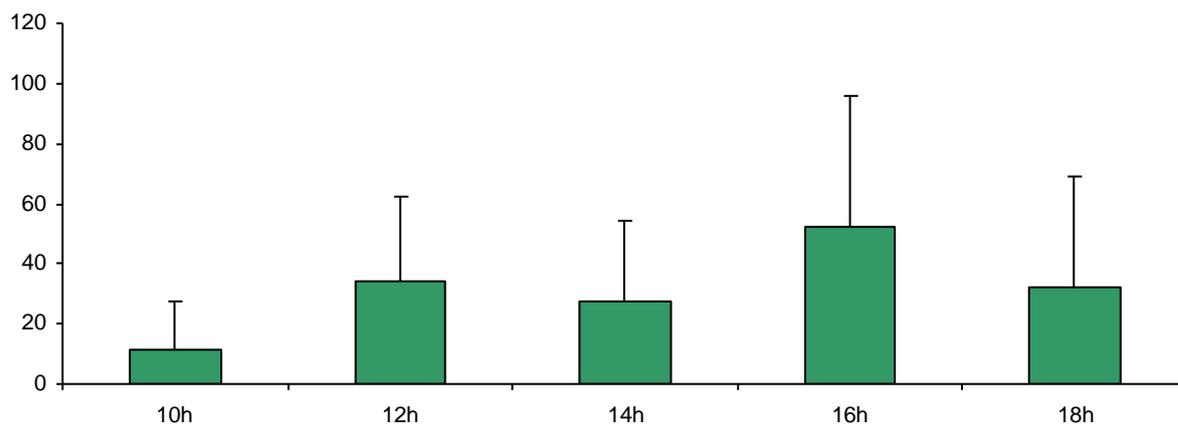


Figure 17 : fréquentation moyenne sur la Réserve au cours de la journée (mois juillet-août)

Pour une analyse plus rigoureuse et scientifique, il faut ajouter les écart-types puis tester les différences observées à l'aide de logiciels de statistiques. Sur la *figure 17*, cela permet de répondre de façon scientifique à la question : est-ce que la fréquentation moyenne augmente de façon significative à 16 h ?

Les données doivent d'abord être catégorisées avant de se lancer dans des tests (nombre de variables, données non-paramétriques, données appariées...). Sur cet exemple, un test de Kruskal-Wallis (données indépendantes, non-paramétriques) permet de vérifier que la fréquentation moyenne sur la Réserve augmente de façon significative entre 10 h et 12 h et entre 14 h et 16 h ($P < 0,05$).

Par la suite, les statistiques peuvent également permettre d'examiner des questions plus complexes comme : une activité est-elle liée à une zone particulière ? A-t-on les mêmes activités au mois de mai qu'au mois d'août ?

Ces questions peuvent être examinées grâce à des analyses de correspondances multiples comme les AFC ou les ACP (analyse factorielle de correspondance, analyse canonique principale).

Une fois la prise de données effectuée, de multiples questions peuvent être examinées. Le plus important est de disposer d'un tableau de base, simple d'utilisation mais très complet et de faire preuve de rigueur dans la prise des données et de leur analyse.

L'enquête auprès du grand public

L'apport de connaissances sur la fréquentation d'un site peut aider son gestionnaire à mieux gérer le public et la protection de l'espace.

Mais il est également important de connaître les motivations de ce public, de savoir quelles activités il pratique, ce qu'il recherche, quand il vient et s'il trouve que les informations mises à sa disposition sont adaptées.

La réponse à ces questions apporte des éléments importants au gestionnaire. Il peut cerner plus facilement le public qui fréquente le site, ses attentes, ses connaissances, sa provenance...et adapter ses mesures de gestion en conséquence.

Une fois les questions fixées, il faut élaborer le questionnaire, court et concis pour que les gens puissent répondre rapidement. La plupart des visiteurs viennent pour profiter des lieux et ne répondent au questionnaire que s'il est simple et rapide.

L'enquête peut être réalisée avec l'aide de professionnels du tourisme, d'associations locales, des agents de terrains... Elle peut contenir deux parties :

- une sur les personnes et leur lien avec l'espace protégé : est-ce qu'elles connaissent cet espace ? Que sont-elles venues chercher ? Viennent-elles régulièrement ? Trouvent-elles les informations accessibles ?...,
- l'autre partie renseigne sur leur provenance, leur tranche d'âge...

Plus il y a de questionnaires remplis et plus les résultats sont représentatifs. L'emploi d'un stagiaire ou d'un saisonnier peut-être une aide précieuse et évite de trop solliciter les agents permanents.

Le choix des lieux d'interview est important car il va orienter l'échantillonnage. Il est choisi en fonction de la représentativité de la population, un passage suffisamment soutenu et la facilité d'accès pour l'enquêteur.

Exemple de la réserve naturelle de la baie de Somme

Le questionnaire a été élaboré en fonction des attentes du gestionnaire et des données qui lui sont nécessaires pour optimiser la gestion du site. Dans cette enquête, plusieurs questions concernaient les Réserves naturelles en général : est-ce que les gens connaissent ces espaces protégés ? Est-ce qu'ils ont une idée de leur but ? Est-ce qu'ils ont connaissance de la réglementation ?

Le questionnaire est présenté ci-dessous.

Enquête sur les visiteurs de la Réserve naturelle de la baie de Somme

Pour nous permettre de mieux répondre à vos attentes, merci de bien répondre à nos questions.

1. Sur la Réserve

Connaissez-vous les réserves naturelles ?

- Oui
- Non

D'après-vous quel est le but d'une réserve naturelle ?

- Protéger la faune et la flore
- Faire découvrir les paysages
- Etudier les espèces animales ou végétales
- Permettre aux gens de profiter de la nature et des grands espaces

Connaissez-vous l'existence de la réserve naturelle de la baie de Somme ?

- Oui
- Non

Comment avez-vous connu son existence ?

- Par hasard
- Recommandation / Amis
- Famille / Résidence
- Télé / Internet
- Structures touristiques

Venez-vous souvent sur la réserve ?

- Première fois
- De temps en temps
- Régulièrement

Quel est le motif de votre visite aujourd'hui ?

- La plage
- La promenade pédestre
- La promenade équestre
- Loisirs ou activités sportives
- Les paysages, la détente
- Découverte de la faune et de la flore

Êtes-vous informé de la réglementation sur la réserve ?

- Oui
- Non

Les informations sont-elles accessibles ?

- Très bien
- Bien
- Moyen
- Insuffisant

Pensez-vous revenir sur la réserve ?

- Oui
- Non

2. Vous concernant

Votre résidence principale

- Département de la Somme
- Département picard
- Régions voisines (Haute-Normandie, Île-de-France, Nord-Pas-de-Calais)
- Autre région française
- Étranger

Avec qui êtes vous venu ?

- Seul
- En couple
- En famille
- Entre amis

Dans quelle tranche d'âge vous situez-vous ?

- 18 – 25 ans
- 25 – 40 ans
- 40 – 60 ans
- plus de 60 ans

Les données de l'enquête sur la Réserve naturelle ont été rentrées sous un tableau Excel (*tableau IX*)

Tableau IX : exemple de base de données complétée avec les réponses du questionnaire

Connaissez-vous les réserves naturelles ?		D'après-vous quel est le rôle d'une réserve naturelle ?				Quel est le motif de votre visite aujourd'hui ?					
Oui	Non	Protéger la faune et la flore	Etudier les espèces animales ou végétales	Faire découvrir les paysages	Permettre aux gens de profiter de la nature et des grands espaces	La plage	Activités sportives / Loisirs	Découverte de la Faune et de la Flore	Promenade pédestre	Promenade équestre	Paysage / Détente
1					1	1					1
	1			1	1				1		1
1		1	1		1		1				
1		1				1		1			

Les résultats peuvent être exprimés de manière graphique (*figures 18 et 19*).

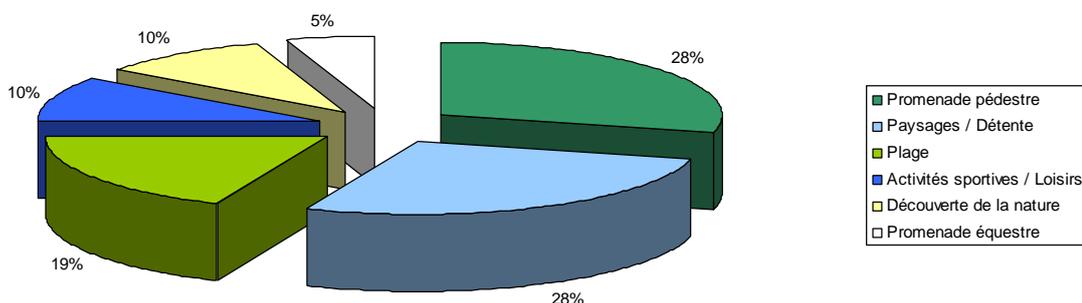


Figure 18 : réponses à la question : quel est le motif de votre visite aujourd'hui ?

Le public vient sur la Réserve en majorité pour se détendre, se promener et profiter des paysages. Le gestionnaire peut ainsi disposer de ses informations pour adapter sa gestion, ses supports d'informations et son discours vis-à-vis du grand public.

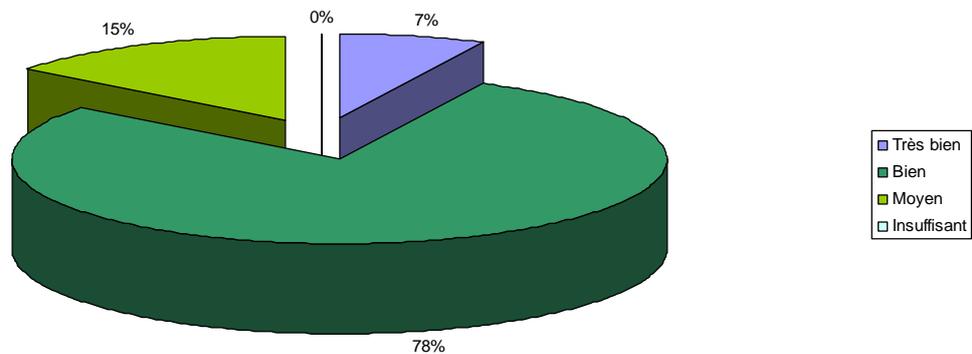


Figure 19 : réponses à la question : les informations sont-elles accessibles ?

Grâce ces réponses le gestionnaire peut voir que ces différents supports d'informations sont plutôt adaptés au public. Les différentes remarques notées lors de l'enquête, lui permettront d'optimiser sa communication.

Ces résultats, comme ceux de l'analyse de la fréquentation, doivent ensuite être testés statistiquement, afin d'être validés scientifiquement.

Conclusion

L'acquisition de ces données est une étape primordiale dans la gestion d'un espace protégé.

Lors de ces enquêtes, la présence de l'agent sur le terrain au contact du public, est également intéressante, car elle permet d'établir un dialogue avec les personnes et de les renseigner sur les règles à respecter et les enjeux de protection de cet espace.

Ce genre de données peut ensuite être utilisé lors de l'élaboration des plans de gestion, des plannings des agents, des comités consultatifs, des réunions de travail, de la mise en place des supports informatiques...

Le but final étant de gérer et de sensibiliser le public tout en aidant à la préservation des aires protégées.

Définir, analyser et prendre en compte les dérangements dans la gestion d'un site

**Patrick TRIPLET, Sophie LE DREAN QUENEC'H DU &
Faustine SIMON**

Les dérangements sont la cause et la conséquence de changements de comportement, de distribution et d'abondance des populations animales. Ils sont engendrés soit par la présence à une faible distance d'un être humain ou d'un animal soit par une émission sonore (bruit, détonation,...) provoquant une réaction d'évitement ou de fuite d'un individu ou d'un groupe d'individus. En langue française, dérangement et perturbation sont utilisés de manière similaire, le terme de dérangement étant la meilleure traduction du mot anglais « disturbance ».

Les dérangements engendrent des changements de comportement, de distribution, de taille des populations (Senner & Howe, 1984 ; Davidson & Rothwell, 1993 ; Gill, 2007 ; Smit & Visser, 1993 ; Triplet, 2009 ; Miller *et al.*, 1998 ; Fernandez-Jurici, 2000 ; 2002 ; Gill & Sutherland, 2000 ; Le Corre, 2009), compromettent la survie des individus (Wayters *et al.*, 1997 ; West *et al.*, 2002 ; Bell & Owen, 1990) et le succès reproducteur de certaines espèces (Gieses, 1996 ; Burger & Gochfeld, 1998 ; Miller *et al.*, 1998 ; Gill, 2007 ; Gill & Sutherland, 2000 ; Gill *et al.*, 2001).

L'Union européenne a pris conscience qu'il fallait mettre en place des outils obligeant les États ou leur permettant de mettre en œuvre des actions destinées à éviter que les dérangements ne constituent une source de problèmes pour les oiseaux.

C'est ainsi que l'article 5 de la directive CEE 79/409 dite « Directive Oiseaux » interdit « de les perturber intentionnellement [...] pour autant que la perturbation ait un effet significatif, eu égard aux objectifs de la présente directive ».

Un texte similaire se trouve dans la directive CEE 92/43 dite « Directive Habitat » qui précise dans son article 12 que les États membres doivent interdire en particulier « la perturbation intentionnelle de ces espèces, notam-

ment durant la période de reproduction, de dépendance, d'hibernation et de migration ».

On considère que, pour être significative, une perturbation doit avoir des effets sur l'état de conservation d'une espèce. En d'autres termes, et cette conception est surtout développée par les chercheurs anglophones, l'effet du dérangement est défini comme étant tout envol d'un ou de plusieurs oiseaux engendrant leur redistribution spatiale. La conséquence immédiate est un changement de localisation et une modification du comportement (arrêt de l'activité en cours, puis reprise dans d'autres conditions). Par contre, dès lors que le dérangement conduit à la mortalité directe de l'oiseau (prédation, chasse,...) ou indirecte (abandon d'un nid avec œufs ou poussins), il y a impact.

Pour les limicoles, trois éléments immédiats peuvent caractériser les dérangements.

- La distribution des oiseaux est affectée, entraînant un évitement à long terme des zones où les activités humaines sont chroniques, d'importance ou courtes mais intenses. Les oiseaux fréquentent des zones moins dérangées mais de qualité trophique moindre. Ils peuvent également n'utiliser que les zones les plus riches en proies, mais disponibles qu'en l'absence d'humains, par exemple, tôt le matin ou la nuit. Les dérangements peuvent également influencer les modalités d'exploitation et de distribution des ressources trophiques (ressources sur/sous exploitées par les oiseaux) par la diminution du temps potentiel d'exploitation (Platteuw & Heukens, 1997).

- Le comportement des oiseaux est modifié (envol, vigilance, modification du rythme d'ingestion). Les changements comportementaux peuvent impacter négativement la démographie de l'espèce en réduisant la fécondité ou la survie. Une preuve formelle des effets du dérangement peut être apportée si le comportement des oiseaux s'avère modifié en fonction de différents niveaux d'activités humaines. Par exemple, la vigilance peut augmenter, entraînant une diminution du rythme d'ingestion, du fait d'activités humaines de plus en plus dérangeantes. La grande difficulté est de bien pouvoir faire la différence entre les comportements adoptés en réponse à des dérangements et ceux procédant de comportements naturels (Sutherland, 2007).

- Les dérangements tendent à provoquer des pertes temporaires d'habitats. Il en résulte des conséquences sur les budgets énergétiques journaliers, sur l'aptitude à se reproduire et sur la survie, et donc à moyen terme sur la démographie des populations, point sur lequel nous reviendrions.

Au cours de l'hiver, les oiseaux semblent plus tolérants aux déränge-

ments qu'à l'automne. Stillman & Goss-Custard (2002) et Triplet *et al.* (1999) précisent, lors d'études sur l'Huîtrier pie, que cette accoutumance (ou habitude), peut être simplement le fait d'une recherche de diminution des coûts énergétiques quand les ressources alimentaires commencent à diminuer et que les dépenses énergétiques s'accroissent avec la baisse de la température. L'accoutumance se produit quand les oiseaux tendent, à conditions égales de température et d'abondance des ressources alimentaires, à mieux tolérer la présence prévisible d'humains, ce qui se traduit par une distance d'envol plus courte ou par une diminution de la vigilance et donc une augmentation de leur rythme de captures de proies.

Chez certaines espèces, comme le Bécasseau sanderling (*Calidris alba*), lorsque le nombre d'humains augmente dans un rayon de 100 m autour des oiseaux, ces derniers consacrent moins de temps à s'alimenter par minute et sont obligés de poursuivre leur phase alimentaire après la tombée du jour (Burger & Gorchfeld, 1991).

Une même activité n'aura pas le même impact selon les espèces et les sites. Le mode de vie des espèces influence leur réponse (Eybert *et al.*, 2003 ; Triplet *et al.*, 2003 ; Flamant *et al.*, 2005 ; Laursen *et al.*, 2005 ; Goss Custard *et al.*, 2006). Triplet *et al.* (2001) et Blumstein (2003) ont constaté que les espèces les plus sensibles aux dérangements sont des espèces grégaires comme la Barge à queue noire (*Limosa limosa*), le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) et la Bernache cravant (*Brunta bernicla*) comparativement aux espèces plus solitaires comme le Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*). L'effet de groupe a tendance à amplifier la réponse face un dérangement donné. Les individus des espèces plus solitaires auront une réponse à l'envol plus faible (Triplet *et al.*, 2007).

L'impact du dérangement varie en fonction de sa source, du site et de l'espèce concernée

Les sources de dérangements prévisibles, tel le passage régulier d'un engin sur une zone déterminée à des horaires peu variables, conduisent à une certaine habitude et à une diminution des distances d'envol voire à l'absence d'envol. Au contraire, des dérangements imprévisibles tels que des activités sportives occasionnelles sur le site provoquent en général un dérangement important. Sur le lac IJsselmeer, aux Pays-Bas (Plaateuw & Henkens, 1997b), les bateaux passant rapidement occasionnent un dérangement total mais de courte durée, alors que les bateaux peu rapides occasionnent des dérangements de la même ampleur mais pendant une période beaucoup plus

longue. Les stationnements n'y sont pas clairement limités par les activités nautiques qui se pratiquent en période estivale. De ce fait, sur ce site, de vastes zones ne sont déjà plus utilisées par les oiseaux.

De nombreux travaux montrent par ailleurs que les piétons dérangent plus que les véhicules qui semblent sécuriser les oiseaux (voir par exemple Klein, 1993). Les piétons sont d'autant plus dérangeants qu'ils sont accompagnés d'un chien, dans ce cas, la distance d'envol des oiseaux peut être 20 à 30 fois supérieure (Pearce-Higgins & Yalden, 1997). L'impact des chiens est très important, notamment pour les espèces se reproduisant au sol ou en milieu estuarien où ces animaux sont visibles de très loin par les oiseaux. Les avions et autres engins aériens (ULM, hélicoptères,...) sont également des sources de dérangements potentiels. Owens (1977) montre, par exemple, que les avions et autres aéronefs peuvent provoquer des vols à des distances comprises entre 500 mètres et 1,5 kilomètres. En baie de l'Aiguillon (France), les survols aériens contribuent à 25 % des sources de dérangement des oiseaux d'eau en période d'hivernage (Marchegay & Tesson, 1999).

Toutes les espèces ne réagissent pas de la même façon face à une source de dérangement. Smit & Visser (1993) ont ainsi montré les différences existant chez deux espèces, l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*) et le Courlis cendré (*Numenius arquata*), confrontées à différentes sources de dérangements. La distance d'envol liée au passage de personnes à pied est supérieure à celle provoquée par un véhicule chez la première espèce alors que le phénomène inverse est constaté chez la seconde. La différence de sensibilité pour une même espèce entre les sites peut s'expliquer par la différence de pression de dérangement. En baie de Seine (France), la distance d'envol de l'Huîtrier-pie est plus faible qu'en baie de Somme, probablement en liaison avec une pression de chasse sur les limicoles moins importante. De même les distances d'envol estimées en baie de Somme (France) sur deux espèces de limicoles sont nettement supérieures à ce qui est estimé sur les sites britanniques (*tableau X*) (Fitzpatrick & Bouchez, 1998 ; Triplet *et al.*, 1998).

Tableau X : comparaison des distances d'envol de deux espèces de limicoles en baie de Somme (France) (d'après Triplet *et al.*, 1998) et en Grande-Bretagne (d'après Fitzpatrick & Bouchez, 1998)

	baie de Somme	Grande-Bretagne
Huîtrier pie (<i>Haematopus ostralegus</i>)	29 m	89 m
Chevalier gambette (<i>Tringa totanus</i>)	37 m	113 m

La *figure 19* synthétise les réactions d'un oiseau confronté à des dérangements. En théorie, les réactions sont enregistrées à trois niveaux : l'individu, la population d'une zone (aire de reproduction ou d'hivernage), la population de l'espèce. En l'absence d'un site de substitution présentant des ressources alimentaires suffisantes ou une compétition faible, un oiseau devra soit se déplacer jusqu'à trouver le site propice, soit mourir de faim, soit prendre la place d'un autre oiseau qui devra à son tour rechercher un autre site ou mourir (Cayford, 1993 ; Goss-Custard *et al.*, 1997). En théorie toujours, le départ des oiseaux après un dérangement n'est pas forcément la réponse qui assurera leur survie en raison du fait qu'il doit exploiter un autre site subissant également une pression de dérangement probable, site que par ailleurs les oiseaux devront apprendre à connaître pour éviter les risques (chasse) et pour repérer les meilleures zones alimentaires.

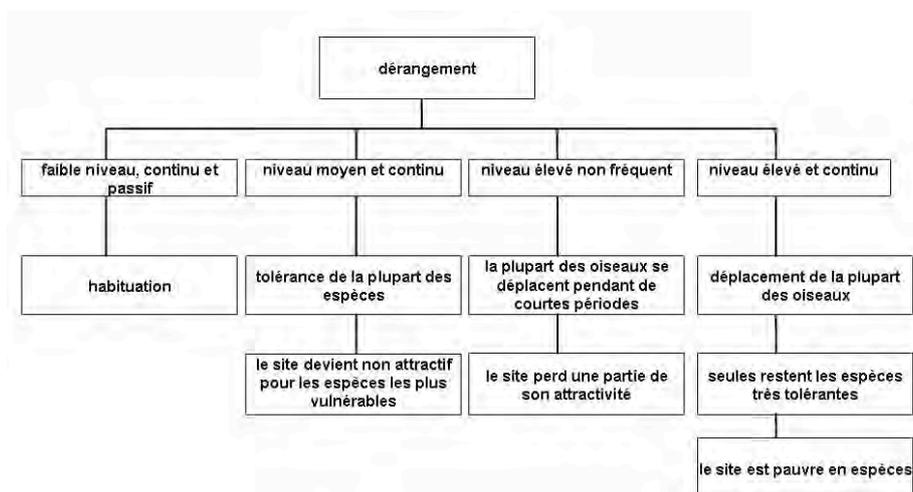


Figure 19 : gradient de réponse des oiseaux aux dérangements d'origine humaine (d'après Hill *et al.* 1997) : en fonction de la tolérance au dérangement des espèces, un site peut devenir moins attractif même pour des niveaux moyens de dérangement

Conséquences à moyen terme des dérangements

Un défaut de prise alimentaire (dû soit à la diminution de prise de nourriture soit à l'augmentation des dépenses énergétiques) peut avoir un impact significatif pour l'individu, voire pour la population, dans la mesure où l'oiseau ne peut plus accumuler les réserves énergétiques nécessaires à la survie hivernale (particulièrement lors d'hivers rigoureux), à la migration ou à la reproduction (voir par exemple Davidson, 1981 ; Davidson & Evans, 1988 ; Ebbinge, 1989 ; Evans, 1991). Or le dérangement se traduit souvent par un arrêt de l'activité, en particulier alimentaire, puis par un envol suivi

d'un repos forcé pendant lequel l'oiseau ne s'alimente toujours pas. Par exemple, dans le cas des dérangements cycliques, liés aux activités récréatives de fin de semaine, les oiseaux sont contraints à un repos forcé d'une à deux journées assez élevé pendant ces journées (observation personnelle).

Sur le plan physiologique, l'envol correspond à une dépense énergétique importante. De plus, le repos forcé qui suit ne permet pas de compenser la perte subie juste après le dérangement. De nombreuses études ont montré que l'augmentation des dépenses énergétiques journalières due aux dérangements est comprise entre 5 % et 25 % (Bélanger & Bédard, 1990 ; Riddington *et al.*, 1996 ; Lefevre, 1999). Ces besoins sont dépendants du temps passé en vol après un dérangement. Les oiseaux seront d'autant plus sensibles aux dérangements que leur condition corporelle (masse de lipides et de protéines) est au plus bas (Lefevre, 1999).

La perte de temps d'alimentation alliée à une diminution de la vitesse de nourrissage peut provoquer une diminution de la consommation de nourriture de 10 à 20 % par jour (Bélanger & Bédard 1990) et jusqu'à 50 % dans des situations de dérangements fréquents (Riddington *et al.*, 1996). Pour compenser ces pertes énergétiques, les oiseaux peuvent modifier leur comportement et leur rythme alimentaire. Par exemple, les oiseaux s'alimentent plus souvent, pendant des périodes brèves, ce qui leur permet de se reposer aux moments de plus forte fréquentation humaine (Davidson & Rothwell, 1993). Dans les îles Britanniques, au cours de la saison estivale, les dérangements liés aux personnes sur un site estuarien provoquent une diminution du temps d'exploitation de cette zone. Les effets des dérangements sont cependant atténués par une diminution des périodes de repos classiques chez les trois espèces étudiées, l'Huîtrier pie, le Courlis cendré et le Chevalier gambette *Tringa totanus* (Fitzpatrick & Bouchez, 1998).

Les oiseaux présentent par ailleurs de nombreuses possibilités d'adaptation aux dérangements, telles que l'accoutumance à la présence relativement proche d'humains aux activités pacifiques et la diminution de leur distance d'envol, qui permettent de limiter le temps perdu et une augmentation du temps consacré à la surveillance lorsque des risques de dérangements existent (Riddington *et al.*, 1996). Toutefois, si les dérangements deviennent trop fréquents, des sites peuvent être abandonnés comme cela a été observé notamment sur l'estuaire de la Vilaine (France) (Schricke, 1982). En baie du Mont-Saint-Michel (France), les stationnements des limicoles ont évolué depuis le début des années 1980 avec en particulier une diminution de la fréquentation d'un secteur de la partie normande. Cette diminution est

particulièrement nette pour certaines espèces qui ont déserté le site comme les Barges rousses *Limosa limosa* et les Bécasseaux maubèches *Calidris canutus* mais est également visible pour d'autres espèces comme l'Huîtrier pie, ou le Bécasseau variable *Calidris alpin* (Le Dréan-Quéneq'hdu *et al.*, 1995). Ce changement peut en partie s'expliquer par une augmentation de la pression de dérangement sur ce secteur. La conséquence est donc identique à une perte d'habitat temporaire (Madsen, 1995 ; Goss-Custard *et al.*, 1994).

Chasse et dérangements

Parmi les dérangements occasionnés par les activités humaines aux oiseaux d'eau, ceux causés par la chasse sont sûrement les mieux documentés. De nombreuses publications ont été consacrées à cet aspect (notamment Bell & Owen, 1990 ; Madsen & Fox, 1995 ; Fox & Madsen, 1997 ; Lefeuvre, 1999). Des réserves, où la chasse est théoriquement interdite en toutes saisons, ont été créées pour compenser les dérangements liés à la chasse (voir Triplet *et al.* 2003).

Analyser une situation

Un gestionnaire d'aire protégée doit mettre en œuvre différents moyens afin d'éviter les dérangements qui peuvent affecter la survie des espèces qu'il doit protéger. Pour en arriver là, des études diverses sont nécessaires.

Une étude sur le dérangement est avant tout comportementale. Elle consiste d'abord à déterminer ce qui permet de conclure à un dérangement. L'observation du comportement d'un individu soumis à un élément inhabituel montre l'existence de quatre zones (*figure 20*). Dans le cas de l'entrée d'un humain dans la zone d'alerte, l'oiseau se montre inquiet, relève la tête, stoppe son activité. Quand la personne entre dans la zone d'évitement, l'oiseau se déplace en marchant, en sautillant, ou en nageant puis s'envole si la personne change de zone jusqu'à arriver dans la plus proche où les oiseaux ne peuvent tolérer une présence source possible pour eux de prédation.

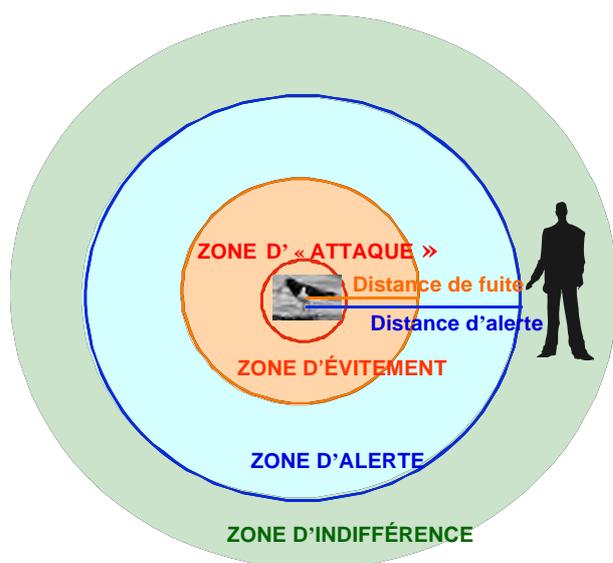


Figure 20 : les quatre zones

Bien définir de quoi on parle

Sur le terrain, les dérangements liés aux activités se manifestent de deux façons :

- une personne ou un groupe, à pied, à cheval, ou pratiquant une activité sportive avec un engin, passe et effarouche les oiseaux qui décollent. Ce dérangement est dit actif.
- l'autre est beaucoup plus difficile à mettre en évidence. Il s'agit d'un dérangement dit passif. Une personne ou groupe de personnes se trouvent sur une zone favorable à des stationnements d'oiseaux, mais ceux-ci ne peuvent être présents en raison de cette présence humaine. Les personnes concernées diront qu'elles ne dérangent pas puisqu'il n'y a pas d'oiseaux. Mais on peut dire également qu'il n'y a pas d'oiseaux parce qu'il y a quelqu'un. Se pose alors la difficile appréciation de ce qui dérange et de ce qui ne dérange pas.

Il est nécessaire de distinguer la fréquentation des dérangements. La fréquentation concerne l'ensemble des activités et des pratiquants de ces activités. Et cela peut ne pas forcément conduire à des dérangements, du moins actifs. Il est toujours très important de mettre en œuvre une étude de la fréquentation, elle permet de relativiser les activités les unes par rapport aux autres (voir fiche de présentation dans cet ouvrage).

Dans l'idéal, l'étude dérangement doit se faire dans le même laps de temps. Il est cependant nécessaire de bien prendre en compte des faits importants.

- La fréquentation par les activités humaines est la plus élevée en période clémente, du printemps à l'automne. Dans les zones sans reproduction

d'oiseaux, la présence de personnes n'aura que des effets minimes, par exemple, l'envol des oiseaux vers d'autres zones. Étant donné qu'à cette période de l'année les températures sont élevées (relativement à l'hiver), les oiseaux ont peu de besoins énergétiques et ces besoins peuvent être compensés rapidement en raison de l'abondance des ressources alimentaires. L'effet lié à un dérangement est faible.

- À l'inverse, en hiver, les températures de plus en plus basses entraînent des besoins énergétiques allant croissant, tandis que les ressources alimentaires vont, au contraire en diminuant. Un même dérangement a donc des conséquences plus importantes qu'en été.

Ainsi, si l'étude fréquentation et l'étude dérangement montrent une importante pression humaine en été, qui se traduit par de nombreux dérangements, ceux-ci n'auront pas les mêmes conséquences qu'une faible présence en hiver avec des dérangements qui, bien que moins nombreux, induiront des dépenses énergétiques fortes, pouvant être préjudiciables.

En baie de Somme, sur la base des observations de terrain, un modèle a été développé, qui montre que, chez l'Huîtrier-pie, il y a tolérance à des dérangements faibles lorsque les ressources alimentaires sont élevées et que les températures sont clémentes. Par contre, en cas de vague de froid, la tolérance aux dérangements doit être égale à zéro, car le moindre dérangement augmente la dépense énergétique, ce qui se traduit, dans le modèle, par une augmentation de la mortalité des oiseaux (Goss-Custard *et al.*, 2006).

La perception différente que chaque observateur peut avoir du moment où l'oiseau réagit fait qu'il est convenu qu'il y a dérangement lorsque le ou les oiseaux s'envolent. Chaque envol peut donc être attribué à une cause. Un tableau de synthèse, indiquant les variables prises en compte permet ultérieurement une analyse objective des différentes causes de dérangements et cela pour les différentes espèces. Ce premier degré de la connaissance peut être suivi de travaux complémentaires, par exemple, sur les modifications du rythme d'activité. À la suite d'un dérangement, les oiseaux se sont envolés, se posent et généralement se reposent au moins quelques instants (ce qui est appelé le temps de repos forcé), puis tentent de reprendre leur activité alimentaire. Ces éléments peuvent être mesurés, ce qui permet de déterminer l'importance du dérangement dans la répartition spatio-temporelle et l'alimentation des oiseaux.

Déterminer et quantifier les dérangements

L'étude des dérangements nécessite l'adoption de prises de mesures standardisées :

- déterminer les causes de dérangements avec la plus grande précision, y compris les envols liés aux passages de rapaces et les causes indéterminées,
- définir le nombre de dérangements par activité et pour des périodes de temps données (par exemple, calcul d'une moyenne rapportée à une heure),
- définir le nombre d'occurrences de l'activité ayant conduit à un dérangement (par exemple, nombre de cavaliers sur le site au moment où un cavalier a provoqué un dérangement),
- noter l'espèce dérangée et le nombre d'individus concernés,
- noter le temps de vol comme étant le temps qui sépare le décollage du premier oiseau et la pose du dernier,
- noter le lieu utilisé comme zone refuge et sa caractéristique (zone alimentaire, zone de pré reposoir à partir duquel les oiseaux vont aller sur le reposoir si l'activité dérangeante est survenue au moment de la marée montante),
- noter le temps de repos forcé, temps qui sépare le moment où les oiseaux se mettent au repos après le dérangement du moment à partir duquel la moitié des oiseaux du groupe reprennent une activité alimentaire (Triplet *et al.*, 1999),
- noter le rythme d'activité avant le dérangement (voir fiche descriptive) et le rythme après dérangement, ce dernier devant être étudié de manière plus précise, par un relevé toutes les cinq minutes jusqu'à un retour à la normale. Noter dans ce cas le temps nécessaire pour ce retour à la normale,
- noter le rythme de captures de proies dès le début de la reprise, en particulier si la recherche alimentaire se produit sur des quadrats dans lesquels le benthos a été échantillonné (voir fiche descriptive),
- si les oiseaux sont revenus sur des quadrats échantillonnés, noter la densité d'oiseaux.

Analyser les distances d'envol

Définition

La distance d'envol est considérée comme étant la distance minimale à partir de laquelle un oiseau s'enfuit lorsqu'une source de dérangement ou de menace se rapproche de lui (Smit & Visser, 1993; Madsen & Fox, 1997). Elle est influencée par différents facteurs : la masse des oiseaux, la taille du groupe, les conditions météorologiques (Triplet *et al.*, 1998 ; Triplet & Gembarski, 2001 ; Laursen *et al.*, 2005), le site et la réaction aux activités humaines pratiquées (Triplet *et al.*, 2002). Il est également nécessaire pour

les oiseaux d'effectuer un choix entre la prise d'un risque à laisser la menace se rapprocher et celle de dépenser de l'énergie à s'envoler (Triplet *et al.*, 1999).

La relative facilité à observer les limicoles a permis l'acquisition de nombreuses données qui ont abouti sur la détermination de constantes :

- la distance d'envol est d'autant plus importante que les oiseaux sont plus lourds (Smit & Visser, 1993 ; Davidson & Rothwell, 1993 ; Burns & Ydenberg, 2002 ; Fernandez-Juricic, 2002 ; Triplet *et al.*, 2001). Une conséquence importante de cette situation est que la zone impactée par un humain est proportionnelle à la taille des oiseaux, par exemple, un Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) comparativement à un oiseau de petite taille comme le Bécasseau variable (*Calidris alpina*) (Smit & Visser, 1993 ; Davidson & Rothwell, 1993).
- les grands groupes s'enfuient à de plus grandes distances que les petits ou que les individus isolés,
- les oiseaux sont plus facilement dérangés par une approche directe que par une approche tangentielle (Blumstein, 2003 ; Triplet *et al.*, 2007),
- la distance d'envol est également déterminée par la distance d'approche de l'observateur (Blumstein, 2003 ; Triplet *et al.*, 2007).

La diminution de la distance d'envol peut également être le fait d'oiseaux arrivant de migration, la fatigue les conduisant à adopter une distance de sécurité inférieure à celle de leurs congénères stationnés sur le site depuis plus longtemps.

Pratique

Analyser les distances d'envol consiste à approcher un groupe d'oiseaux et à mesurer la distance à laquelle un premier oiseau du groupe s'envole. Cette mesure s'effectue avec un télémètre laser. Cette méthode fournit de nombreuses indications sur les distances respectives des espèces, mais les résultats doivent être analysés et interprétés avec précaution. En effet, ce n'est pas parce qu'un oiseau décolle uniquement à quelques dizaines de mètres qu'il est moins farouche qu'un oiseau s'envolant à plusieurs centaines de mètres. Il est peut-être fatigué d'un long voyage et calcule qu'un envol peut s'avérer inutile, voire dangereux. De plus, il se peut qu'il ne décolle pas parce qu'il ne sait pas où aller (Gill *et al.*, 2001).

D'autres précautions doivent être prises, car il a été montré qu'en fonction de la distance initiale séparant les oiseaux de la source de dérangement,

ment, l'envol se produisait plus ou moins tôt. Actuellement, pratiquement toutes les études ont été faites dans des zones découvertes (vasières) et par des personnes approchant à pied. Il manque de données quantifiées pour ce qui concerne d'autres sources de dérangements, par exemple, les cavaliers, les kitesurfers (*annexe*), les chars à cerf volant,... Autant de pratiques connues pour leurs effets, mais pour lesquelles l'approche méthodologique n'est pas évidente.

Utiliser les résultats

Les études de fréquentation et de dérangements doivent aboutir, le cas échéant, à la prise de mesures destinées à remédier à des situations qui pourraient devenir problématiques pour les oiseaux. Citons :

- l'éducation du public, coûteuse en temps, mais qui vise à faire aimer la nature. Elle doit être l'action première à entreprendre et nécessite une bonne connaissance de la biologie des espèces concernées, des problèmes que celles-ci rencontrent, des habitudes et demande des visiteurs, ceci afin de mettre en place une série d'actions adaptées. Elle a été mise en place efficacement aux États-Unis (Burger *et al.*, 2004).
- la gestion participative qui permet de sensibiliser les structures et associations locales. Elle peut aboutir à la mise en place d'un dispositif de surveillance et de sensibilisation reposant sur des personnes spécialement formées qui peuvent relayer l'information auprès du public.
- la signalisation qui indique à l'aide de pancartes les zones fragiles et invite les gens à les respecter. Elle n'est efficace qu'accompagnée de la présence régulière d'agents chargés d'expliquer pourquoi des panneaux ou des piquets ont été mis en place. Sans surveillance, les panneaux ont une durée de vie courte en raison des nombreuses dégradations qu'ils risquent de subir. La signalisation a été associée à la canalisation et à l'éducation du public pour diminuer avec succès les dérangements sur les limicoles dans la baie du Delaware (Burger *et al.*, 2004).
- la canalisation, par exemple, l'aménagement de sentiers améliorés pour les différents usagers. Ceci n'est pas possible sur le domaine public maritime où toute forme de cheminement doit être accompagnée de mesures de sécurité importantes et qui entraîne pour le gestionnaire une prise de responsabilités très contraignantes.
- l'exclusion qui interdit l'accès au site par des moyens physiques : elle est difficile à mettre en œuvre sur le domaine public maritime qui, par définition, est un bien collectif. Par contre, si elle est spatialement et/ou temporel-

rement limitée, elle peut être mise en œuvre par arrêté préfectoral, pour une période allant de un à trois ans, renouvelables.

- l'interdiction consistant à expliquer qu'une activité n'est pas autorisée sur le site. Elle demande au préalable de bien connaître l'impact de cette activité sur les oiseaux et que les protocoles utilisés aient été largement validés de telle sorte qu'il n'y ait aucune contestation possible ; arrêté préfectoral ?

- la sanction qui réprime les actes interdits. Elle est à utiliser quand les autres moyens de persuasion s'avèrent inopérants ou que les personnes au comportement perturbateur manifestent une mauvaise volonté évidente ou mettent en difficulté les agents chargés de la tranquillité du site et des espèces.

Conclusion

Les premières et plus importantes études menées à l'origine concernaient le rôle de la chasse comme activité de dérangements. Au fil des années, des activités autres ont également montré qu'elles pouvaient avoir des effets sur la distribution et le comportement des oiseaux. Ainsi, les activités sportives et de loisirs ont été à l'origine de différents dysfonctionnements au niveau d'aires protégées littorales. Ceci a conduit les gestionnaires à déterminer l'importance des dérangements et à proposer des mesures en conséquence. La réponse immédiate et unique de la réglementation fait de plus en plus place à la recherche de solutions négociées, basées sur la sensibilisation des acteurs.

Il appartient au gestionnaire d'une aire protégée de mener des études qui lui permettront d'attirer l'attention des autorités administratives sur un problème à régler, puis de trouver la solution la plus adéquate, afin simultanément, mieux préserver les oiseaux, tout en ne s'aliénant pas l'opinion publique, avec les risques que cela peut comporter pour la mise en œuvre d'une stratégie globale de conservation de l'espace concerné.

Annexe : Kitesurf et oiseaux : quelles connaissances ?

Le kitesurf est un sport nouveau attire l'attention par son côté « sport extrême » permettant aux pratiquants de glisser sur l'eau mais également de se déplacer en vol sur des distances parfois considérables. Ceci n'a pas été sans poser de problèmes de sécurité et, dans ses débuts, ce sport a connu de nombreux accidents graves voire mortels, ayant conduit tant les autorités que les associations de pratiquants à prendre des mesures. La recherche de grands espaces libres de toute fréquentation et isolés par rapport à des constructions côtières a conduit les adeptes à utiliser des zones encore naturelles et sauvages sur lesquelles ils se trouvent confrontés à des objectifs de conservation.

L'état de la connaissance

Les données chiffrées concernant les effets de cette activité sur les oiseaux sont très limitées. Un texte paru sur internet constitue pratiquement l'unique preuve d'un problème. Ce texte de Richard Smith, *The Effect of Kite Surfing on Wader Roosts at West Kirby, Dee Estuary* (site internet, paru vers 2004) montre que les voiles en elles-mêmes, par leur surface et la hauteur à laquelle elles sont pilotées, peuvent constituer une première cause de dérangement. De plus, le kitesurf ne nécessitant pas de tirant d'eau pour se déplacer, peut s'approcher très près des repaires de marée haute et provoquer des dérangements importants. Une analyse des comptages réalisés sur plusieurs années permet de démontrer une diminution des effectifs chez l'Huîtrier pie et le Chevalier gambette en période hivernale. La diminution provient du passage répété des engins qui provoquent un départ durable.

En-dehors de ce texte, on trouve quelques citations sur les problèmes relationnels existants. La DIREN Languedoc Roussillon (2007) énumère le kitesurf et la planche à voile parmi les activités pouvant conduire à un dérangement intentionnel ou non intentionnel des espèces à proximité de sites de reproduction ou de zones de reposoir pour les oiseaux (*Catalogue régional des mesures de gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire, type Lagunes littorales*, 278 p).

J. Davenport et T.A. Switalski (2006) ont mis en ligne un chapitre d'un ouvrage sous le titre : « Environmental impacts of transport, related to tourism and leisure activities ». Ils montrent qu'il y a conflit entre les kitesurfers et les oiseaux, et plus particulièrement les limicoles, les sternes et les laridés. Les kitesurfers dérangent le long du littoral où les sternes et les autres oiseaux se nourrissent. Eux et les kitebuggies interfèrent également avec les limicoles à la limite du flot. Le kitesurf est également considéré comme élément dérangeant les oiseaux nicheurs sur le Padre Island National Seashore.

Mary-Ann Smyth & Julia Cox (2006) considèrent que les principaux impacts du kitesurf sont les dérangements potentiels pour les limicoles, et l'érosion des dunes de sable utilisées comme parking ou piétinées (*Extreme tourism in South Ayrshire*, Ayrshire Council, RSK ERA Limited).

Sur l'estuaire du Humber, le kitesurf provoquent des dérangements considérables sur les oiseaux (*Humber Management Scheme*).

Contrairement à une idée répandue, ces petites embarcations ne sont pas moins problématiques que les bateaux à moteur pour les oiseaux. Au contraire, avançant sans bruit et au ras de l'eau, elles provoquent souvent une panique importante parmi les oiseaux d'eau, surtout lorsqu'elles sont proches des roselières (*Journal des Grèves, lac de Neuchâtel*, 66, juillet 2007).

Valérie Horyniecki (2006, *Impact et gestion des sports de nature dans les espaces naturels protégés*. CEL, Rivages de France, 54 p.) résume ainsi les effets des kitesurf sur les oiseaux :

- fuite / envol,
- perturbation pendant les phases de repos et de nidification,
- dérangement des zones refuge,
- augmentation de la vigilance.

Les connaissances sont cependant loin d'être complètes et Stefan Türk, Edwin Jakob, Alexander Krämer & Ralf Roth dans une synthèse intitulée *Outdoor recreation activities in nature protection areas – situation in Germany*, (Working Papers of the Finnish Forest Research Institute 2) précisent que les impacts du kitesurf sur les populations d'oiseaux littoraux n'ont pas été pleinement analysés.

Les mesures suggérées ou prises

Richard Smith, auteur de la seule étude chiffrée, propose une interdiction de la pratique entre septembre et mars, au moment où les besoins énergétiques des oiseaux sont les plus importants et où tout envol non naturel est source de déséquilibre énergétique potentiel.

Le kitesurf a été interdit complètement dans différents sites (Padre Island National Seashore en 2003). Ceci a conduit différentes autorités fédérales à suivre l'exemple du service des parcs nationaux des États-Unis à l'interdire sur d'autres sites, tant pour les problèmes de dérangements d'oiseaux que pour les relations conflictuelles avec d'autres activités sportives.

Le Park Victoria a mis en place une zone d'exclusion qui ne concerne que cette activité (Thompson Berrill Landscape Design Pty Ltd [2006] *Point Henry Foreshore Management Plan*. 103 p.)

Sur les îles Hilbre (*Rapport des agents de terrain*. janvier 2003 à août 2004, Comité local de gestion de la réserve naturelle.), une zone d'exclusion marquée par des bouées jaunes a été modifiée afin de prendre en compte les kitesurfs qui dérangent les reposoirs d'oiseaux.

Le schéma de mise en valeur de la mer du golfe du Morbihan a été adopté (7 mars 2006) afin d'éviter le dérangement de la faune et de maintenir des zones de tranquillité, la navigation dans les parties en amont des rivières de Noyal et du Vincin sera interdite (sauf l'accès aux mouillages), de même que la pratique du kitesurf et du scooter des mers.

Sur le lac de Neuchâtel, une signalisation a été mise en place afin de matérialiser des zones d'interdiction afin d'interdire les activités comme le kitesurf considéré comme dérangeant pour les oiseaux.

Valérie Horyniecki indique que la prise d'un arrêté inter-préfectoral en 2004, interdisant la pratique du kitesurf dans le périmètre de la réserve naturelle du Banc d'Arguin (dans un but de protection des oiseaux) a été immédiatement suivie d'une demande de réalisation d'étude scientifique. Les kitesurfers se sont mobilisés pour que les preuves des nuisances soient apportées. Cette démarche engagée par les sportifs n'est pas un cas isolé et tend à se généraliser. C'est ainsi que le rapport *Noosa River Marine Zone Proposal Final Report to Maritime Safety Queensland* indique que différentes personnes consultées souhaitaient plus d'études sur les dérangements des limicoles afin de déterminer l'impact réel du kitesurf.

Les structures associatives spécialisées sensibilisent de leur côté les pratiquants en leur faisant prendre conscience de la nécessité de ne pas déranger les oiseaux et les phoques (messages semblables au Royaume-Uni et en France), mais il est clair que la plupart du temps, des individuels sont la cause des problèmes. En effet, dans maints sites, des codes de bonnes pratiques ont vu ou voient le jour (Noosa river, Grouville Bay, baie de Somme,...)

Déterminer les réactions aux dérangements chez les anatidés

**Matthieu GUILLEMAIN, Vincent SCHRICKE,
Maud POISBLEAU & Daphné DURANT**

Pour quoi faire ?

Fournir des zones de calme suffisant aux oiseaux fait partie des objectifs les plus classiques de gestion des milieux naturels. Une fois les zones les plus utilisées par les oiseaux et leurs périodes de plus grands besoins énergétiques identifiées, il convient de s'assurer que la pression de dérangement par les activités humaines est suffisamment faible (idéalement nulle) de manière à ce que ces zones soient utilisées à leur plein potentiel.

Le gestionnaire doit déterminer quelles sont les sources principales de dérangement sur les sites dont il a la charge et les espèces qui y sont les plus sensibles. Il prend les mesures nécessaires pour limiter ces dérangements, de manière réglementaire (interdiction de certaines activités dans certains secteurs ou à certaines périodes) ou par la mise en place d'aménagements adaptés.

Les principaux types de dérangement

Les canards et les oies étant pour la plupart des espèces chassées, on pense logiquement à la chasse comme une source de dérangement potentiellement importante pour ces espèces (Fox & Madsen, 1997 ; Tamisier *et al.*, 2003). Les effets de la chasse en termes de dérangement ont effectivement été démontrés très clairement de manière expérimentale par des études sérieuses et impartiales (Madsen, 1998a ; 1998b). Outre la chasse, cependant, le risque que traduit la présence des êtres humains pour ces espèces se manifeste dans leur réaction envers un grand nombre d'autres activités (voir, par exemple, la revue de littérature dans Dahlgren & Korschgen, 1992 ; Triplet & Schricke, 1998). En zone littorale, les activités industrielles affectent les oiseaux d'eau plutôt *via* la perte ou la dégradation (*e.g.* pollution) d'habitats que *via* le dérangement qu'elles peuvent occasionner. Dans ces zones, le dérangement est plus le fait d'activités de loisirs, telles que la promenade (en particulier si les promeneurs sont accompagnés de chiens), les pêcheurs à pied, les véliplanchistes et, plus

récemment, les kitesurfers (Davidson & Rothwell, 1993 ; Triplet *et al.*, 2003). Le dérangement que peut causer la présence de certains prédateurs (*e.g.* survol des groupes de canards par les Busards des roseaux *Circus aeruginosus*, [Guillemain *et al.*, 2007a]) n'est pas traité ici.

Comment faire ?

Afin de pouvoir comparer les situations (sites ou périodes) sur une base chiffrée, il faut tout d'abord de quantifier la fréquence des différents types de dérangements. Comme dans le cas des observations focales, on note pendant une période donnée assez longue (la demi-journée ou la journée semblant une base de temps adéquate) tout événement de dérangement ainsi que l'heure à laquelle il se produit. Ces données permettront de quantifier les évènements les plus fréquents et le nombre de répétitions par unité de temps. Dans l'idéal, il convient de réaliser simultanément des mesures de comportement sur les oiseaux, observations focales et/ou par balayage, afin d'estimer dans quelle mesure un dérangement altère le budget d'activités, si les oiseaux se déplacent ou quittent la zone, le temps qui leur est nécessaire pour revenir à un comportement standard, etc.

Outre la réponse instantanée à ces évènements ponctuels (Riddington *et al.*, 1996), les oiseaux peuvent aussi avoir tendance à moins utiliser les zones où les dérangements sont les plus fréquents (Hill *et al.*, 1997). On pourra quantifier ce phénomène en cartographiant la position des individus, par rapport aux sources de dérangement potentiel (point de vue utilisé par les touristes, route, etc.). En pratique, l'utilisation d'un télémètre (appareil de mesure des distances) couplé à une mesure d'azimut pour chaque individu permet de réaliser des cartes de répartition des oiseaux très précises. On peut aussi utiliser des repères naturels (îlot, arbres, etc.) pour positionner les individus visibles sur un fond de carte.

La distribution et le comportement des individus restent, cependant, le résultat de l'interaction de très nombreux facteurs, de sorte qu'il est parfois difficile de démontrer de manière empirique l'effet du dérangement en lui-même. La distribution des oiseaux peut en effet être plutôt soumise à des relations de dominance, de sorte que les zones les moins peuplées peuvent être à la fois les plus dérangées ou au contraire les meilleures zones que les individus les plus dominants s'approprient (distribution idéale despotique [Stephens & Krebs, 1986]). Une solution couramment employée est d'étudier le dérangement de manière expérimentale. On peut, par exemple, s'avancer vers un groupe d'oiseaux jusqu'à ce qu'ils s'envolent, pour déterminer leur distance de fuite (*e.g.* Bregnballe *et al.*, 2009a). On peut

aussi marcher sur les itinéraires de randonnée et mesurer quelle proportion d'oiseaux répond à la présence de l'observateur en se déplaçant ou en changeant leur comportement (*e.g.* Bregnballe *et al.*, 2009b). On peut également réaliser un dérangement de manière expérimentale (en passant la bande sonore d'un bruit de visiteurs), et mesurer ensuite à l'aide de balayages réguliers si les oiseaux s'éloignent, ainsi que combien de temps est nécessaire pour qu'ils retrouvent une distribution et un comportement correspondant à la situation pré-dérangement (Guillemain *et al.*, 2007b).

Prendre en compte le dérangement pour la gestion

Une fois les sources de dérangement principales identifiées, différentes mesures de gestion peuvent être prises. Les sources de dérangement les plus importantes ne sont pas forcément les plus fréquentes, mais elles ont un impact plus important pour la survie et le succès de reproduction futur des individus (Gill *et al.*, 2001 ; Blanc *et al.*, 2006). Ces paramètres sont cependant toujours très difficiles à mesurer, en particulier chez les espèces migratrices où les mesures de succès de reproduction ne pourraient être obtenues, qu'à des milliers de kilomètres de distance. On considère donc commodément que les sources de dérangement principales sont celles entraînant à la fois les réponses les plus fréquentes, les plus marquées (départ de la zone, interruption complète de l'activité en cours, etc.) et potentiellement les plus dommageables pour les individus (prise de risque vis-à-vis d'autres sources de mortalité, longue période nécessaire à la reprise de l'activité initiale, etc.).

La mesure de gestion la plus fréquente, lorsque c'est possible, est l'interdiction totale des activités humaines perturbatrices dans la zone géographique en question. Une alternative plus souple est la mise en place de zones tampon, par exemple, fermées au public, dont le rayon devra correspondre au minimum à la distance de réaction (distance d'alerte à laquelle les oiseaux commencent à être vigilants) de l'espèce la plus sensible au dérangement, afin de fournir aux oiseaux un sanctuaire où ils seront à l'abri (*e.g.* Fernandez-Juricic *et al.*, 2001 ; Rodgers & Schwikert, 2002).

Outre la chasse, déjà évoquée, la principale source de dérangement en milieu naturel est souvent associée aux promeneurs, au bruit qu'ils font, aux chiens qu'ils promènent, etc. Le gestionnaire veille donc à mettre en place des infrastructures visant à les canaliser : sentiers clairement identifiés que les visiteurs à suivre absolument (usage d'un platelage évitant souvent que les personnes ne s'en écartent), haies de toutes sortes évitant que les oiseaux ne distinguent les visiteurs, observatoires placés stratégiquement

afin d'assurer la tranquillité des oiseaux et de satisfaire le souhait légitime des visiteurs de profiter de la zone en question (*e.g.* Finney *et al.*, 2005).

Les modèles comportementaux appliqués aux oiseaux côtiers

Richard A. STILLMAN & John D. GOSS-CUSTARD

(traduction Patrick TRIPLET)

Introduction

Les prédictions quantitatives nécessitent l'utilisation de méthodes quantitatives et donc des modèles numériques. En écologie, les modèles vont de l'analytique (par exemple, May, 1981) à des simulations complexes (Grimm & Railsback, 2005). Généralement, les écologistes préfèrent les modèles analytiques simples, mais, souvent, si un seul type de système est appliqué, il perd une partie de son pouvoir prédictif, ce qui limite la portée de leur application.

Les divergences entre des modèles analytiques simples et complexes restent d'actualité en écologie appliquée. C'est particulièrement le cas pour les écologistes intéressés par la prédiction des effets sur les oiseaux côtiers (limicoles et canards) des activités humaines (pêche à pied, dérangements, pertes d'habitats) qui pourraient diminuer leurs effectifs et compromettre leur avenir (Goss-Custard & Stillman, 2008). Pour ces espèces, un important effort de recherche a été mené au cours des quarante dernières années pour développer une approche permettant d'élaborer des prédictions pertinentes.

Cette synthèse récapitule les recherches visant à prédire quantitativement les effets des activités humaines affectant les zones alimentaires des limicoles côtiers non reproducteurs et donc leur survie, ce qui doit permettre aux gestionnaires d'espaces littoraux de disposer d'un outil de décision.

Le cadre de ce travail est fondé sur l'écologie des individus, qui pose comme postulat que les populations ont les caractéristiques (taille, taux de mortalité) qui résultent des décisions des individus, de leur comportement, de leur physiologie et de leurs interactions (Grimm & Railsback, 2005). Le lien entre les individus et les populations repose sur des modèles fondés sur des individus (IBMs). Les simulations prennent en compte :

- des individus différents au sein de la population,
- toute ou partie du cycle de vie d'un individu,
- des variations entre les individus de même âge,
- des interactions locales entre les individus,
- la dynamique des ressources utilisées (Grimm & Railsback, 2005).

Par ailleurs, les IBMs sont conçus autour de deux concepts, l'émergence et la réussite (*fitness*) (Railsback, 2001). Selon le concept d'émergence, le comportement d'un individu n'est pas imposé par des règles empiriques (par exemple, une nécessité de voler 10 kilomètres vers le nord quand certaines circonstances l'imposent), mais provient de décisions individuelles fondées sur le principe de maximiser la réussite individuelle (par exemple, maximiser le rythme net d'absorption d'énergie pendant la phase alimentaire) (Grimm & Railsback, 2005).

De plus, selon le concept de réussite, il est supposé que la sélection naturelle a conduit à sélectionner un comportement qui maximalise la réussite individuelle (Grimm & Railsback, 2005). Les modèles doivent être capables de mettre en évidence les réponses à des changements de l'environnement comme le font les animaux réels qui utilisent des règles identiques de décision qui maximalisent la réussite individuelle.

L'avantage des modèles, par rapport aux approches traditionnelles, est qu'ils nécessitent moins de données historiques et que la base conceptuelle de la prédiction – la maximalisation de la réussite – est plus à même de donner des résultats dans le cas de nouveaux environnements (par exemple, Goss-Custard, 1993 ; Goss-Custard *et al.*, 1995a ; 1997 ; Stillman *et al.*, 2000c). Des modèles similaires ont permis de prédire la taille des effectifs de poissons à partir de leur comportement et de leur physiologie (Huse *et al.*, 1999 ; Railsback, 2001 ; Railsback & Harvey, 2002 ; Railsback *et al.*, 2002 ; Strand *et al.*, 2002).

Ce que les modèles adaptés aux oiseaux côtiers doivent permettre de prédire

La taille de la population et les taux démographiques

Prenons un exemple concret : « est-ce que l'extension d'un quai, sur une zone alimentaire intertidale, va affecter les oiseaux ? ». Trivialement, on pourrait dire que les oiseaux qui se nourrissent là n'auront qu'à se déplacer. Mais un changement de zone d'alimentation n'implique pas nécessairement

un effet qui a une portée réelle dans un sens biologique significatif. La directive oiseaux fonde les objectifs de conservation des oiseaux sur la création de zones de protection spéciale (ZPS). Selon la directive, le maintien d'une population pour laquelle le site a été désigné en ZPS est un critère pour déterminer si la conservation du site sera affectée par le projet (English Nature, 1999). Il est ajouté que le projet ne doit ni augmenter le taux de mortalité, ni diminuer le taux de reproduction, c'est-à-dire modifier les deux éléments qui déterminent la taille de la population (*figure 21*). Ceci signifie que de petits changements affectant l'environnement, tels que des pertes légères d'habitats ou des augmentations mesurées des dérangements sont autorisées dès lors qu'elles n'ont pas un effet significatif sur les populations.

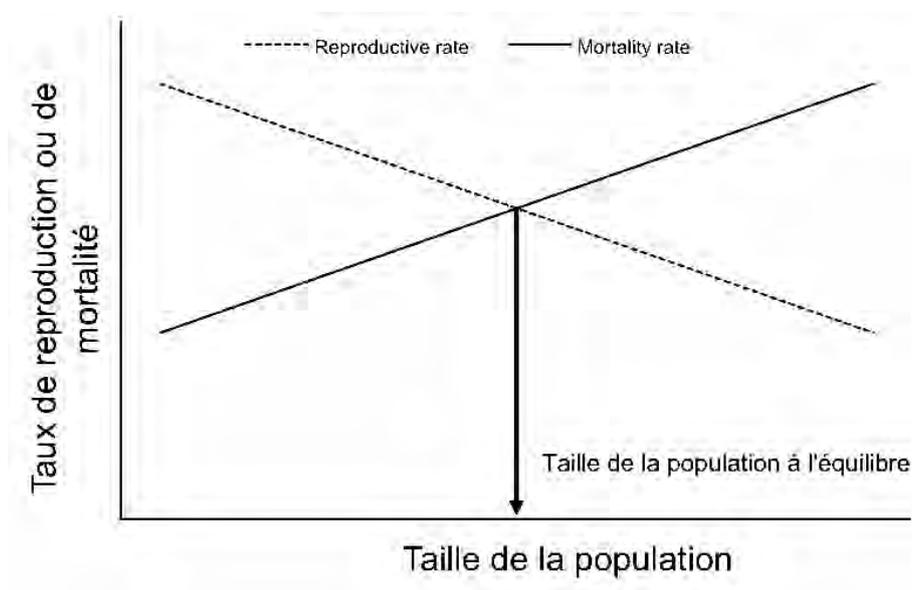


Figure 21 : comment les taux de mortalité et de reproduction interagissent pour déterminer l'équilibre de la taille de la population

L'axe vertical montre les taux de reproduction et de mortalité *per capita* (par exemple, le nombre de jeunes par adulte survivant jusqu'à l'âge adulte par unité de temps et la probabilité de mourir pour un adulte par unité de temps). L'équilibre de la population est atteint quand les taux de mortalité et de reproduction sont égaux. Dans cet exemple, les taux de mortalité et de reproduction sont considérés comme étant densité dépendants (le taux de reproduction diminue et le taux de mortalité augmente avec la taille de la population).

Une autre façon de s'exprimer est de dire que le projet ne doit pas affecter la réussite moyenne des oiseaux, c'est-à-dire les taux de mortalité et

de reproduction par individu. Pour les oiseaux côtiers non reproducteurs, la mesure appropriée de la réussite est la probabilité de survivre à la saison de non reproduction dans une condition suffisante pour retourner sur les zones de reproduction et se reproduire avec succès (Goss-Custard, 1977 ; 1993). Aussi la question clé à se poser est-elle : est-ce que le projet va changer la taille de la population en changeant les conditions de la survie des individus au cours de la saison hivernale, c'est-à-dire leur condition corporelle avant le départ vers les zones de reproduction ?

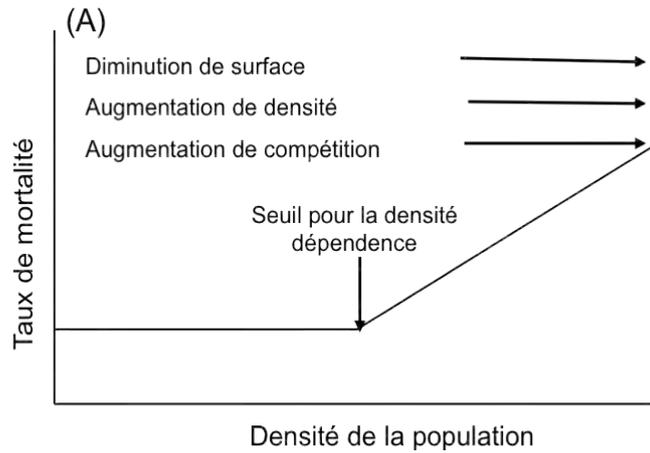
Un changement peut être potentiellement négatif (par exemple, perte d'habitats, augmentation des dérangements ou de la pêche à pied), dans la mesure où il peut réduire la réussite moyenne, ou positif (par exemple, création d'habitats ou gestion en vue de l'amélioration de la qualité d'un habitat). Pour être directement applicable en matière d'objectifs de conservation pour les oiseaux côtiers, hors période de reproduction, les modèles doivent être capables de prédire comment les changements environnementaux peuvent avoir un effet sur leur survie et leur condition corporelle.

La densité dépendance

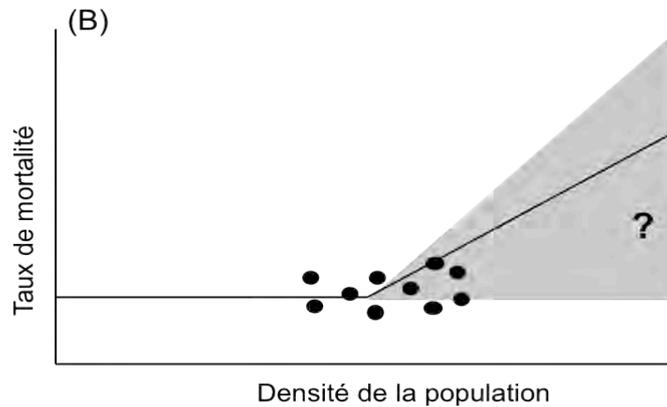
Plusieurs changements environnementaux peuvent diminuer, soit de manière permanente (par exemple, la construction d'un port), soit temporairement (par exemple, les dérangements), la surface totale d'un habitat sur un site, et donc augmenter la densité d'oiseaux. D'autres changements peuvent affecter seulement la qualité des zones alimentaires.

Chacun de ces changements peut augmenter l'intensité de la compétition qui oppose les oiseaux lors de la recherche de proies. Lorsqu'on utilise la mortalité hivernale comme mesure proximale de la réussite, la question essentielle est de savoir si cette mortalité est due à une densité dépendance ou peut le devenir si un habitat est supprimé ou si sa qualité est dégradée (Goss-Custard, 1977 ; 1993 ; 2003 ; Goss-Custard *et al.*, 1995a ; 1995c, 1995d ; 1995e ; Goss-Custard & Durell, 1990) (*figure 22a*). En cas de faible densité d'oiseaux, les compétiteurs potentiels peuvent s'éviter : la densité peut augmenter sans que la compétition soit intensifiée et sans que la réussite individuelle soit réduite. Mais lorsque la densité atteint un certain niveau, la compétition commence à réduire la réussite individuelle et la mortalité est liée à une densité dépendance. Si, sur un site, on est bien au-dessous de ce point, l'habitat peut être supprimé ou réduit sans que les oiseaux soient affectés. Mais si une perte d'habitats conduit à des densités supérieures au point de densité dépendance, ou si une diminution de la qualité de l'habitat réduit le seuil de densité à partir duquel les phénomènes de densité dépen-

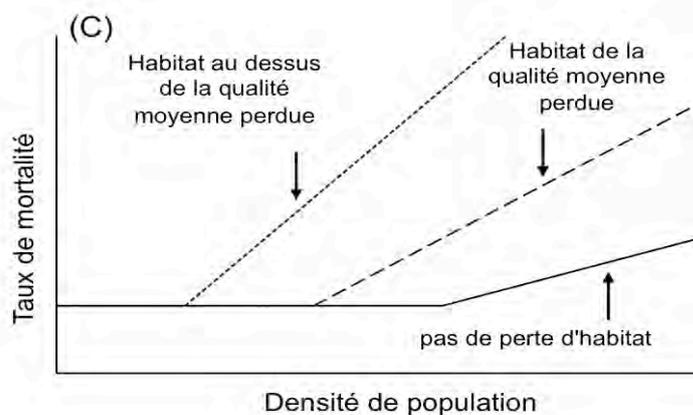
dance se produisent, le taux de mortalité va augmenter. Si la mortalité sur un site est déjà liée à une densité dépendance, une augmentation de la densité suivant la perte ou la dégradation de l'habitat ne pourra être qu'aggravée.



22 a : forme attendue des fonctions de mortalité dépendante. À faible densité de population, les compétiteurs peuvent s'éviter, et ainsi la densité peut augmenter sans intensification de la compétition et sans que la mortalité soit affectée. Mais à un certain point, quand la densité augmente, la compétition commence à faire augmenter la mortalité et la mortalité va devenir densité dépendance.



22b : comment plusieurs années de recherches sur le taux de mortalité d'une population peuvent échouer à établir la forme de la fonction de mortalité densité dépendance



22 c : comment la fonction de mortalité densité dépendance peut changer si l'habitat d'une qualité supérieure ou d'une qualité moyenne vient à disparaître

Figure 22a, b et c : l'importance de la densité dépendance dans la détermination de la réponse des populations aux changements environnementaux

Bien que le concept de densité dépendance soit simple, le tester sur le terrain ne l'est pas. Tout d'abord, il est techniquement très difficile de mesurer le taux de mortalité et la condition corporelle chez des oiseaux non reproducteurs, et bien peu d'études, au cours de ces quarante dernières années, sont parvenues à le faire. Par ailleurs, même si cela est techniquement possible, il est très difficile d'établir la forme de la fonction prenant en compte un éventail suffisant de densités d'oiseaux. La taille de la population d'oiseaux longévives, comme les oiseaux côtiers, varie peu entre les années. Dix ans de recherches difficiles n'ont permis que de disposer d'un petit nombre de points qui s'avèrent insuffisants pour décrire des processus de densité dépendance (figure 22b). Autre difficulté, et la plus fâcheuse, les taux de mortalité à des densités supérieures à celles qui se produisent ordinairement restent inconnus, or, ces très hautes densités sont nécessaires pour réaliser les prédictions.

Finalement, le fait d'enlever un habitat peut, par lui-même, changer la fonction densité dépendance. Par exemple, si un habitat de qualité supérieure à la normale est perdu, la mortalité risque de devenir densité dépendance à basse densité de compétiteurs (figure 22c). La fonction densité dépendance n'est pas seulement techniquement difficile à mesurer, il y a en plus des incertitudes sur ce qu'on peut prédire au-delà des données connues.

Il est désormais reconnu que l'élément essentiel pour prédire les effets d'un changement environnemental sur les oiseaux non reproducteurs en zone côtière est de déterminer si la densité dépendance hivernale va être affectée ou pas (Sutherland, 2006 ; Sutherland & Norris, 2002). Aussi, le facteur clé est-il de trouver une façon d'établir les fonctions densité dépendance à la fois pour les données ordinaires de l'environnement et en cas de nouvelles conditions créées par la perte d'habitats et/ou par la dégradation ou par d'autres menaces pesant sur les oiseaux.

Les conséquences sur la population d'une augmentation faible de la mortalité sur les oiseaux

La possibilité de prédire si le taux de mortalité en-dehors de la saison de reproduction va augmenter en raison d'une menace identifiée a été établie par des tests effectués avec un modèle démographique simple sur les limicoles (Durell *et al.*, 1997 ; Goss-Custard *et al.*, 1995a, 1995d ; Goss-Custard & Durell, 1990). Les simulations montrent, par exemple, que, dans une gamme de taux de mortalité annuelle calculés chez les limicoles (4 - 12 %), la valeur à long terme n'est pas affectée par une densité dépendance forte ou peu élevée sur les zones de reproduction. Cela s'explique par le fait qu'une augmentation de la mortalité, disons de 3 % à 6 %, signifie une petite augmentation, équivalente à un doublement de la mortalité naturelle annuelle, mais qui peut avoir un grand impact sur l'équilibre numérique de la population, surtout si l'augmentation de la mortalité affecte plus particulièrement les jeunes oiseaux qui sont la base des générations futures (Goss-Custard & Durell, 1984). Il en résulte que si la priorité de gestion est de maintenir les niveaux des populations de limicoles à leur effectif actuel, même de petites augmentations de la mortalité doivent être évitées.

Des modèles simples

Nous pouvons maintenant aborder comment des modèles simples peuvent intégrer les variables essentielles et les processus nécessaires pour faire les prédictions quantitatives sur la taille de la population, prédictions qui sont nécessaires pour répondre aux questions relatives à la gestion du littoral.

Il est clair depuis longtemps que les effets des changements environnementaux sur les mesures proximales de la réussite (mortalité hors période de reproduction et condition corporelle) peuvent être prédits si les personnes qui prennent des décisions sont correctement informées (Goss-Custard, 1977).

Parvenir à cet objectif était une longue épreuve mais les décisions devaient être prises par les gestionnaires du littoral. La stratégie adoptée consistait à développer des modèles simples qui peuvent prédire les effets des changements environnementaux sur certaines mesures d'abondance des oiseaux plutôt que sur leur réussite. Ces modèles peuvent fournir des indications alors que les objectifs à long terme du développement de modèles prédictifs de la réussite étaient poursuivis. Deux types de procédures précèdent l'établissement des IBMs (*tableau XI* pour une comparaison avec IBMs).

Tableau XI : comparaison des caractéristiques des modèles d'habitats, rations quotidiennes, déplétion spatiale et modèles basés sur des individus. Le texte entre parenthèses pour les modèles individuels indique où les caractéristiques de WEBTICS diffèrent de nos IBMs.

caractéristiques du modèle	modèles d'association d'habitats	modèles sur les rations quotidiennes	modèles de déplétion spatiale	modèles fondés sur les individus
hypothèses :				
individus explicitement représentés	non	non	non	oui
variations individuelles dans les capacités compétitives incorporées	non	non	non	oui (non)
prise de décisions basées sur la théorie du jeu prise par des groupes	non	non	oui	non
prise de décision de jeu prise par des individus	non	non	non	oui
prise de décisions basées sur le risque	non	non	non	oui (non)
paramètres: ressources alimentaires				
niveau de l'estran	oui	oui	oui	oui
temps d'exposition	non	non	oui	oui
distribution spatiale	non	non	oui	oui
déplétion par les oiseaux	non	oui	oui	oui
pertes dues par d'autres causes	non	oui	oui	oui
dérangements et risques de prédation	non	oui	oui	oui
paramètres : oiseaux				
besoins énergétiques quotidiens	non	oui	oui	oui
pertes énergétiques (dérangements, météo)	non	oui	oui	oui
coûts en temps par dérangement, météo	non	non	oui	oui
coûts énergétiques liés au déplacement entre les taches et les estuaires	non	non	non	oui (non)
réponse fonctionnelle	non	non	oui	oui
compétition due à l'interférence	non	non	non	oui
prédictions				
jours individus	non	oui	oui	oui
densité d'oiseaux	oui	oui	oui	oui
effort alimentaire	non	non	non	oui
condition corporelle	non	non	non	oui
taux de mortalité	non	non	non	oui (non)
fonctions densité dépendantes	non	non	non	oui (non)

Les modèles habitats

Dans les modèles habitats (appelés également modèles de distribution des habitats et des espèces), une mesure de l'abondance des oiseaux est liée aux variables environnementales dont les valeurs, dans les nouvelles circonstances environnementales pour lesquelles les prédictions ont été requises, peuvent elles-mêmes être prévues. Les modèles habitats sont très largement utilisés en écologie, mais ont des limites bien connues (Garshelis, 2000).

Les modèles habitats pour les oiseaux côtiers ont été construits en utilisant des facteurs environnementaux comme variables prédictives à des échelles spatiales allant du littoral local jusqu'au continent. Ils prédisent plus souvent les effets, sur l'abondance des oiseaux, des pertes d'habitats et/ou des changements dans la composition des sédiments. Par exemple, dans un modèle local, les effectifs de limicoles sur différentes zones des vasières du Wash (Royaume-Uni) sont prédits à partir de la largeur du littoral et de la composition principale des sédiments (Goss-Custard & Yates, 1992 ; Yates & Goss-Custard, 1997 ; Yates, Goss-Custard & Rispin, 1996). Dans un autre modèle, les effectifs d'oiseaux sont prédits au niveau continental par les caractéristiques des estuaires mesurées en utilisant l'imagerie satellitaire (Rehfishch *et al.*, 2000 ; Rehfishch *et al.*, 1997).

Bien que relativement faciles à développer, les modèles d'habitats présentent deux limites principales liées au fait que le changement environnemental permet soit le maintien sur place des oiseaux, soit les oblige à se déplacer (Goss-Custard *et al.*, 1995*b*). Les oiseaux restent s'ils peuvent se nourrir normalement dans cette nouvelle situation où leur densité est plus élevée en raison de la perte d'habitats que dans la situation antérieure. Dans ce cas, les oiseaux peuvent s'agglomérer en groupes de plus forte densité, ce qui voudrait dire que la fonction entre l'abondance des oiseaux et les variables prédictives serait plus élevée que dans la situation antérieure. Si cela se produit, les équations du modèle ne seraient pas applicables à un nouvel environnement et les prévisions seraient pessimistes. Si, dans l'autre cas envisagé, certains oiseaux quittent la zone, les modèles d'habitat ne sont pas capables de prédire les conséquences pour les effectifs résultant de la redistribution (Goss-Custard, 1977 ; Goss-Custard & Sutherland, 1997), si les oiseaux se redistribuent localement dans le même ou dans des estuaires adjacents ou plus globalement au sein d'une aire géographique plus vaste. À moins que la capacité d'accueil, définie ici par la densité maximale admissible d'oiseaux soit atteinte à l'échelle considérée, ait déjà été atteinte, ces

modèles vont invariablement surestimer les effets des pertes d'habitats sur les effectifs. Comme il est plus qu'incertain que la capacité d'accueil définie par cette méthode soit atteinte, à une échelle locale (Goss-Custard *et al.*, 2002) ou globalement (Goss-Custard, 1993), les prévisions de ces modèles sont pessimistes car une partie des oiseaux déplacés sont capables de s'installer ailleurs et de survivre dans de bonnes conditions.

Bien que ces inconvénients soient connus depuis longtemps, cette approche a été développée en raison de la rapidité de son application et de l'absence d'alternatives valables. De plus, les prévisions sont compatibles avec une approche prudente qui était alors, généralement, appliquée par les décideurs de la conservation.

Ressources nécessaires chaque jour et modèles spatiaux de déclin des ressources

Les modèles fondés sur les besoins quotidiens calculent le nombre de jours. individus qui sont possibles en fonction de la quantité totale de ressources alimentaires disponibles au-dessus d'une densité seuil de ressources alimentaires. Celle-ci est mesurée soit par la densité de nourriture en-dessous de laquelle un oiseau ne peut pas consommer assez de proies pour lui permettre d'acquérir la quantité journalière nécessaire (Nolet *et al.*, 2001), ou par la densité de proies en-dessous de laquelle les oiseaux abandonnent la zone alimentaire (Gill *et al.*, 2001). Comme les oiseaux sont supposés tous identiques, ils meurent de faim ou émigrent simultanément quand la densité de proies passe en dessous du seuil. Les ressources alimentaires variant en abondance, en qualité et/ou en disponibilité entre les différentes zones alimentaires, les modèles fondés sur les besoins quotidiens sont appliqués sur les ressources totales en additionnant la quantité de proies au-dessus de la densité seuil sur toutes les zones alimentaires.

Les modèles de déplétion spatiale sont des modèles fondés sur les besoins quotidiens avec une dimension spatiale explicite. Ce raffinement n'est, souvent, pas nécessaire pour atteindre l'objectif du modèle (Goss-Custard *et al.*, 2003). De tels modèles visent à déterminer comment une population de prédateurs identiques utilise l'une après l'autre les zones alimentaires de différentes abondances (ou qualité) jusqu'à ce que toutes les zones aient été réduites jusqu'au seuil de densité de proies. Les oiseaux s'alimentent d'abord sur les zones les plus profitables jusqu'à ce que leur déplétion réduise leur profitabilité au niveau de la zone alimentaire secondaire, après quoi ils se redistribuent pour se nourrir en effectifs égaux entre les deux zones : cette règle dérive de la théorie du jeu en matière de distribu-

tion d'une espèce animale (Sutherland & Parker, 1985). Ce processus se poursuit jusqu'à ce que toutes les zones alimentaires aient été utilisées. Quand toutes les zones alimentaires ont été épuisées à la densité seuil de nourriture, tous les oiseaux émigrent ou meurent simultanément et le nombre total de jours.individus peut être calculé. Un grand nombre de modèles basés sur les besoins quotidiens et sur la déplétion spatiale ont été développés pour les limicoles côtiers : Barge à queue noire *Limosa limosa* (Gill *et al.*, 2001) et Tournepierre *Arenaria interpres* (Smart & Gill, 2003) et les anatidés (Bernache cravant à ventre pâle *Branta bernicla* [Percival, Sutherland & Evans, 1996 ; 1998) Bernache cravant à ventre sombre *Branta bernicla* [Charman, 1979 ; Rowcliffe *et al.*, 1999 ; Rowcliffe *et al.*, 2001]).

L'attrait des modèles mathématiques sur les besoins alimentaires quotidiens et la déplétion spatiale est leur simplicité par rapport aux IBMs. Cependant, cette simplicité s'accompagne d'importants inconvénients, les principaux étant :

- de décider quelles ressources alimentaires inclure dans les modèles,
- de déterminer, si un oiseau survit, si cela dépend de son taux de consommation de nourriture plutôt que de la quantité de nourriture présente.

Il semblerait satisfaisant de n'inclure dans la prédiction que la nourriture venant de zones alimentaires et une densité de proies plus élevée que la densité seuil mais, dans la zone côtière, cela repose sur des données insuffisantes. Les oiseaux peuvent, en effet, se nourrir dans des zones présentant des densités en dessous du seuil lors des marées montantes et descendantes si d'autres zones plus profitables situées plus bas sur l'estran leur permettent de s'alimenter suffisamment rapidement pour répondre à leurs besoins quotidiens à marée basse. De telles aires peuvent inclure des vasières de haut estran et des habitats terrestres qui sont fréquemment utilisés par les oiseaux côtiers. Ces ressources alimentaires peuvent avoir été exclues du calcul alors que des oiseaux les utilisent réellement.

Les modèles de la quantité journalière et les modèles de déplétion spatiale postulent encore que tous les oiseaux survivent jusqu'à ce que la ressource alimentaire (au-dessus de la densité limite et en excluant les pertes liées à d'autres agents de mortalité) est consommée, et ensuite, tous les oiseaux meurent ou émigrent. Cependant, les limicoles, par exemple, appauvrissent rarement leurs ressources alimentaires jusqu'à ce point (Baird *et al.*, 1985 ; Botto *et al.*, 1998 ; Evans *et al.*, 1979 ; Goss-Custard, 1980 ; Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Hall *et al.*, 1990 ; Kneib, 1991 ; Mendon *et al.* 2007 ; Mercier & McNeil, 1994 ; Quammen, 1984 ; Raffaelli & Milne, 1987 ; Se-

well, 1996 ; Thrush *et al.*, 1994), même lorsque certains oiseaux meurent en raison d'un manque de ressources (Goss-Custard *et al.*, 2001 ; Stillman *et al.*, 2003). Au contraire, les anatidés épuisent souvent leurs ressources alimentaires (Nolet *et al.*, 2001). La différence entre les limicoles carnivores et les anatidés herbivores est fondée sur l'accessibilité différente des organismes servant de proies (Goss-Custard & Charman, 1976). La plus grande part de la végétation consommée par les anatidés est facilement disponible, et peut ainsi être rapidement broutée à basse densité. Au contraire, les invertébrés proies des limicoles se protègent par leur armure (par exemple, les coquilles épaisses des moules *Mytilus edulis*) et leur comportement (par exemple, les terriers des *Nereis diversicolor*). À tout moment, seule une petite fraction de ces proies est disponible (Goss-Custard, 1970). De plus, si une contrainte vient à peser sur la densité à laquelle certains limicoles peuvent s'alimenter avec succès (Stillman *et al.*, 2002), l'interférence entre les oiseaux en alimentation peut aussi conduire à leur mort avant que les ressources alimentaires soient épuisées (Goss-Custard *et al.*, 2001).

Toujours selon la logique des modèles de la quantité quotidienne et des modèles de déplétion, le fait que les limicoles ne consomment pas toutes les ressources au-dessus d'un niveau seuil de densité implique qu'il existe une capacité de réserve. Ceci suppose que certains habitats peuvent être supprimés ou réduits en qualité sans affecter les oiseaux. Mais en fait, de nombreux oiseaux commencent à mourir bien avant que le nombre potentiel de jours.oiseaux ou que les ressources alimentaires aient été totalement utilisées. Comme Goss-Custard (1973) le met en évidence, la proportion de ressources alimentaires consommées par les limicoles pendant toute la saison de non reproduction ne peut être utilisée pour évaluer combien les oiseaux sont conditionnés par la nourriture et donc, comment ils peuvent être affectés par une détérioration de leur environnement. Utiliser le nombre de jours.individus potentiels d'un site pour déterminer les règles de gestion peut conduire à sous-estimer sérieusement le risque qu'un changement environnemental, tel que la perte d'un habitat, peut représenter pour les oiseaux. La quantité alimentaire et les modèles de déplétion sont utiles pour prédire, par exemple, quand les oiseaux pourraient se déplacer des zones intertidales vers des zones de cultures d'importance économique (Rowcliffe *et al.*, 1999). Mais en tant que moyen de prédire les conséquences, sur la population, d'un changement environnemental, le calcul du nombre de jours individus que pourrait supporter l'environnement modifié serait le plus généralement une approche contre-productive en matière de préservation.

Qu'un oiseau puisse survivre dans de bonnes conditions dépend du fait qu'il obtient de la nourriture à un rythme qui équilibre ses dépenses énergétiques et il n'y a pas de lien évident entre la quantité de nourriture mesurée en nombre de jours.individus et la capacité des oiseaux à trouver cette nourriture. Le rythme d'ingestion des limicoles dépend de plusieurs facteurs, tels que la densité des proies disponibles et leur masse individuelle (Goss-Custard *et al.*, 2006b) et, chez de nombreuses espèces, de la densité de compétiteurs (Stillman *et al.*, 1996 ; Triplet *et al.*, 1999 ; Vahl, 2006 ; Yates *et al.*, 2000). Qu'un rythme d'ingestion donné soit capable d'équilibrer les dépenses énergétiques d'un oiseau dépend aussi du temps disponible pour s'alimenter qui peut dépendre, par exemple, de l'amplitude des marées et des conditions météorologiques. Aucune de ces quantités n'est exprimée dans le nombre de jours.individus dans un sens qui permette à chacun d'estimer, à partir de la quantité, la probabilité qu'un oiseau puisse obtenir ses quantités quotidiennes. Qu'une quantité de nourriture nécessaire pour un oiseau et une journée soit présente ne signifie pas que cet oiseau soit capable de la récolter à un rythme suffisant pour survivre, ce rythme étant déterminé par la durée d'alimentation et par plusieurs autres facteurs qui vont conditionner le taux de consommation.

Bien que cela ressemble à une mesure de la taille de la population, le nombre de jours.individus n'est pas équivalent à la taille de la population. Au contraire, il s'agit d'une mesure de l'abondance des ressources, en termes de rations quotidiennes plutôt qu'en termes de biomasse ou d'énergie. Le seul lien entre la taille de la population et le nombre de jours individus est que la taille de la population détermine pour combien de temps va durer le nombre de rations quotidiennes. Le nombre de jours.individus ne peut pas prédire les effets d'une perte d'habitats sur les taux démographiques qui déterminent la taille de la population en premier lieu. En conséquence, on devrait utiliser le terme de rations quotidiennes plutôt que celui de jours.individus. En effet, le terme de rations quotidiennes rend clairement le fait qu'il s'agit d'une mesure de l'abondance de la nourriture et qu'elle n'a pas de chevauchement conceptuel avec une autre mesure de la taille de la population.

Les modèles fondés sur les individus

Après avoir considéré les limites des modèles simples et reconnu le besoin de décrire le comportement de manière plus réaliste, en particulier en admettant les variations individuelles dans le comportement, voyons comment les IBMs pour les oiseaux côtiers ont été développés et utilisés.

Reconnaître la nécessité de modèles écologiques individuels pour les oiseaux côtiers

Le bénéfice probable d'une approche fondée sur les individus pour prédire les effets des changements environnementaux sur les oiseaux côtiers a été reconnu lorsque la menace potentielle due à la perte d'habitats a été conceptualisée par Goss-Custard (1977).

La suppression des vasières intertidales réduit la surface des zones d'alimentation. Si, malgré cela, les oiseaux restent sur un site, comme cela est probable, les densités d'oiseaux sur les zones alimentaires restantes augmenteraient avec comme résultat que l'exploitation du site, fondée sur la densité ou sur l'interférence liée à la compétition alimentaire qui se produisait, serait augmentée. De manière alternative, si la compétition ne se produisait pas encore, la perte d'habitats peut l'introduire. Le problème, cependant, est de définir si la compétition va augmenter ou non et, si cela est le cas, si la réussite des oiseaux va être réduite et pour combien d'oiseaux. Bien que le besoin se faisait sentir, différents paramètres clés nécessaires pour construire les modèles fondés sur les individus étaient, à ce moment-là, inconnus.

Construire un modèle individuel, l'exemple de l'Huîtrier pie dans l'estuaire de l'Exe

Comme le processus sous-tendu qui va déterminer la mortalité par famine liée à un phénomène densité dépendance est la compétition pour la nourriture, il est supposé que l'étude des variations individuelles dans le comportement d'alimentation et de compétition peut fournir le moyen d'établir les paramètres de mortalité par famine dans des environnements existants ou nouveaux (*figure 23*). Une étude a été entreprise dès 1976 sur l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* se nourrissant préférentiellement de moules *Mytilus edulis* dans l'estuaire de l'Exe dans le sud-ouest de l'Angleterre. La faible surface de l'estuaire, son accès facile et son isolement relatif des estuaires voisins le rendent approprié à cette étude, tout comme l'est l'Huîtrier pie dont la grande taille et les proies reconnaissables de loin facilitent l'étude des processus compétitifs. En plus d'établir les fonctions

densité dépendance, un objectif appliqué particulier était de modéliser les interactions entre les oiseaux et les pêcheries de coquillages : le conflit entre la conservation et les intérêts des pêcheurs de coquillages était, et reste, un des problèmes majeurs des gestionnaires d'espaces littoraux (Goss-Custard *et al.* 1996b ; Goss-Custard *et al.*, 2004).

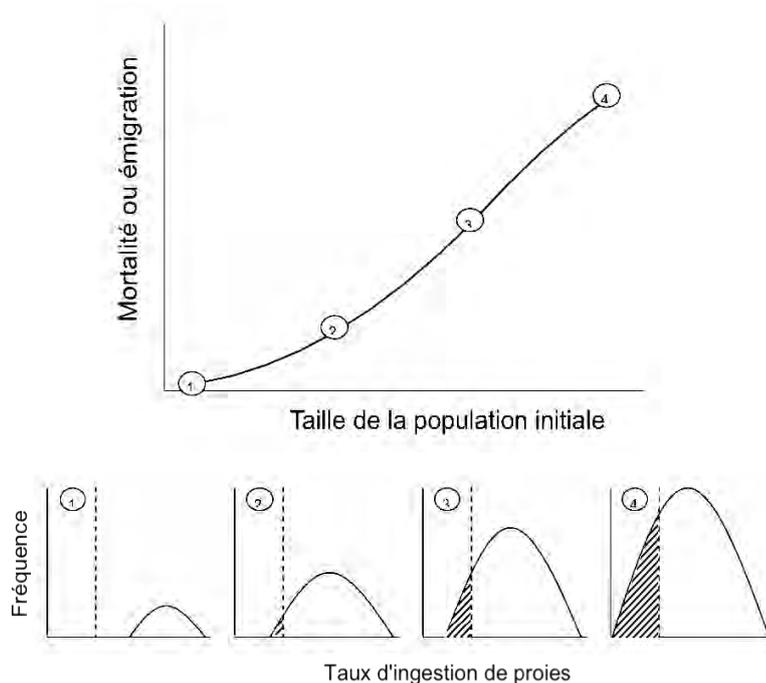


Figure 23 : comment la variation individuelle sous-tend le taux de mortalité de la population

Les figures du bas montrent les distributions hypothétiques de fréquence des taux d'ingestion d'individus dans chacune des quatre classes de taille de population (1-4). Sur ces figures, les lignes verticales montrent le rythme d'ingestion minimum requis pour survivre, et les aires sombres montrent le pourcentage d'oiseaux qui sont incapables d'atteindre ce rythme d'ingestion et qui meurent ou partent du site. La figure du haut montre la relation hypothétique résultante entre la mortalité et /ou l'émigration et la taille de la population d'oiseaux. Les oiseaux qui meurent ou émigrent sont ceux qui ne peuvent pas maintenir leur valeur d'ingestion seuil (adapté de Goss-Custard, 1985).

L'objectif était de paramétrer et de tester un IBM en améliorant la connaissance :

- des réponses comportementales de l'Huîtrier pie à des changements d'abondance et de qualité des proies et à la densité de compétiteurs,
- de la façon dont une variation dans l'efficacité de l'alimentation et de la dominance influence le succès de l'alimentation et la survie des individus,
- des réponses des oiseaux aux activités humaines,
- des variations spatiales et temporelles (intra et inter annuelles) dans l'abondance et la qualité des proies,
- du régime alimentaire des oiseaux et le lieu de leur alimentation.

Cette recherche et celles entreprises ailleurs en Europe ont été synthétisées par Goss-Custard (1996) et Blomert *et al.* (1996).

Trois versions de l'IBM de ce système ont été publiées : Goss-Custard *et al.* (1995a ; 1995c), Clarke & Goss-Custard (1996) et Stillman (2000c). Toutes trois prennent en compte le régime alimentaire et la localisation de la recherche alimentaire de chaque individu et le fait qu'il puisse mourir avant la fin de l'hiver. Les ressources alimentaires sont distribuées en taches distinctes qui diffèrent en densité de proies, en taille et en contenu d'énergie de chaque proie, ainsi qu'en temps d'exposition au rythme tidal.

Au cours de chaque journée, chaque oiseau du modèle doit satisfaire ses besoins en énergie nécessaire pour conserver sa température corporelle en s'alimentant sur les zones, au cours des périodes de la journée (jour et nuit) et des périodes tidales où son rythme d'ingestion est le plus élevé. Bien que tous les individus fassent des choix qui utilisent le même principe de maximalisation du rythme d'ingestion, leurs décisions diffèrent car leurs choix dépendent de leurs capacités compétitives individuelles qui dépendent de deux éléments :

- le rythme d'ingestion sans interférence qui est le rythme avec lequel un individu se nourrit en l'absence de compétition créant une interférence et qui mesure son efficacité basique à s'alimenter,
- la sensibilité aux interférences qui mesure combien l'interférence réduit le rythme d'ingestion d'un individu lorsque la densité d'oiseaux augmente. Cette sensibilité dépend de son rang social.

Le modèle est fondé sur la théorie du jeu dans lequel chaque individu répond aux décisions prises par les compétiteurs en décidant quand, où et de quoi il va se nourrir.

La survie est déterminée par l'équilibre entre les coûts énergétiques quotidiens et la consommation. Les coûts énergétiques dépendent des coûts métaboliques liés à la température. La consommation énergétique dépend du temps disponible pour s'alimenter, par exemple, le temps d'exposition des vasières, et du rythme d'ingestion pendant la période d'alimentation, qui dépend, à son tour, de la teneur énergétique des proies et de la sensibilité des individus aux interférences. Quand la consommation énergétique quotidienne est supérieure aux dépenses, les individus stockent de l'énergie ou maintiennent leurs réserves si un niveau maximum a déjà été atteint. Quand la dépense énergétique quotidienne est supérieure à la consommation d'énergie, les individus puisent sur leurs réserves. Si les réserves d'un individu tombent à zéro, il meurt, ce qui est la seule source de mortalité dans les versions initiales du modèle, et la principale cause de mortalité hivernale de l'Huïtrier pie dans la nature (Goss-Custard *et al.*, 1996a).

Le modèle adapte les quantités alimentaires disponibles chaque jour afin d'intégrer les changements saisonniers dus :

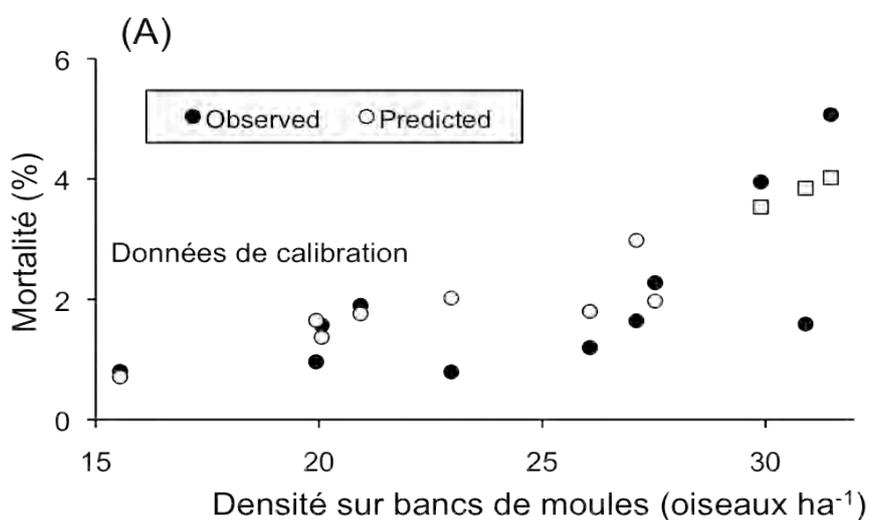
- à la diminution tout au long de l'hiver de la masse corporelle de chaque proie,
- à la diminution de la densité de proies occasionnée par les oiseaux eux-mêmes, par d'autres causes de mortalité, telles que les tempêtes, et par la pêche à pied, si celle-ci se produit.

Les oiseaux dérangés par les pêcheurs qui ramassent les coques à la main et par d'autres sources de dérangements, tels que les promeneurs, dépensent du temps et de l'énergie afin d'occuper un autre gisement de coquillages non dérangé.

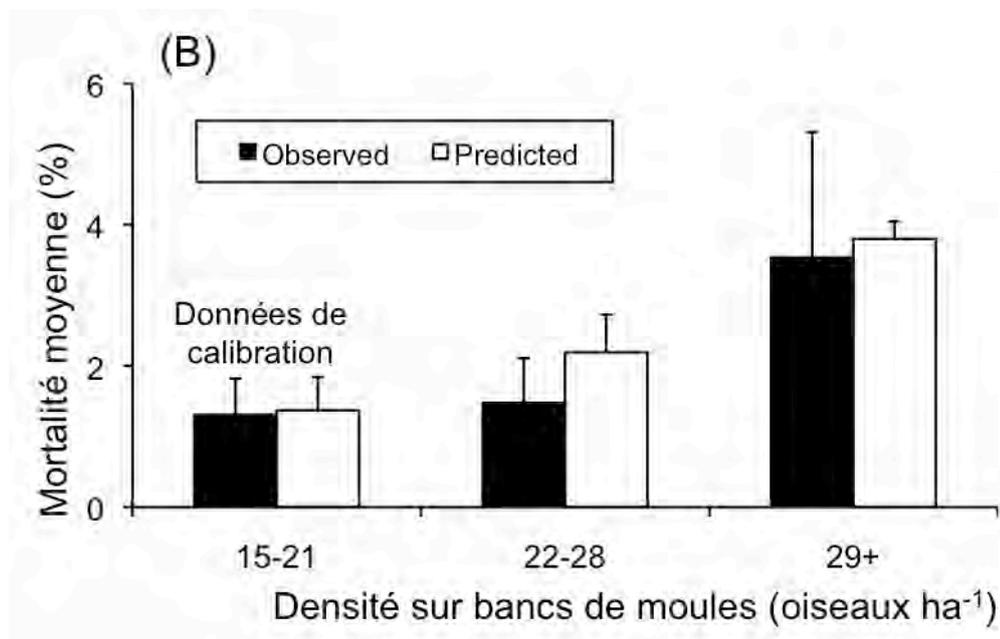
Si une zone alimentaire est supprimée, soit définitivement par la surpêche ou par toute autre forme de perte d'habitats, ou temporairement par des dérangements, les oiseaux qui s'y alimentaient choisissent de s'alimenter sur une autre zone. Ils le font en utilisant le même type de décision fondée sur la maximalisation de la réussite que précédemment. Comme ces règles sont liées au concept le plus basique de l'évolution, les oiseaux modèles sont censés réagir à un changement de leur environnement alimentaire comme les oiseaux réels. Ceci est la raison fondamentale pour laquelle les IBM, dans lesquels les animaux qui maximalisent les décisions relatives à leur réussite, sont censés fournir une bonne base pour l'extrapolation dans un nouvel environnement alimentaire.

Pour construire le modèle, une approche cumulative a été adoptée. Le processus et les paramètres nécessaires pour faire le modèle reprennent les taux de mortalité observés dans la nature sur cinq années témoins (1976/1977 - 1980/1981). Ils étaient inclus étape par étape, dans une séquence qui, d'après ce que avait été supposé, avait toutes les chances de succès. Aussi, la première version était plutôt simple et n'incluait pas certains processus importants tels que se nourrir dans les champs à marée haute (Goss-Custard *et al.*, 1995a). Ce n'est que quand de tels paramètres environnementaux ont été incorporés que le modèle a pu prédire les taux de mortalité hivernaux observés. Ceci n'est pas surprenant car les caractéristiques naturelles font partie de la stratégie de survie des animaux.

Une fois que le modèle a été capable de reproduire correctement le taux de mortalité moyen observé sur les cinq années de calibrage, il a été utilisé pour générer une fonction densité dépendance. Ceci a été fait en lançant des simulations avec des effectifs différents d'Huîtres-pies, en utilisant, pour les quantités de nourriture disponibles, l'abondance et la qualité des moules enregistrées pendant une étude de huit ans sur les bancs de moules (McGrorty *et al.*, 1990 ; McGrorty & Goss-Custard, 1991 ; 1993 ; 1995 ; Stillman *et al.*, 2000d). Le modèle prédit que la mortalité serait densité dépendance (*figure 24*).



24a : comparaisons interannuelles



24b : comparaisons entre différentes classes de densités de populations

Figure 24 : taux de mortalité prédits et observés des Huîtres pies adultes dans l'estuaire de l'Exe sur 15 hivers 1976-1991

Les prédictions étaient fondées sur :

- les effectifs observés d'Huîtres pies présents en septembre de chaque année (symboles pleins et barres noires),
- la densité de moules présentes en septembre de chaque année (cercles dans 4a, barres blanches de gauche [15-21] et centrale [22-28] dans 4b ou, pendant les hivers pendant lesquels il n'y a pas de mesures, densités moyennes de moules en septembre pour toutes les autres années (carrés en 4a, barre droite [29+] en 4b). Les valeurs en 4b sont la moyenne et l'écart-type. Les années de développement du modèle sont 1976-1980. Adapté de Stillman *et al.* (2000c).

Au moment où le modèle faisait cette prédiction, aucun effet densité dépendance pendant la saison hivernale n'avait été démontré chez une espèce de limicole. Néanmoins, cette prédiction a été confirmée par six estimations de taux de mortalité hivernale sur le terrain (*figure 24*). Bien que les conditions météorologiques de l'hiver affectent significativement la survie hivernale, les données fournissent une forte évidence que la mortalité hivernale des Huîtres pies est réellement due à une densité dépendance (Durell *et al.*, 2000 ; 2001a ; 2001b). De plus, le modèle prédit que la mortalité de-

vient densité dépendance aux densités approximatives auxquelles celle-ci se produit réellement et que la mortalité augmente de manière similaire au rythme observé. Cette concordance quantitative entre la prédiction et l'observation, en lien avec le fait que la densité dépendance était prédite par le modèle avant que sa présence dans la nature ait été démontrée, fournit une validation solide de l'approche et accrédite l'idée que son développement pourrait être entrepris sur des bases solides.

Construire un modèle fondé sur le comportement individuel plus flexible

Le principe – selon lequel les IBMs ont été construits – que les oiseaux s'alimentant tentent de maximiser leur réussite s'applique à d'autres systèmes, et les problèmes qu'ils peuvent résoudre se produisent partout. Ceci a suscité le développement d'un modèle plus flexible, MORPH, fondé sur les mêmes principes mais applicable à un plus grand nombre d'espèces et de problèmes (Stillman, 2008a). Par exemple, les modèles précédents contenaient des hypothèses spécifiques aux limicoles (telles que le cycle tidal conditionne la disponibilité en taches alimentaires), et des hypothèses seulement applicables à certaines zones côtières. MORPH dépasse ces limites et constitue juste un cadre de travail pour représenter les systèmes consommateurs de ressources. MORPH peut être paramétré très simplement pour analyser les propriétés de systèmes hypothétiques simples, ou peut être paramétré en utilisant des données empiriques détaillées pour simuler des systèmes spécifiques.

MORPH est conçu pour prédire comment les changements environnementaux en alimentation peuvent affecter les populations d'animaux. Les hypothèses clés sont que les animaux se comportent afin de maximiser leur réussite perceptible, par exemple, en termes de mortalité par famine ou par risque de prédation, mais cette réussite perçue peut ne pas être toujours positivement liée aux chances réelles de survie et de reproduction, par exemple, les animaux peuvent prendre des décisions sub-optimales (Battin, 2004 ; Kokko & López-Sepulcre, 2006). Ces hypothèses permettent de construire un modèle décisionnel plutôt que d'utiliser les modèles précédents qui ne retenaient comme seule hypothèse que les animaux maximalisent toujours leur rythme d'assimilation d'énergie.

MORPH offre un cadre de travail de base pour décrire la physiologie des animaux et leur comportement de recherche alimentaire en tenant compte de la distribution et de l'abondance des ressources. Ceci est, de nouveau, une approche plus flexible que les modèles précédents, qui ne contiennent que des éléments spécifiques à l'écologie des oiseaux côtiers (par

exemple, les équations utilisées pour représenter les réponses fonctionnelles des limicoles).

Stillman (2008a) décrit entièrement MORPH en en fournissant le logiciel et un guide de l'utilisateur. Bien que MORPH ait été appliqué principalement aux limicoles (Caldow *et al.*, 2007a ; Durell *et al.*, 2006 ; 2007 ; Stillman *et al.*, 2005a ; 2005b), il a également été utilisé pour les anatidés herbivores (Stillman *et al.*, 2005a ; 2005b) et les canards plongeurs (Kaiser *et al.*, 2005), ce qui aurait été impossible avec les modèles précédents en raison des hypothèses spécifiques aux limicoles. MORPH a également été appliqué aux poissons se nourrissant d'invertébrés, aux passereaux granivores et aux cygnes consommateurs de la végétation dans les cours d'eau. MORPH est actuellement restreint aux animaux hors période de reproduction, mais pourrait être étendu à la saison de reproduction en ajoutant deux éléments clés :

- s'alimenter à partir d'un seul site (par exemple, un nid ou un terrier),
- évaluer la réussite à partir de la destinée d'autres individus (par exemple, les partenaires ou les jeunes).

MORPH est actuellement restreint à une seule génération ou à une partie d'une génération, et ne peut intégrer l'évolution du comportement ou les règles de décision qui peuvent se produire entre les générations. Cependant, l'extension de MORPH à la saison de reproduction devrait rendre possible de telles simulations multi-générationnelles.

Tester les prédictions des modèles fondés sur le comportement individuel des oiseaux côtiers

Les preneurs de décisions doivent savoir si les prédictions des modèles fournissent des arguments fiables aux règlements qu'ils doivent adopter. Des efforts ont été faits pour tester les prédictions des IBMs relatifs aux oiseaux côtiers (*tableau XII*) en partie pour des raisons scientifiques, mais aussi pour informer les décisionnaires de la fiabilité avec laquelle ils peuvent utiliser les prédictions.

Les IBMs produisent des prédictions multiples à des échelles spatiales et temporelles différentes. Cette approche teste simultanément différentes prédictions du modèle afin d'évaluer l'exactitude avec laquelle le modèle représente les processus observés et les patrons et comment, d'un point de vue structurel, le modèle est similaire à la réalité. Ces patrons ont été divisés en deux ensembles. Le premier permet de savoir si le modèle représente correctement les différents comportements des oiseaux réels.

Parce que les prédictions liées à la réussite sont grandement dérivées des prises de décisions par des oiseaux modélisés cherchant à maximiser leur réussite, il est absolument nécessaire qu'elles soient correctement représentées afin de savoir si le modèle prédit correctement les mesures de réussite dérivées du comportement sous-jacent.

Tableau XII : résumé des modèles individuels pour les oiseaux côtiers

Les colonnes « tests » indiquent si l'effort alimentaire prédit (feed), le choix alimentaire (diet), la distribution (dist), la condition corporelle (cond) ou la mortalité (mort) étaient comparés avec les observations.

Légende :

- = pas de comparaison faite

✓ = prédictions confirmées par les observations

× = prédictions Non confirmées par les observations

✓× = certaines prédictions confirmées par les observations, d'autres non confirmées

site	espèces	problèmes	tests					références
			feed	diet	dist	cond	mort	
Burry Inlet, UK	Huîtrier pie <i>Haematopus ostralegus</i> , Bécasseau maubèche <i>Calidris canutus</i>	pêche des coquillages, qualité du site	✓	✓	✓	-	✓	(West <i>et al.</i> , 2003)
Bahia de Cadiz, Spain	Bécasseau minute <i>Calidris minuta</i> , Gravelot à collier interrompu <i>Charadrius alexandrinus</i> , Bécasseau sanderling <i>Calidris alba</i> , Grand Gravelot <i>Charadrius hiaticula</i> , Chevalier gambette <i>Tringa totanus</i> , Pluvier argenté <i>Pluvialis squatarola</i> , Barge à queue noire <i>Limosa limosa</i> , Barge rousse <i>Limosa lapponica</i> , Huîtrier pie	abandon de salines, piscicultures, pêche des coquillages, dérangements, création d'habitats	✓×	✓×	✓	-	-	(Stillman <i>et al.</i> , 2005a)
Caerlaverock, UK	Bernache nonnette <i>Branta leucopsis</i>	changement d'habitats	-	-	✓	✓	-	(Pettifor <i>et al.</i> , 2000)
Cardiff Bay, UK	Gambette	perte d'habitats	-	-	-	-	✓	(Goss-Custard <i>et al.</i> , 2005)
Dee estuary, UK	Maubèche, Huîtrier pie	pêche à pied	-	-	-	-	-	(West <i>et al.</i> , 2005b)
Exe estuary, UK	Huîtrier pie	pêche à pied	✓	✓	✓	✓	✓	(Stillman <i>et al.</i> , 2000c, 2001)
Exe estuary, UK	Bécasseau variable <i>Calidris alpina</i> , Pluvier argenté, Barge à queue noire, Barge rousse, Huîtrier pie, Courlis cendré <i>Numenius arquata</i>	dérangements, qualité du site, élévation niveau de la mer	-	-	✓	-	-	(Durell <i>et al.</i> , 2007)

Humber estuary UK	Bécasseau variable, grand Gravelot, Bécasseau maubèche, Chevalier gambette, Pluvier argenté, Barge à queue noire, Barge rousse, Huîtrier pie, Courlis cendré	Elévation niveau de la mer, développement portuaire, perte d'habitats, qualité du site		✓	✓	-	-	(Stillman <i>et al.</i> , 2005c)
Liverpool bay UK	Macreuse noire <i>Melanitta nigra</i>	éoliennes, pertes d'habitats, dérangements		-	✓	-	-	(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
Menai Straits UK	Huîtrier pie	gestion de la pêche à pied	✓	-	✓x	-	-	(Caldow <i>et al.</i> , 2004)
Poole Harbour UK	Bécasseau variable, Chevalier gambette, Barge à queue noire, Huîtrier pie, Courlis cendré	Elévation du niveau des mers, qualité du site		-	✓x	-	-	(Durell <i>et al.</i> , 2006)
Poole Harbour UK	Huîtrier pie	pêche à pied, espèces invasives		✓	✓	-	-	(Caldow <i>et al.</i> , 2007a)
baie de Seine France	Bécasseau variable, Huîtrier pie, Courlis cendré	développement portuaire, création d'habitats		✓	✓	-	-	(Durell <i>et al.</i> , 2005)
Solway Firth UK	Bécasseau maubèche, Huîtrier pie	pêche à pied		-	-	-	-	(Stillman, 2008b)
baie de Somme, France	Bécasseau variable, Huîtrier pie, Courlis cendré	chasse ; pêche à pied, sédimentation, qualité du site, développement de la Spartinet	✓	-	✓x	-	-	(Durell <i>et al.</i> , 2008; Goss-Custard <i>et al.</i> , 2006a)
Southampton Water, UK	Bécasseau variable, grand Gravelot, Tournepierre <i>Arenaria interpres</i> , Chevalier gambette, Pluvier argenté, Barge à queue noire, Huîtrier pie, Courlis cendré	développement portuaire, perte d'habitats, qualité du site		✓	✓	-	-	(Wood, 2007)
Strangford Lough, UK	Huîtrier pie	pêche à pied		-	-	-	-	(West <i>et al.</i> , 2002b)
Wash, UK	Huîtrier pie	pêche à pied		-	-	-	✓	(Stillman <i>et al.</i> , 2003)
Wash, UK	Bécasseau variable, Bécasseau maubèche, Chevalier gambette, Pluvier argenté, Barge à queue noire, Huîtrier pie, Courlis cendré	qualité du site		✓	-	-	-	(West <i>et al.</i> , 2007)
Wash, UK	Eider <i>Somateria mollissima</i>	pêche à pied	✓	✓	✓	-	-	(Caldow <i>et al.</i> , 2007b)
Europe de l'Ouest	Bernache cravant <i>Branta bernicla</i>	changements agricoles, perte d'habitats, chasse, dérangements	✓	✓x	✓x	✓	✓	(Stillman <i>et al.</i> , 2005a)

Comportement

Les tests des prédictions des modèles comportementaux des Huîtres pies et des autres limicoles ont été publiés à partir du modèle original de l'Huître pie dans l'estuaire de l'Exe (Goss-Custard *et al.*, 1995c ; Stillman *et al.*, 2000c) et des modèles et sous-modèles suivants (Caldow *et al.*, 2004 ; Durell *et al.*, 2005 ; Pettifor *et al.*, 2000 ; Stillman *et al.*, 2003 ; West *et al.*, 2003). En général, la prédiction concorde avec l'observation, bien que la distribution des oiseaux tende à être moins bien prédite que dans les autres patrons comportementaux (*tableau XII*). Trois exemples suffisent à illustrer les tests, l'exactitude typique avec laquelle les modèles prédisent les observations et les raisons pour lesquelles, en aucun cas, il était inévitable que cela soit ainsi.

Dans le Burry Inlet (Pays de Galles), les Huîtres pies s'alimentent à marée basse, soit sur les gisements de coques *Cerastoderma edule*, soit sur les bancs établis de longue date de moules matures ou encore sur des taches éphémères de jeunes moules attachées à des coques sorties du sable lorsque leur propre densité est trop forte (phénomène appelé « *mussel crumble* »). L'IBM limicoles prédit la distribution observée des Huîtres pies sur ces trois types de taches (West *et al.*, 2003) (*figure 25*). Sans interférence, tous les oiseaux pourraient se nourrir sur les bancs de moules mûres car ils fournissent les rythmes d'ingestion les plus élevés en l'absence d'interférence. Comme les bancs matures de moules occupent plutôt une petite partie de l'ensemble de l'estuaire, le modèle doit représenter correctement les interférences qui empêchent tous les oiseaux de s'alimenter sur ces bancs. Le modèle pourrait très facilement faire une prédiction relativement pauvre, mais ce n'est pas le cas.

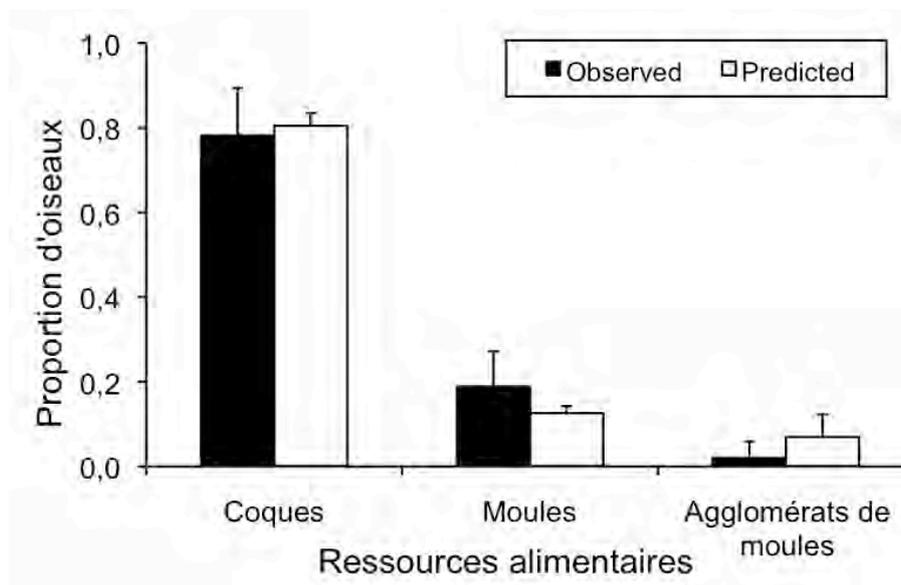


Figure 25 : comparaison entre les prédictions du modèle et la distribution observée des Huîtres pies sur les trois sources de proies principales (coques, moules et amas de moules) dans le Burry Inlet, Royaume-Uni

Les barres montre le pourcentage moyen (+ erreur standard) des oiseaux s'alimentant sur chaque type de ressources (adapté de West *et al.* 2003).

Sur une moyenne de huit ans dans l'estuaire de l'Exe, 12,1 % des moules des classes de taille consommées par les Huîtres pies disparaissent au cours de l'hiver, et les expériences d'exclos confirment que la plupart ont été prises par les Huîtres pies (Goss-Custard *et al.*, 2001). Le modèle prédit que juste un peu moins de 12 % devraient être pris par les Huîtres pies, soit une valeur très proche de la valeur réelle, bien qu'il existe de nombreuses opportunités pour que le modèle ne permette pas une telle précision dans la réalité. En effet, en dehors de la possibilité de prédire de manière précise les besoins énergétiques des Huîtres pies, à la fois le modèle et les oiseaux réels consomment beaucoup d'autres proies comme les palourdes *Scrobicularia plana* dans la zone intertidale, et les vers de terre *Lumbricus spp.* dans les champs à marée haute et basse. Que le modèle prédise avec autant de précision la mortalité infligée aux moules par les Huîtres pies suggère qu'il représente bien le processus de consommation de moules.

Quand les limicoles sont contraints par la nourriture, ils augmentent le temps passé à la recherche d'aliments pendant la période de marée basse

(Goss-Custard *et al.*, 1977). Le modèle doit donc être capable de prédire la quantité de temps consacré à l'alimentation en zone intertidale par un oiseau moyen parce que cela reflète la facilité ou la difficulté avec laquelle les oiseaux sont capables de combler leurs besoins énergétiques. Les valeurs observées dans toutes les études sont comparables aux valeurs prédites (*figure 26a*). Comme le temps consacré à l'alimentation dépend de tous les processus représentés dans le modèle, il y a à chaque fois la possibilité que le modèle ne fournisse que des prédictions assez pauvres. Or, la bonne concordance entre les valeurs prédites et observées suggère que le modèle est capable de bien représenter et de tester le comportement observé des oiseaux.

Mortalité et condition corporelle

Le test le plus difficile, mais essentiel, est de prédire les taux de mortalité et la condition corporelle des limicoles, les deux mesures proximales de la réussite qui devraient être utilisées pour évaluer l'impact des règlements liés à l'aménagement des territoires côtiers (Goss-Custard *et al.*, 2002). Jusqu'à présent, aucun test n'a été possible avec la condition corporelle, mais plusieurs concernent la mortalité.

La plupart des tests (*figure 26b*) comparent les taux de mortalité prédits et mesurés chez l'Huîtrier pie. Deux concernent les Huîtriers pies consommateurs de moules (estuaire de l'Exe) ou un mélange de coques et de moules (Wash). Dans le Burry Inlet, la mortalité hivernale n'a pas été mesurée mais elle est très basse puisque l'on observe que les oiseaux passent beaucoup de temps au repos alors que les coquillages et les autres proies sont disponibles, ce qui montre que les conditions d'alimentation sont très bonnes et qu'ainsi peu d'oiseaux risquent de mourir. Pour l'estuaire de l'Exe, les données sont groupées en années d'effectifs hauts ou bas car le taux de mortalité hivernale est lié à une densité dépendance. Pour le Wash, les données ont été groupées en années d'abondance ou de rareté des coquillages, ces conditions ont un grand effet sur la survie des Huîtriers pies (Atkinson *et al.*, 2003). Le modèle prédit correctement les taux de mortalité moyens observés avec ces quatre conditions (*figure 26b*). Il doit être noté, cependant, que le modèle prédit la mortalité observée moins bien dans des années individualisées, probablement parce que, pour chacune des années, un paramètre qui varie annuellement (tel que le contenu énergétique des moules) n'était pas connu.

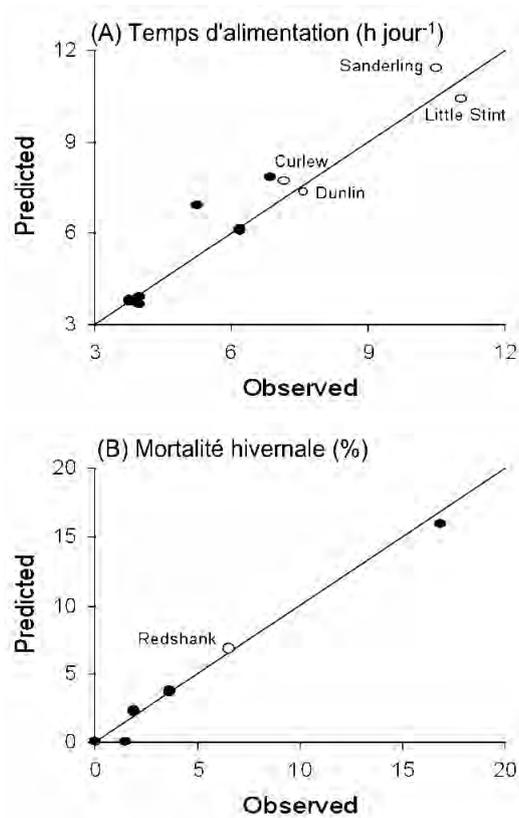


Figure 26 : comparaisons entre les prédictions du modèle

26a : la quantité de temps consacrée par un oiseau à l'alimentation au cours d'une période diurne du cycle tidal

(symboles pleins : Huîtriers pies *Haematopus ostralegus* ; symboles ouverts : Bécasseau minute *Calidris minuta*, Bécasseau sanderling *C. alba*, Bécasseau variable *C. alpina* et Courlis cendré *Numenius arquata* (données de l'estuaire de l'Exe, du Burry Inlet et de Bangor flats dans les Îles britanniques, estuaire Seine et Bahia de Cadiz, Espagne),

26b : la mortalité hivernale observée chez les Huîtriers pies

(symboles pleins) (données du Burry Inlet, de l'estuaire de l'Exe et du Wash dans les Îles britanniques) et Chevalier gambette *Tringa totanus* (symboles ouverts) (données de Rhydny flots dans l'estuaire de la Severn, UK).

Récemment, les taux de mortalité prédits et observés ont été comparés chez une autre espèce que l'Huîtrier pie. Il s'agit d'un test particulièrement important car le modèle a été utilisé rétrospectivement pour prédire une augmentation du taux de mortalité chez le Chevalier gambette à la suite d'une perte d'habitats dans la baie de Cardiff. Cette perte s'est produite après qu'une grande zone alimentaire ait été détruite par la construction d'un barrage qui a transformé des vasières en un lac d'eau douce. Les données sur les ressources alimentaires étaient plutôt rares et aucun travail de terrain supplémentaire ne pouvait être conduit, et il était donc nécessaire de calibrer le modèle en faisant varier un paramètre (l'efficacité de l'alimentation nocturne) jusqu'à ce que le modèle reproduise la mortalité observée avant le barrage. En dépit de cette difficulté, le modèle prédit la mortalité post-barrage avec une précision encourageante (*figure 26b*).

Utiliser les modèles individuels pour conseiller en matière de conservation des oiseaux côtiers

Décrivons maintenant comment les IBMs pour les oiseaux côtiers ont été utilisés pour prédire les conséquences de changements environnementaux liés à des pertes d'habitats, aux dérangements, à la pêche à pied, aux activités récréatives, aux changements climatiques et à l'élévation du niveau des mers (*tableau XII*). Afin de déterminer les effets d'un changement de l'environnement, le modèle a été initialement paramétré pour les conditions environnementales actuelles et, si nécessaire, calibré par différentes efficacités alimentaires nocturnes, ou un autre paramètre, jusqu'à ce qu'il reproduise les taux réels de mortalité et la condition corporelle des oiseaux. Les simulations (Peck, 2004) sont lancées avec les changements appropriés des paramètres afin de prédire le taux de mortalité et la condition corporelle en fonction des nouvelles conditions environnementales.

Suivre la qualité du site

Les gestionnaires des estuaires sont souvent sollicités pour suivre la qualité d'un site pour certaines espèces importantes ou pour évaluer comment des changements potentiels peuvent influencer la qualité du site. Un simple suivi des effectifs d'oiseaux n'est pas le moyen approprié pour évaluer la qualité du site car les effectifs d'oiseaux utilisant le site dépendent non seulement des conditions sur le site, mais également des conditions sur les autres sites utilisés, à la fois, pendant et en dehors de la saison de reproduction (par exemple, Gill *et al.*, 1997 ; Goss-Custard, 1993). De plus, les dénombrements ne sont pas prédictifs et il peut être trop tard pour mettre en place des actions en place si des changements dans les effectifs sont décelés.

Les IBMs n'ont aucun de ces inconvénients et, de plus, ils peuvent mesurer la qualité d'un site en termes de survie et de masse corporelle au niveau de la taille de la population. Ce dernier point est important car, chez de nombreuses espèces, la réussite peut être densité dépendance. De plus, même si la qualité d'un site reste constante, la réussite peut évoluer entre les années en raison des variations annuelles des effectifs d'oiseaux. Par exemple, si les effectifs d'oiseaux augmentent sur une période, la réussite pourrait décliner, suggérant de manière erronée que la qualité du site a diminué alors qu'il est possible, qu'en fait, rien n'ait changé. Il est donc essentiel de prendre en compte la possibilité que la réussite puisse être densité dépendance, ce qui est très difficile à mesurer sur le terrain. Les IBMs peuvent prendre en compte la densité dépendance très facilement en faisant tourner le modèle avec une grande variété de tailles de la population. Si la qualité du site demeure inchangée d'une année à la suivante, les fonctions densité dépendance obtenues pour chacune doivent être identiques (*figure 27a*). Mais si la qualité du site a diminué, par exemple, l'indicateur de réussite à une taille donnée de la population devrait diminuer également (*figure 27b*).

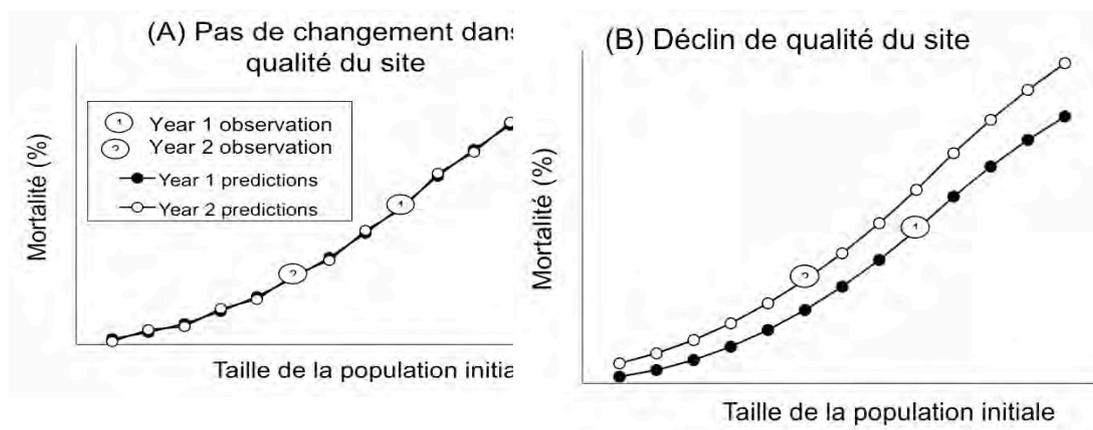


Figure 27 : suivi de la qualité d'un site pour analyser les fluctuations annuelles de la taille d'une population

27a : changement non prévu de la qualité du site (similaire à des fonctions densité dépendance) mais augmentation apparente de la qualité du site par les observations (taux de mortalité plus bas observé en deuxième année)

27b : déclin prédit de la qualité du site (mortalité prédite d'un nombre donné d'oiseaux dans une zone plus grande en deuxième année) mais augmentation apparente dans la qualité du site par les observations (mortalité plus basse observée en deuxième année).

En effectuant des simulations sur une gamme d'effectifs d'oiseaux, les modèles individuels (IBMs) peuvent générer des fonctions densité dépendance qui montrent la relation entre la mesure de la réussite (par exemple, le taux de mortalité) utilisée et le nombre d'oiseaux dénombrés la première année pour laquelle le modèle a été paramétré (year 1). En paramétrant le modèle avec des données obtenues de la zone plusieurs années plus tard (year 2), il est possible de tester si la fonction densité dépendance a changé. Observer directement la réussite mesurée chaque année peut donner une image fautive de la qualité du site.

Perte et création d'habitat

Les changements environnementaux causés par les pertes ou la création d'habitats sont simulés par les changements de l'aire d'une ou plusieurs taches du modèle ou par la suppression ou l'addition de taches. La qualité des taches, autant que leur surface peuvent également être modifiées.

En baie de Seine, le modèle a été utilisé pour déterminer si les pertes d'habitats liées à l'extension du port allaient augmenter le taux de mortalité des limicoles, et, si cela est bien le cas, s'il est possible de l'empêcher par la création d'une nouvelle vasière. Dans l'estuaire du Humber, le modèle a été utilisé pour tester si la perte d'habitats causée par une combinaison du développement du port et par l'élévation du niveau de la mer pouvait augmenter la mortalité des limicoles. Bien que ces exemples soient relatifs à des pertes d'habitats dans la zone intertidale, la même approche a été utilisée pour prédire les effets de la perte d'habitats terrestres pour l'alimentation de la Bernache cravant (Stillman *et al.*, 2005a).

Barragestidaux

Dans les estuaires, les barrages tidaux altèrent les types de sédiments, la surface et les modalités d'exposition des zones intertidales. De telles altérations peuvent souvent être prédites avant la création des barrages. Bien que cela n'ait pas encore été fait, il pourrait être possible d'utiliser les IBMs pour prédire les conséquences de la construction de barrages tidaux sur les oiseaux côtiers. Les besoins clés devraient être les prédictions des conséquences sur les sédiments, les zones tidales et la morphologie de propositions alternatives de barrages, d'une part, et des données liées aux caractéristiques physiques des zones intertidales sur l'abondance et la taille des proies des oiseaux, d'autre part. Les IBMs pourraient être utilisés pour classer les hypothèses alternatives en termes d'effets sur les taux de survie des oiseaux côtiers.

Dérangements humains

Les dérangements causés par les humains excluent temporairement les oiseaux des zones qu'ils utiliseraient autrement pour l'alimentation et le reposoir, augmentent leurs besoins énergétiques en les obligeant à s'envoler et en réduisant le temps d'alimentation. Les effets des dérangements peuvent être modélisés en excluant les oiseaux de certaines taches, en réduisant le temps d'alimentation et en augmentant leur besoins énergétiques. Les paramètres des dérangements, tels que la distance d'envol ou le temps de retour après dérangements, peuvent être mesurés en utilisant des expériences de dérangements contrôlés (Stillman & Goss-Custard, 2002) ou en observant les réponses des oiseaux aux différentes sources de dérangements (Smit & Visser, 1993; Triplet *et al.*, 1999).

Un modèle élaboré avec des Huîtriers pies hivernant en baie de Somme a exploré les relations entre le taux de mortalité et le nombre de fois par heure que les oiseaux étaient dérangés par les humains ou par les rapaces (Goss-Custard *et al.*, 2006a). Les simulations montrent que le taux de mortalité n'est pas affecté par une augmentation de la fréquence de dérangement jusqu'à un seuil critique au-dessus duquel le taux de mortalité augmente rapidement. Sans surprise, le seuil critique est dépendant des conditions météorologiques, étant plus bas pendant les périodes hivernales très froides quand les Huîtriers pies ont des difficultés à satisfaire leurs besoins énergétiques (Goss-Custard *et al.*, 2006a). Cette étude permet aux gestionnaires de la baie de décider quand l'accès au public des zones intertidales doit être restreint.

Un modèle relatif à l'estuaire de l'Exe (Royaume-Uni) (West *et al.*, 2002a) montre que, chez l'Huîtrier pie, des dérangements fréquents augmentent le taux de mortalité en raison de l'accroissement des coûts énergétiques plutôt que de la diminution du temps d'alimentation. Le modèle prédit aussi que le niveau actuel de dérangement humain dans cet estuaire n'a pas d'influence sur la mortalité et la condition corporelle des Huîtriers pies. Cet exemple illustre comment les modèles peuvent incorporer simultanément plusieurs effets différents des changements environnementaux (par exemple, la perte temporaire d'habitats et l'augmentation des demandes énergétiques) sur les oiseaux.

La pêche à pied

La pêche à pied présente une gamme d'effets sur les oiseaux côtiers, certains sont négatifs, d'autres positifs (Caldow *et al.*, 2004; Goss-Custard *et al.*, 2000). La récolte de moules et de coques enlève les bivalves les plus grands qui sont également consommés par les oiseaux tels que l'Huîtrier pie, et donc réduit la quantité de nourriture disponible pour eux. Si la pêche des coquillages se produit à marée basse quand les limicoles s'alimentent, elle peut également les déranger et les forcer à dépenser de l'énergie pour voler au loin ou les forcer à utiliser à des zones de moindre qualité. À l'inverse, quand des gisements artificiels de coquillages sont créés dans des zones intertidales par succion des moules dans les eaux profondes, la quantité de nourriture est augmentée pour les oiseaux. Les coquillages endommagés laissés dans les zones après la collecte peuvent également fournir des ressources alimentaires pour les oiseaux. Les effets de la pêche peuvent être simulés en changeant l'abondance des ressources (pour simuler la déplétion ou la création de nouveaux gisements) ou en excluant des oiseaux de toute ou partie de certaines taches (pour simuler les dérangements).

Si la réussite des oiseaux doit être maintenue, des quantités suffisantes de coquillages doivent être conservées après la collecte commercialisable. Mais comment déterminer la quantité des ressources suffisantes ? Une première approche a été faite, consistant à laisser après la pêche une quantité jugée suffisante de coquillages pour qu'une population d'oiseaux satisfasse ses besoins énergétiques (Lambeck *et al.*, 1996). Or, des simulations avec des IBMs sur cinq estuaires (Goss-Custard *et al.*, 2004 ; Stillman *et al.*, 2003) montrent que de deux à six fois plus de nourriture doit être laissée sur place pour être sûr que les Huîtriers pies survivront l'hiver dans les meilleures conditions, même s'ils peuvent et fréquemment vont consommer d'autres proies (*figure 28*). En d'autres termes, les besoins écologiques en nourriture excèdent largement les besoins physiologiques. Ceci se produit lorsque la compétition par interférence peut exclure les oiseaux sous-dominants des ressources les plus profitables, il en résulte que des variations individuelles dans l'efficacité de l'alimentation signifient que des oiseaux inefficaces meurent avant que les ressources soient réduites à un point à partir duquel un oiseau moyen meurt. Les besoins écologiques sont prédits à un niveau plus élevé sur les sites dans lesquels les moules, plutôt que les coques, sont les proies dominantes (*figure 28*) car la compétition par interférence sur les gisements de moules densément peuplés exclut une forte proportion d'oiseaux des zones les plus profitables. Ces résultats montrent que, pour maintenir des populations d'Huîtriers pies dans des zones exploitées par la pêche, les

stocks ne doivent pas descendre en dessous de deux à six fois la biomasse de coquillages que les oiseaux consomment.

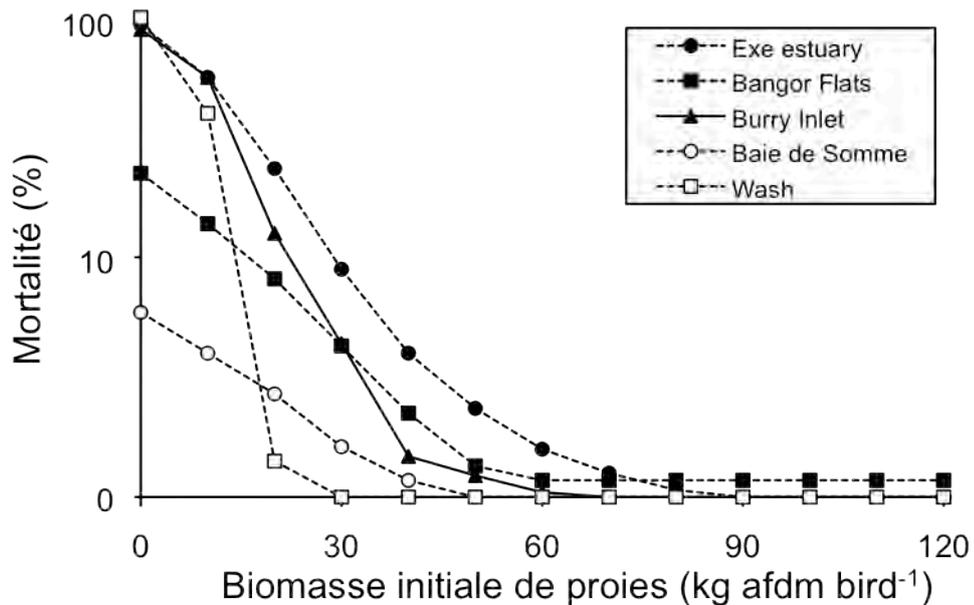


Figure 28 : pourcentage prévisible d'Huîtres pies mourant de faim entre l'automne et le printemps en relation avec les stocks de coquillages par oiseau présents à l'automne dans l'estuaire de l'Exe estuary, Bangor Flats, Burry Inlet, Baie de Somme et Wash.

Les symboles ouverts indiquent les sites dans lesquels les proies dominantes sont les coques, et les symboles pleins les sites où les moules sont les proies dominantes. La forme ombrée horizontale représente la mortalité supérieure à 0,5 % (échelle log sur les axes). La ligne en tirets est la quantité de biomasse consommée par oiseau au cours de l'hiver (besoins physiologiques). Sur tous les sites, le taux de mortalité prédit diminue d'autant plus que substantiellement cette quantité de nourriture est disponible (les besoins écologiques sont deux à six fois plus importants que les besoins physiologiques). Les besoins écologiques sont plus élevés sur les sites où les moules sont les proies dominantes (adapté de Goss-Custard *et al.*, 2004).

Jusqu'à récemment, aux Pays-Bas, la réglementation pour la gestion de la pêche des coquillages sur les vasières importantes était d'assurer que 60 % des besoins en nourriture des oiseaux malacophages, comme l'Huître pie, restent, après la collecte, et que le complément soit fourni par des proies alternatives, tels que les polychètes et d'autres bivalves (Camphuysen *et al.*,

1996 ; Smit *et al.*, 1998). Les IBMs montrent que cette quantité n'est pas adéquate et a contribué au déclin des effectifs d'oiseaux aux Pays-Bas pendant les deux dernières décennies. La réglementation a changé désormais et une plus grande quantité de coquillages est réservée aux oiseaux.

Changements climatiques

Les changements climatiques peuvent affecter les demandes énergétiques des limicoles et altérer la distribution et l'abondance des populations proies et donc le type de proies disponibles. L'élévation du niveau des mers peut réduire l'étendue de leurs zones alimentaires et changer le type d'habitats, particulièrement si la position actuelle de la côte est maintenue. Le réalignement du trait de côte peut compenser les pertes d'habitats, mais des habitats nouvellement créés peuvent différer de ceux qui ont été perdus. Les IBMs peuvent être utilisés pour prédire comment ces changements vont affecter le taux de mortalité et la condition corporelle des limicoles. Les données nécessaires sont la température prévisible, l'abondance prévue des proies et leur disponibilité selon les différents scénarii de changements climatiques. Comme ces prédictions en elles-mêmes risquent d'être incertaines, le modèle peut être utilisé pour déterminer la sensibilité des populations d'oiseaux en tenant compte de l'incertitude concernant les quantités de nourriture attendues. Des modèles ont déjà été utilisés pour évaluer l'impact de l'élévation du niveau des mers sur les oiseaux dans l'estuaire du Humber (Stillman *et al.*, 2005c), de l'Exe (Durell *et al.*, 2007) et à Poole Harbour (Durell *et al.*, 2006).

Les modèles alternatifs

Un seul autre modèle sur la maximalisation de la réussite a été développé pour les oiseaux côtiers. WEBTICS trouve son origine dans la recherche entreprise pour comprendre les changements dans les effectifs d'Huîtriers pies d'un point de vue de la décision optimale et du comportement des oiseaux (Rappoldt & Ens, 2005 ; Rappoldt *et al.*, 2004). WEBTICS diffère des modèles IBMs présentés car il n'incorpore pas les variations individuelles dans les capacités compétitives et ainsi ne prévoit pas directement la mortalité densité dépendance (*tableau XI*). Toutefois, WEBTICS prédit l'effet potentiel d'un changement de l'environnement en fonction d'un indice fondé sur le temps quotidien nécessaire à un oiseau pour s'alimenter afin de remplir ses besoins énergétiques (Rappoldt & Ens, 2005). Il s'en suit que WEBTICS ne prédit pas directement un taux démographique et donc ne peut pas être utilisé pour prédire les effets d'un changement environnemental sur la réussite et sur les taux démographiques. L'indice de stress est converti en taux de

mortalité en mesurant dans le système réel, ce qui est très demandé et n'a été mis en œuvre que dans quelques sites et seulement pour quelques espèces. Comme les individus ne sont pas modélisés, WEBTICS est plus simple que les modèles IBMs, mais il n'est pas capable de prédire directement les mesures nécessaires pour les preneurs de décision.

Discussion

Complexité du modèle, densité dépendance et incorporation des variations individuelles

Des doutes précoces (Goss-Custard, 1973; Goss-Custard & Charman, 1976) sur la valeur des efforts faits pour développer des prédictions sur les effets des changements environnementaux sur les oiseaux côtiers par la prévision des effets que ces changements occasionneraient sur les quantités de ressources en termes de rations quotidiennes (c'est-à-dire, le nombre de jours individus) ont été renforcés par quelques études scientifiques dans des années 1980. Progressivement, il a été nettement établi que, dans de nombreux systèmes, les oiseaux côtiers ne font pas disparaître toutes leurs proies. Ainsi, il était très difficile (souvent impossible) d'interpréter comment une diminution dans la quantité de nourriture de la zone intertidale pouvait affecter les populations de limicoles (Goss-Custard, 1985).

Dans le même temps, l'intérêt croissant des écologistes comportementaux sur la recherche alimentaire et les théories relatives à la prédation ont concentré leur attention sur le fait que l'acquisition de nourriture est un processus qui est affecté par de nombreux facteurs qui déterminent entre eux si un animal obtient sa nourriture suffisamment rapidement pour équilibrer sa perte énergétique. Il a été établi que la quantité de nourriture mesurée en rations quotidiennes n'apporte aucun renseignement sur le rythme d'acquisition de la nourriture. En parallèle, le développement rapide des théories relatives à la dynamique des populations démontre l'importance vitale des processus de densité dépendance dans la détermination des processus d'équilibre des populations et de la résilience aux changements environnementaux (May, 1981). De nombreux écologistes des zones côtières ont compris que la question clé était d'être capable de prévoir comment un changement environnemental pouvait affecter l'intensité de toute forme de compétition liée à la densité entre les oiseaux en recherche alimentaire (Goss-Custard, 1977, 1985). Toutefois, afin d'être capable de prédire les effets d'un changement de gestion du littoral sur la taille des populations, il était essentiel d'être capable de prédire comment la densité dépendance pourrait être affectée (Goss-Custard, 1985).

Alors que cela est désormais largement admis (Sutherland, 2006 ; Sutherland & Norris, 2002), très peu de tentatives ont été faites au cours des trente dernières années pour prédire comment les changements environnementaux pourraient affecter les phénomènes de densité dépendance chez les limicoles. Au contraire, l'attention a surtout été portée sur la façon d'incorporer les processus de recherche alimentaire dans des modèles phénoménologiques. Ceci reflète, d'une part, partiellement l'engouement pour l'écologie comportementale qui a caractérisé la recherche sur les oiseaux depuis le début des années 1970, et, d'autre part, le fait que la plupart des adaptations que les limicoles hivernants adoptent en réponse à un changement de leur environnement alimentaire est comportemental, tel que changer d'espèce proie ou de zone alimentaire (Goss-Custard & Durell, 1990 ; Goss-Custard & Sutherland, 1997).

Cependant, les processus comportementaux inclus dans les IBMs ne sont pas la caractéristique fondamentale requise pour prédire la mortalité et la densité dépendance. Comme cela a été montré plus haut, un modèle comportemental ne peut aboutir à un tel résultat que s'il représente spécifiquement les différences entre les individus dans leur aptitude compétitrice, et si le modèle incorpore les individus ou des groupes différents d'individus. Si cela n'est pas pris en compte, la densité dépendance prédite à partir des taux démographiques modélisés ne sera qu'une fonction étape dans le cadre d'un système où tous les individus survivent ou meurent. Mais une telle perspective est hautement irréaliste selon l'empirisme actuel (Durell *et al.*, 2000 ; Durell *et al.*, 2001b) et également selon la modélisation (Stillman *et al.*, 2000c). Mais les conséquences des changements environnementaux pourraient affecter les populations d'oiseaux (et ce même de manière non réaliste) car, comme il l'a été établi plus haut, l'effectif à l'équilibre d'une population d'oiseaux longévives est très sensible à une augmentation du taux de la mortalité en dehors de la saison de reproduction, et donc à la pente de la densité dépendance.

Il est donc très important de faire une distinction claire entre les modèles qui peuvent prédire la densité dépendance à partir de taux démographiques réalistes de ceux qui ne le peuvent pas (*tableau XI*). Selon nous, le critère le plus important pour comparer les modèles comportementaux n'est pas celui qui retient un faible nombre de processus comportementaux mais plutôt celui qui incorpore les variations individuelles. Les IBMs décrits ici sont fondés sur le comportement, mais sont également fondés sur la physiologie et la morphologie. Ils incluent explicitement de nombreux détails sur

l'histoire naturelle des organismes, qui détermine leur stratégie de survie. Les éléments comportementaux retenus dans le modèle incluent la diminution des ressources alimentaires, les interférences, les décisions basées sur la théorie du jeu, la prédation, le risque de maladie et les décisions sensibles en matière de choix alimentaires et il n'est donné à aucun d'eux plus d'importance qu'à un autre. Mais du point de vue de l'objectif recherché par les modèles développés, leurs facteurs clés incorporent les différences entre les individus de telle sorte que le taux de mortalité soit prédit de manière réaliste. Il s'agit de la différence essentielle entre ces modèles IBMs et le modèle WEBTICS (Rappoldt & Ens, 2005; Rappoldt *et al.*, 2004).

Le nombre de processus inclus dans les modèles qui sont définis pour prédire le taux de mortalité et la condition corporelle ne se limite pas au nombre de jours individus (*tableau XI*). Ils sont plus complexes pour deux raisons :

- d'abord, représenter des oiseaux individuellement nécessite que le modèle repère un grand nombre d'entités séparées plutôt qu'un seul groupe d'individus identiques,
- ensuite pour obtenir des prédictions précises sur la mortalité, il a été nécessaire d'inclure un large éventail de prises de décisions, telles que la recherche alimentaire conditionnée par le risque de prédation, de même que de nombreux détails sur l'histoire naturelle des oiseaux et sur leur environnement alimentaire.

Avec la puissance actuelle des ordinateurs, nous pensons que cette complexité supplémentaire est un petit prix à payer pour être capable de prédire, dans le cadre des différents scénarii de gestion côtière, le taux de mortalité et la condition corporelle des oiseaux, afin d'obtenir les données nécessaires pour que les gestionnaires du littoral puissent prendre des décisions circonstanciées.

Cependant, l'accroissement de la complexité doit être également évaluée au regard d'autres coûts tels que la difficulté croissante à comprendre et à expliquer le modèle et les résultats, et la nécessité de tester le logiciel avec soin. Un modèle ne doit pas être jugé sur sa simplicité ou sa complexité mais en fonction des réponses données aux conditions nouvelles, et pour lesquelles il n'est pas connu de précédent, et en fonction des quantités de résultats qui sont nécessaires pour les gestionnaires et les usagers.

Dans d'autres disciplines ayant recours à la modélisation, telles que la météorologie et la sédimentologie, les modèles peuvent être immensément

plus complexes que les IBMs décrits ici car il s'est avéré que cette complexité était nécessaire pour faire les prédictions requises. Il ne fait aucun doute que produire une version analytique de nos IBMs serait satisfaisant. Elle incorporerait en quelques équations la biologie des espèces dans le système modélisé, et pourrait prédire aussi les taux de mortalité avec l'exactitude requise, mais il a été prouvé que cela était infaisable. Actuellement, l'essentiel est que ces modèles peuvent être utilisés pour établir des prédictions fiables sur lesquelles des décisions de gestion de la zone côtière peuvent être prises.

D'une étude à long terme sur une espèce à l'application rapide sur plusieurs

Les problèmes de conservation nécessitent souvent des solutions à mettre en œuvre dans un laps de temps court (jours ou mois), et il en est de même pour les outils prédictifs tels que les IBMs qui sont une aide pour la conservation. Ils doivent donc être développés et utilisés pour définir des solutions dans le même laps de temps. On croit souvent que des modèles détaillés comme les IBMs prennent beaucoup de temps à paramétrer. Notre expérience montre que cela n'est pas le cas avec l'IBM sur les oiseaux côtiers. Bien que le développement initial du modèle Huîtrier pie de l'estuaire de l'Exe fût fort consommateur de temps, les leçons apprises pendant le processus (par exemple, comment modéliser le comportement alimentaire, les prises de décision, les aspects énergétiques des oiseaux) ont été directement utilisables pour les modèles des autres systèmes. De plus, la vitesse d'application aux nouveaux systèmes a été grandement augmentée par les avancées dans la compréhension et la prédiction des paramètres clés du modèle (par exemple, les réponses fonctionnelles). La généralité de la dernière version du modèle, MORPH, a également montré qu'aucune reprogrammation du modèle n'était nécessaire pour prendre en compte les particularités des nouveaux systèmes (par exemple, les cycles tidaux non habituels).

En pratique, les seuls nouveaux paramètres qui ont été mesurés pour établir de nouveaux systèmes intégrant des limicoles sont la densité et la taille des invertébrés disponibles pendant le cycle tidal. Ainsi, les modèles ont été paramétrés et appliqués à des problèmes de conservation utilisant un suivi automnal des populations proies (parfois avec en plus des données printanières) et des estimations de l'exposition à la marée des zones alimentaires, dérivées des connaissances locales ou de la hauteur mesurée sur le terrain ou encore par des modèles tidaux. Une fois que les données sont disponibles, les modèles ont été paramétrés et les simulations sont lancées pour

résoudre des problèmes de conservation dans les deux mois. Une fois que le modèle est paramétré pour le système, les simulations peuvent être faites et résoudre des problèmes en quelques heures. Notre expérience nous montre qu'il est possible d'appliquer l'IBM dans un laps de temps compatible avec les contraintes de temps des problèmes de conservation des zones côtières.

L'écologie fondée sur les individus s'est révélée être un cadre de travail conceptuel très favorable pour l'étude des oiseaux côtiers, et sa valeur a été également utile pour d'autres systèmes écologiques en général (Grimm & Railsback, 2005). Le point central dans ce cadre de travail est la prédiction des processus des populations (par exemple, le taux de mortalité), du comportement et de la destinée d'individus maximisant leur réussite, en utilisant les IBMs. Bien que plusieurs IBMs ont été développés, relativement peu ont incorporé des paramètres tels que le comportement de maximalisation de la réussite (Grimm & Railsback, 2005). Une exception notable est le modèle individuel de la Truite de rivière (*Oncorhynchus clarki*), utilisé pour prédire les conséquences d'un changement environnemental provoqué par des facteurs tels que des déversements dans le fleuve, et développé à partir d'un programme de recherche en écologie des individus très similaire à celui qui a été présenté ici (Railsback, 2001; Railsback & Harvey, 2002; Railsback *et al.*, 2002). L'étape suivante du programme de recherche décrit dans ce texte est de déterminer si l'approche développée pour les oiseaux côtiers peut être transposée à d'autres systèmes, et ainsi de déterminer si les IBMs fondés sur la maximalisation de la réussite peuvent être utilisés dans une gamme plus large de problèmes théoriques et appliqués.

Notre approche a été d'identifier quelles caractéristiques des systèmes fondés sur les oiseaux côtiers permettent aux IBMs d'être développés avec succès et d'identifier les autres systèmes écologiques qui partagent certaines de ces caractéristiques. Les caractéristiques clés des systèmes des oiseaux côtiers sont :

- qu'ils sont bien étudiés, facilement observables et la plus grande part de leur écologie est comprise,
- que les oiseaux côtiers ont des proies simples et relativement peu mobiles (par exemple, invertébrés et végétaux) qui peuvent être quantifiés par des suivis,
- que les oiseaux côtiers ont une distribution relativement restreinte (par exemple, les estuaires) et donc les limites géographiques des modèles sont simples à déterminer,

- que les problèmes de conservation se posent à court terme (combien d'oiseaux vont survivre à l'hiver après un changement environnemental ?).

Nous sommes aux premiers stades de l'écologie appliquée fondée sur des individus pour les poissons s'alimentant d'invertébrés, les cygnes se nourrissant de végétaux aquatiques (O'Hare *et al.*, 2007), les mammifères herbivores et les invertébrés (Stillman & Simmons, 2006) et les oiseaux granivores des zones agricoles (Smart *et al.*, 2008), systèmes qui partagent une ou plusieurs caractéristiques listées plus haut. Une découverte importante a été que les IBMs peuvent être développés plus rapidement pour ces systèmes que dans le cas des oiseaux côtiers. Ceci s'explique d'abord par le fait que la plus grande partie de notre compréhension de la manière de paramétrer des IBMs provenant des études à long terme sur l'Huîtrier pie est directement transposable. De plus, il n'y a pas eu besoin de développer un IBM pour chaque système car MORPH est directement applicable à chacun d'eux sans modification.

Le programme de recherche décrit ici s'est imposé parce que les plus simples approches de modélisation n'étaient pas capables de fournir une réponse à une question fondamentale de conservation : comment un changement environnemental va-t-il influencer l'abondance d'une population d'oiseaux côtiers ? La recherche a évolué d'une étude détaillée de l'Huîtrier pie dans l'estuaire de l'Exe à une gamme plus importante de sites, d'espèces et de problèmes de conservation. La plate-forme MORPH, issue d'une étude sur les oiseaux côtiers, n'est pas restreinte à ces systèmes, et est un outil potentiel pour appliquer des principes d'écologie basée sur les individus à une grande variété de systèmes mettant en jeu des consommateurs de ressources. Les IBMs ont permis de répondre à des questions d'écologie appliquée, mais aussi de mieux comprendre les systèmes côtiers de manière générale. Ils aident aussi à montrer comment l'écologie peut être mise en avant et jusqu'à un point où nous pouvons faire des prédictions utiles sur les réponses des populations aux changements environnementaux. Notre expérience montre que l'écologie des individus est un concept de travail prometteur pour comprendre et prédire les changements environnementaux dans les populations animales et encourage à une utilisation plus large.

Remerciements

Nous aimerions remercier Richard Caldow, Sarah Durell, Andy West, Selwyn McGrorty et Mick Yates pour leurs contributions et leur aide au cours des différentes années. Nous aimerions également remercier David Jenkins et Ian Newton pour les commentaires très utiles sur ce texte.

Données requises pour l'utilisation du modèle MORPH

Stéphanie VILAIN

Afin de lancer le modèle MORPH, trois types d'acquisition de données sont nécessaires : la caractérisation du milieu, la description des parcelles (sédiment, ressources alimentaires) et les caractéristiques des oiseaux utilisant le milieu (espèces, alimentation, masse, interactions entre les individus). La majorité des paramètres utilisés dans le modèle sont renseignés dans la littérature, tandis que les paramètres spécifiques au site sont obtenus par des études de terrain (West *et al.*, 2006).

L'environnement global

Les variables environnementales (*tableau XIII*) permettent de caractériser le système (Stillman, 2005) et de renseigner le modèle.

Le jour 1 est le jour de référence, il correspond, par exemple, au 1^{er} septembre, jour de l'arrivée théorique des oiseaux sur le terrain ; le modèle considère que les individus restent 200 jours sur le site (Stillman *et al.*, 2005).

Les zones d'alimentation des oiseaux

Ces parcelles riches en proies (*tableau XIV*) sont exploitées par les oiseaux qui peuvent prendre la décision de les quitter et d'en rejoindre une autre, ce qui leur coûte de l'énergie (Durell *et al.*, 2006).

Pour tous les types de dérangements, incluant les activités récréatives et la chasse, la durée moyenne des dérangements (en heures) est calculée quotidiennement en distinguant les jours de la semaine et du week-end ainsi que la période de la journée (jour et nuit).

Les ressources

Les ressources prises en compte dans le modèle correspondent aux proies des oiseaux (macroinvertébrés benthiques). Le *tableau XV* présente les variables essentielles à renseigner pour le modèle.

Seule la masse sèche (g) libre des cendres des individus est utilisée dans le modèle (*tableau XV : Ash-Free-Dry-Mass*, méthode expliquée par West *et al.*, 2006). Tous les paramètres relatifs aux proies sont obtenus par des méthodes d'échantillonnage sur le terrain. Il existe quatre méthodes de base : l'échantillonnage adaptatif, aléatoire, systématique ou stratifié (référence du chapitre dans West *et al.*, 2006).

Tableau XIII : variables environnementales globales nécessaires pour caractériser le site, exemple de la baie de Somme (Stillman, 2005).

variables globales	valeur (baie de Somme)	description
échelle de temps	1 h	
Jour	jour 1 : 1 ^{er} septembre	
week-end		variable incluse lorsque des variables diffèrent en intensité entre la semaine et le week-end (exemple, dérangement)
durée du jour	21 juin 18,11 heures 21 décembre 9,25 heures	permet de préciser les différences de durée du jour et de la nuit selon la saison
coefficient de marée	coefficients (2000-2001)	coefficients de marée obtenus avec le programme « TideWizard » (Marine Computing International, 2000-2002).
périodes de la marée	basse = 3 heures haute = 3 heures	périodes pour récolter les données relatives à la distribution des oiseaux
Température	moyenne journalière des températures (°C) à Le Hourdel (2001-2002)	correspond à la température moyenne pour la période d'étude

Tableau XIV : variables caractérisant les zones alimentaires (Stillman, 2008)

Les deux zones prises en exemple, Reshaut (haut de la réserve) et Resbas (bas de la réserve) font partie de la Réserve naturelle de la baie de Somme (Stillman, 2005). À l'exception de la hauteur d'exposition à la marée, les variables sont issues d'études de terrain (en gris dans le *tableau*).

type de variable	nom des parcelles		description
	Reshaut	Resbas	
surface (m ²)	940 000	27 500 000	La surface de chaque parcelle est calculée.
hauteur d'exposition à la marée (m)	8	7,3	hauteur de recouvrement de la parcelle par la marée haute
durée des dérangements (heures)			durée moyenne minimale et maximale (en heures) des dérangements notés sur le site lors de la période d'étude
- week-end (journée)	0,3 - 1,8	0,3 - 1,8	
- week-end (nuit)	0	0	
- semaine (journée)	0,2 - 0,8	0,2 - 0,8	
- semaine (nuit)	0	0	
présence des prédateurs (heures)			durée moyenne minimale et maximale de la présence des prédateurs sur le site
- week-end (journée)	0 - 0,7	0 - 0,7	
- week-end (nuit)	0	0	
- semaine (journée)	0 - 0,7	0 - 0,7	
- semaine (nuit)	0	0	

Tableau XV : exemple des variables nécessaires pour MORPH sur les ressources et leur composition (Stillman *et al.*, 2005)

AFDM = Ash Free Dry Mass

La différence entre le début (octobre) et la fin (mars) de l'hiver correspond à la mortalité des proies. Par souci de clarté, seuls deux exemples de classes de taille pour chaque type de proie ont été présentés).

Ressources		densité initiale (n/m ²)		mortalité hivernale (%)	composition des ressources	
Espèces	classe de taille (mm)	Reshaut	Resbas		AFDM (g)	différence AFDM entre la fin et le début de l'hiver
Coques	5 - 9,99	462	3 471	79	0,0039	-11 %
Coques	10 - 14,99	1 062	7 455	51	0,018	-15 %
Macoma	5 - 9,99	29	382	58	0,005	-3 %
Macoma	10 - 14,99	117	72	22	0,022	-26 %
Hydrobie	3 +	7 307	20 083	87	0,001	0
vers	2 - 3,99	0	38,6	20	0,0001	0
vers	4 - 5,99	23,93	221,4	20	0,001	0

Les espèces d'oiseaux en alimentation

Plusieurs variables doivent être rentrées afin de finaliser cette dernière étape pour le lancement de MORPH (West *et al.*, 2006) :

- le nombre d'individus en alimentation de chaque espèce étudiée par unité de surface (généralement l'hectare),
- le régime et le comportement alimentaire,
- les besoins énergétiques journaliers par espèce et la proportion d'énergie absorbée par l'organisme,
- la masse moyenne des espèces en hiver,
- les relations entre la densité des proies et le rythme d'ingestion des oiseaux et les relations entre la densité des oiseaux et le rythme d'ingestion des espèces,
- les types de dérangements observés et leur fréquence, leur coût pour les oiseaux et les distances d'envol pour chaque espèce.

Les valeurs du *tableau* sont obtenues soit par des formules mathématiques décrites par Stillman *et al.*, (2005) soit recherchées dans la littérature,

notamment celles sur les préférences alimentaires. Lors de manques de données disponibles sur le terrain, des valeurs par défaut sont rentrées dans le modèle. Il s'agit des variables concernant l'ingestion des proies mobiles et le kleptoparasitisme. Le facteur d'agrégation correspond aux individus qui s'agrègent sur les parcelles et dont la valeur attribuée par défaut est de 10 pour chacune des espèces du modèle et pour l'ensemble des trois variables (facteur d'agrégation des Huîtres pies sur les zones à coques dans le Burry Inlet, Pays de Galles, *Tableau XVI*) (Durell *et al.*, 2006). Pour les espèces autres que les Huîtres pies, si la valeur spécifique du facteur d'agrégation est connue, elle est intégrée dans le modèle (Durell *et al.*, 2006). Le seuil de densité, c'est-à-dire le nombre d'oiseaux au-dessus duquel l'interaction entre les congénères réduit le rythme d'ingestion des proies, est fixé à 100 oiseaux par hectare (Durell *et al.*, 2006). Enfin, les coefficients (notés m_{\max} et m_{\min} dans les formules) correspondent aux sensibilités des interactions avec les individus les moins dominants (m_{\min}) et les plus dominants (m_{\max}). Les valeurs des coefficients présentés dans le *tableau IV* sont prises par défaut (Durell *et al.*, 2006 ; Stillman *et al.*, 2005). Les variables figurant en gris dans le *tableau XVI* sont celles dont un échantillonnage préalable sur le terrain est requis.

Conclusion

Sur le terrain, les données caractérisant l'habitat (parcelles alimentaires, densité et type de proies présentes) et les espèces d'oiseaux (effectifs, préférence alimentaire, interactions entre individus, impact du dérangement et masse des individus) sont essentielles à prendre en compte pour lancer le modèle. Il existe différentes techniques d'échantillonnage utilisées pour chaque type de données (West *et al.*, 2006). L'interface WaderMORPH décrite par West *et al.* (2011) permet d'utiliser ce modèle en toute simplicité.

Tableau XVI : variables relatives aux individus en alimentation, utilisées dans le modèle MORPH, exemple de la baie de Somme (Stillman *et al.*, 2005 ; Durell *et al.*, 2006)

variable des individus	Espèces			description
	Huître pie	Bécasseau variable	Courlis cendré	
effectif initial	7 000	6 500	1 000	moyenne des effectifs à l'arrivée (1993-2002)
dates d'arrivée	1 sept - 31 oct	1 sept - 31 oct	1 sept - 31 oct	période d'arrivée des individus
dates de départ	14 fév - 31 mars	14 fév - 31 mar	14 fév - 31 mars	période de départ des individus
proies consommées				
petits mollusques (5 - 10 mm + Hydrobies)		X		régime alimentaire des espèces comprises dans le modèle
Coques moyennes (5 - 19,99 mm)			X	
grandes Coques (15 - 39,99 mm)	X			
grandes Macoma (10 - 29,99 mm)	X		X	
petits vers (2 - 7,99 mm)		X		
grands vers (4 - 15,99 mm)	X		X	
Corophium		X		
coefficient de variation pour l'efficacité de l'alimentation	0,125	0,125	0,125	Le coefficient de variation (écart à la moyenne) est de 0,125 pour chacune des espèces.
rang des valeurs de dominance	0 - 1	0 - 1	0 - 1	valeurs comprises entre 0 - 1
efficacité de l'alimentation nocturne	0,7	0,9	0,7	variable exprimée en proportion de l'efficacité alimentaire diurne
température minimale critique (LCT) (°C)	10	23	4	valeur spécifique.
ingestion des proies mobiles				
facteur d'agrégation	10	10	10	Les coefficients correspondent à l'interférence entre les individus (dominance) : 0,48 représente une interférence
seuil de densité (n/ha)	100	100	100	

coefficients	0,48 ; 0 ; 0	0,48 ; 0 ; 0	0,48 ; 0 ; 0	indépendante de la dominance dans le système.
faible kleptoparasitisme				Comme précédemment, les coefficients représentent les interférences entre individus : 0,08 = prédit un délai d'interaction court entre individus.
dacteur d'agrégation	10	10	10	
seuil de densité (n/ha)	100	100	100	
coefficients	0,08; -0,08; 0	0,08; -0,08; 0	0,08; -0,08; 0	
fort kleptoparasitisme sur les coques				L'intensité forte du kleptoparasitisme sur les coques ne concerne que les Huîtres pies. L'interférence (= 0,5) est observée en présence de faibles densités de coques.
facteur d'agrégation	10			
seuil de densité (n/ha)	100			
coefficients	0,5 ; -0,5 ; 0			
réponse fonctionnelle				équation : coefficient des individus en alimentation = 0,245 x log(M espèce); coefficient des proies = 0,365 x log(r x M proie). avec M espèce = masse corporelle moyenne pour chaque espèce (g); M proie = AFDM moyen (g) des proies consommées; r = taille proies (mm) / taille parcelle (m ²)
B50 (g AFDM m ²)	0,761	0,761	0,761	
coefficient des individus en alimentation	-1,14	-1,71	-1,039	
coefficient des proies	0,365	0,365	0,365	
valeur maximale de consommation quotidienne (kJ/jour)	1 300	265	1 952	
efficacité d'assimilation des proies				(Stillman <i>et al.</i> , 2005 : chapitre 7)
Coques et Macoma	0,85	0,75	0,75	
Vers	0,75	0,75	0,75	
Corophium		0,85		
valeur énergétique des réserves de graisses (kJ/g)	33,4	33,4	33,4	La valeur énergétique des réserves de graisse est de 33 kJ pour chaque espèce. L'ensemble de ces variables est décrit par Stillman <i>et al.</i> (2005 : chapitre 7).
besoins en énergie thermique	757	132	997	
coûts engendrés lorsque la température du corps est en dessous du seuil de basse température (LCT) (en kJ par degré en dessous du seuil).	31,8	1,5	42,1	

surface affectée par les dérangements (m ²)				Les surfaces affectées par les dérangements sont calculées en utilisant la distance d'envol pour chaque espèce lors d'un dérangement. Les coûts ont été calculés selon l'équation présentée par Stillman <i>et al.</i> , 2005 : $C = 61,718 \times t \times M^{0,7902}$; avec C = coût énergétique (kJ) ; t = durée du vol des oiseaux causé par le dérangement (> 2 minutes) ; M = moyenne de la masse corporelle (Kg).
dérangements	25 447	9 503	80 425	
Chasse	125 664	125 664	125 664	
Pêche	85 530	85 530	85 530	
coût énergétique des dérangements (kJ)	4,52	0,74	6,54	
coût du temps de dérangement (h)	0,5	0,25	0,5	
probabilité d'être tiré (par chasseur)	0,005	0	0,005	
probabilité d'être capturé (par prédateur)	0	0,00001	0	
masse de base (g)	500	48,8	757	les différentes masses permettent au modèle de prédire la mort ou le départ d'un individu du système (Stillman <i>et al.</i> , 2005)
masse moyenne à l'arrivée (g)	484,2	47,3	881	
masse attendue (g)	484,2 (0,5971*jour) +	47,3 (0,1376*jour) + (0,00068*jour) -	881	
poids d'inanition (g)	350	39	489	

Références bibliographiques

- ATKINSON P. W., CLARK N. A., BELL M. C., DARE P. J., CLARK J. A. & IRELAND P. L. (2003) Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biol. Cons.*, 114: 127-141.
- BAIRD D., EVANS P. R., MILNE H. & PIENKOWSKI M. W. (1985) Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanography and Marine Biology: an annual Review*, 23: 573-597.
- BATTIN J. (2004) When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Cons. Biology*, 18: 1482-1491.
- BÉLANGER L. & BÉDARD J. (1990) Energetic cost of man-induced disturbance to staging Greater Snow Geese. *J. Wildl. Management*, 54: 36-41.
- BELL D. V & OWEN M. (1990) Shooting disturbance: a review in MATTHEWS G. V. Y. Managing waterfowl populations. *IWRB Sp. Publ.* 12: 159-171.
- BLANC R., GUILLEMAIN M., MOURONVAL J.-B., DESMONTS D. & FRITZ H. (2006) Effects of non-consumptive leisure disturbance to wildlife. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 61 : 117-133.
- BLOMERT A.-M., ENS B. J., GOSS-CUSTARD J. D., HULSCHER J. B. & ZWARTS L. (1996) Oystercatchers and their estuarine food supplies. *Ardea*, 84A: 1-538.
- BLUMSTEIN D. T. (2003) Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *J. Wildlife Management*, 67: 852-857.
- BOOTH K. & MAC KAY M. (2007) *Tourism and Recreation in New Zealand's Natural Environment: A Bibliography and Research Synthesis*. Report prepared by Kay Booth and Associates for the Ministry of Tourism. Wellington: Ministry of Tourism, 120 p.
- BOTTO K., IRIBARNE O. O., MARTINEZ M. M., DELHEY K. & CARRETE M. (1998) The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries*, 21 : 700-709.
- BREGNBALLE T., AANEN K. & FOX A. D. (2009a) Escape distances from human pedestrians by staging waterbirds in a Danish wetland. *Wildfowl Special Issue*, 2: 115-130.
- BREGNBALLE T., SPEICH C., HORSTEN A. & FOX A. D. (2009b) An experimental study of numerical and behavioural responses of spring staging dabbling ducks to human pedestrian disturbance. *Wildfowl Special Issue*, 2: 131-142.
- BRIGAND L. & LE BERRE S. (2006) *Étude de fréquentation de l'archipel des îles Chausey*. Conservatoire du littoral, Géomer-UMR 6554 LETG, Université de Bretagne occidentale, Brest, 115 p.
- BRIGAND L. & LE BERRE S. (2007a) Joint construction and appropriation of indicators by users, managers and scientists: the case study of Port-Cros and Porquerolles tourist frequentation observatory. *Int. J. Sustainable Development*, 10: 139-160.
- BRIGAND L. & LE BERRE S. (2007b) *Outil d'aide à la gestion de la fréquentation des Aires Marines Protégées, bases méthodologiques pour la mise en œuvre d'observatoires Bountiles*. Rapport Laboratoire Géomer LETG UMR 6554 - Univ. Bretagne occidentale, MedPAN, Interreg IIIC, 33 p.

- BRIGAND L., LE BERRE S., LE CORRE N. *et al.* (2008) Connaître et suivre la fréquentation touristique. Une clé pour mieux gérer les espaces insulaires ? *Actes du colloque international pluridisciplinaire Le littoral : subir, dire, agir*. Lille, France, 16-17-18 janvier 2008, 8 p.
- BURGER J. & GOCHFELD M. (1991) Human activity influence and diurnal and nocturnal foraging in Sanderlings *Calidris alba*. *Condor*, 93: 259-265.
- BURGER J. & GOCHFELD M. (1998) Effects of ecotourists on bird behaviour at Loxahatchee National Wildlife refuge, Florida. *Env. Cons.*, 25: 13-21.
- BURGER J., JEITNER C., CLARK K. & NILES L. J. (2004) The effect of human activities on migrant shorebirds: successful adaptive management. *Environmental Conservation*, 31: 283-288.
- BURNS J. G. & YDENBERG R. C. (2002) The effects of wing-loading and gender on escape flights of Least (*Calidris minutilla*) and Western (*Calidris mauri*) Sandpipers. *Behavioral Ecol. & Sociobiol.*, 52: 128-136.
- CALDOW R. W. G., BEADMAN H. A., MC GRORTY S., STILLMAN R. A., GOSS CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V DIT., WEST A. D., KAISER M. J., MOULD K. & WILSON A. (2004) A behavior-based modeling approach to reducing shorebird-shellfish conflicts. *Ecol. Appl.*, 14: 1411-1427.
- CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V DIT., WEST A. D., MCGRORTY S., GOSS-CUSTARD J. D., WOOD P. J. & HUMPHREYS J. (2007a) Benefits to shorebirds from invasion of a non-native shellfish. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B*, 274: 1449-1455.
- CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A. & WEST A. D. (2007b) Modelling study to determine the capacity of The Wash shellfish stocks to support eider *Somateria mollissima*. *C. E. H. for English Nature*: 136 p.
- CAMPHUYSEN C. J., ENS B. J., HEG D., HULSCHER J. B., VAN DER MEER J. & SMIT C. J. (1996) Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in the Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea*, 84A: 469-492.
- CAYFORD J. (1993) Wader disturbance: a theoretical overview. *Wader Study Group Bull.*, 68: 3-5.
- CESSFORD G. & MUHAR A. (2003) Monitoring options for visitor numbers in national parks and natural areas. *J. For Nature Cons.*, 11: 240-250.
- CESSFORD G. & BURNS R. (2008) *Monitoring visitor numbers in New Zealand national parks and protected areas. A literature review and development summary*. Science & Technical Publishing, Department of Conservation, New Zealand, 47 p.
- CHARMAN K. (1979) Feeding ecology and energetics of the dark-bellied brent goose (*Branta bernicla bernicla*) in Essex and Kent. In JEFFERIES R. L. & DAVIES A. (ed.) *Ecological Processes in Coastal Environments*, Blackwood, London: 451-465.
- CLARKE R. T. & GOSS-CUSTARD J. D. (1996) The Exe estuary oystercatcher-mussel model. In GOSS-CUSTARD J. D. (ed.) *The oystercatcher : from individuals to populations*, Oxford University Press: 390-393.

- COLE D. N. & DANIEL T. C. (2003) The science of visitor management in parks and protected areas: from verbal reports to simulation models. *Journal for Nature Conservation*, 11: 269-277.
- DAHLGREN R. B. & KORSCHGEN C. E. (1992) Human disturbances of waterfowl: an annotated bibliography. *US Fish and Wildlife Service Resource Publication*, 188: 62 p.
- DAVIDSON N. C. (1981) Survival of shorebirds (Charadrii) during severe weather : the role of the nutritional reserve. *Marine science*, 15: 217-230.
- DAVIDSON N. C. & ROTHWELL P. (eds) (1993) Disturbance to waterfowl on estuaries. *Wader Study Group Bulletin*, 68, Special Issue, 106 p.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, GOSS-CUSTARD J. D. & CLARKE R. T. (1997) Differential response of migratory subpopulations to winter habitat loss. *Journal of Applied Ecology*, 34: 1155-1164.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. & MCGRORTY S. (2000) Density dependent mortality in oystercatchers. *Haematopus ostralegus*. *Ibis*, 142:132-138.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, GOSS-CUSTARD J. D. & CLARKE R. T. (2001a) Modelling the population consequences of age – and sex-related differences in winter mortality in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Oikos*, 95: 69-77.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A. & WEST A. D. (2001b) The effect of weather and density-dependence on oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality. *Ibis*, 143: 498-499.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, STILLMAN R. A., TRIPLET P., AULERT C., DIT BIO D. O., BOUCHET A., DUHAMEL S., MAYOT S. & GOSS-CUSTARD J. D. (2005) Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds : a case study on the Seine estuary, France. *Biol. Cons.*, 123: 67-77.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., MC GRORTY S. & WEST A. D. (2006) Modelling the effect of environmental change on shorebirds: a case study on Poole Harbour, UK. *Biol. Cons.*, 131: 459-473.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, STILLMAN R. A., MC GRORTY S., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D. & PRICE D. (2007) Predicting the effect of local and global environmental change on shorebirds: a case study on the Exe estuary, UK. *Wader Study Group Bulletin*, 112: 24-36.
- DURELL S. E. A. LE V DIT, STILLMAN R. A., TRIPLET P., DESPREZ M., FAGOT C., LOQUET N., SUEUR F. & GOSS-CUSTARD J. D. (2008) Using an individual-based model to inform estuary management in the Baie de Somme, France. *Oryx*, 42: 265-277.
- EAGLES P. F. J. & BUTEAU-DUITSCHAEVER W. (2009) *Options for Visitor Monitoring for National Marine Conservation Areas in Canada*. Parks Canada, Quebec, Canada, Gatineau, 98 p.
- EBBINGE B. (1989) A multifactorial explanation for variation in breeding performance of Brent Geese *Branta bernicla*. *Ibis*, 131: 196-204.
- ENGLISH NATURE (1999) *The Determination of Likely Significant Effect under The Conservation (Natural Habitats) Regulations 1994*. English Nature.

- ENS B. J. & GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L., feeding on mussels, *Mytilus edulis* L., on the Exe estuary. *Journal of Animal Ecology*, 53: 217-232.
- EVANS P. R., HERDSON D. M., KNIGHT P. J. & PIENKOWSKI M. W. (1979) Short-term effects of reclamation of part of Seal Sands, Teesmouth, on wintering waders and shelduck. *Oecologia*, 41: 183-206.
- EVANS, P. R. (1991) Seasonal and annual patterns of mortality shorebirds: some conservation implications. In Perrins, C. M., Lebreton, J. D., Hiron, G. J. M (eds) *Bird population studies. Relevance to conservation and management*. Oxford University press, Oxford. p. 346-359.
- EYBERT M.-C., GESLIN T. *et al.* (2003) Shorebird community variations indicative of a general perturbation in the Mont-Saint-Michel bay (France). *C.R. Biologie*, 326 : 140-147.
- FERNANDEZ- JURICIC E. (2000) Local and regional effects of pedestrians on forest birds in a fragmented landscape. *Condor*, 102: 247-255.
- FERNANDEZ-JURICIC E., JIMENEZ M. D. & LUCAS E. (2001) Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: implications for park design. *Environmental Conservation*, 28: 263-269.
- FERNANDEZ- JURICIC E. (2002) Can human disturbance promote nestedness. A case study with breeding birds in urban habitat fragments. *Oecologia*, 131: 269-278.
- FERNANDEZ-JURICIC E., VENIER M. P. & BLULMSTEIN D. T. (2005) Sensitivity of wildlife to spatial patterns of recreational behavior: a critical assessment of minimum approaching distances and buffer for grassland birds. *Biological Conservation*, 125: 225-235.
- FINNEY S. K., PEARCE-HIGGINS J. W. & YALDEN D. W. (2005) The effect of recreational disturbance on an upland breeding bird, the golden plover *Pluvialis aprinaria*. *Biological Conservation*, 121: 53-63.
- FITZPATRICK S. & BOUCHEZ B. (1998) Effects of recreational disturbance on the foraging behaviour of waders on a rocky beach. *Bird Study* 45: 157-171.
- FLAMANT N., BENHINI C. SUEUR F. & TRIPLET P. (2005) Effet des dérangements sur les oiseaux en période estivale dans la Réserve Naturelle de la Baie de Somme. *Aves*, 42 : 23-32.
- FOX A. D. & MADSEN J. (1997) Behavioural and distributional effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe: implications for refuge designs. *Journal of applied Ecology*, 80: 1-13.
- GALLAGHER K., GRAHAM M. & COLAS S. (2007) *PROGRESS project handbook. Reconciling the needs of recreation and conservation*. Forestry Commission, Al-terra, Progress Project, England, 88 p.
- GARSHELIS D. L. (2000) Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. In BOITANI L. & FULLER T. K. (eds) *Research techniques in animal ecology*, Columbia University Press, USA: 111-164.
- GÄTJE C., MÖLLER A. & FEIGE M. (2002) Visitor Management by Visitor Monitoring? Methodological Approach and Empirical Results from the Wadden Sea. In *National Park in Schleswig-Holstein. Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas*. Conference Proceedings: 68-73.

- GIESE M. (1996) Effects of human activity on adelic Penguin *Pygoscelis adeliae* breeding success. *Biological Conservation*, 75: 157-164.
- GILL J. A., WATKINSON A. R. & SUTHERLAND W. J. (1997) Causes of the redistribution of pink-footed geese *Anser brachyrhynchus* in Britain. *Ibis*, 139: 497-503.
- GILL J. A., NORRIS K. & SUTHERLAND W. J. (2000) Predicting the consequences of human disturbance from behavioural decisions. In GOSLING L. M. & SUTHERLAND W. J. (eds) *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 51-64.
- GILL J. A., NORRIS K. & SUTHERLAND W. J. (2001) Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological conservation*, 97: 265-268.
- GILL J. A., SUTHERLAND W. J. & NORRIS K. (2001) Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268: 369-376.
- GILL J. (2007) Approaches to measuring the effects of human disturbance on birds. *Ibis*, 149: 9-14.
- GOELDNER-GIANELLA L. & HUMAIN-LAMOURE A.-L. (2010) Les enquêtes par questionnaire en géographie de l'environnement. *L'Espace Géographique*, 4 : 325-344.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1970) Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In CROOK J. H. (ed.) *Social Behaviour in Birds and Mammals*, Academic Press, London.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1973) Current problems in studying the feeding ecology of estuarine birds. *Coastal Ecology Research Paper*, 4: 1-33.
- GOSS-CUSTARD J. D. & CHARMAN K. (1976) Predicting how many wintering waterfowl an area can support. *Wildfowl*, 27: 157-158.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1977) The ecology of the Wash. III. Density-related behaviour and the possible effects of a loss of feeding grounds on wading birds (*Charadrii*). *Journal of Applied Ecology*, 14: 721-739.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea*, 68: 31-52.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1985) Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In SIBLY R. M. & SMITH R. H. (eds), *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*, Blackwells Scientific Publications, Oxford: 169-188.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1993) The effect of migration and scale on the study of bird populations : 1991 Witherby Lecture. *Bird Study*, 40: 81-96.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1996) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.
- GOSS-CUSTARD J. D. (2003) Fitness, demographic rates and managing the coast for wader populations. *Wader Study Group Bulletin*, 100: 183-191.
- GOSS-CUSTARD J. D. & DURELL S. E. A. LE V DIT (1984) Feeding ecology, winter mortality and the population dynamics of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, on the Exe estuary. In P. R. EVANS, J. D. GOSS-CUSTARD and W. G. HALE

(ed.) *Coastal Waders and Wildfowl in Winter*, Cambridge University Press, Cambridge: 190-208.

- GOSS-CUSTARD J. D. & DURELL S. E. A. LE V DIT (1987) Age-related effects in oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. 1. Foraging efficiency and interference. *J. An. Ecol.*, 56: 521-536.
- GOSS-CUSTARD J. D. & DURELL S. E. A. LE V DIT (1988) The effect of dominance and feeding method on the intake rates of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology*, 57: 827-844.
- GOSS-CUSTARD J. D. & DURELL S. E. A. LE V DIT (1990) Bird behaviour and environmental planning: approaches in the study of wader populations. *Ibis*, 132: 273-289.
- GOSS-CUSTARD J. D. & STILLMAN R. A. (2008) Individual-based models and the management of shorebird populations. *Natural Resource Modeling*, 21: 3-71.
- GOSS-CUSTARD J. D. & SUTHERLAND W. J. (1997) Individual behaviour, populations and conservation. In J. R. KREBS and N. B. DAVIES (ed.) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, Blackwell Science, Oxford: 373-395.
- GOSS-CUSTARD J. D. & YATES M. G. (1992) Towards predicting the effect of saltmarsh reclamation on feeding bird numbers on the Wash. *Journal of Applied Ecology*, 29: 330-340.
- GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S. & DURELL S. E. A. LE V DIT (1996b) The effect of oystercatchers *Haematopus ostralegus* on shellfish populations. *Ardea*, 84A: 453-468.
- GOSS-CUSTARD J. D., RUFINO R. & LUIS A. (1997) *Effects of habitat loss and change on waterbirds*. ITE, The Stationery Office, 144 p.
- GOSS-CUSTARD J. D., JENYON R. A., JONES R. E., NEWBERY P. E. & WILLIAMS R. L. (1977) The ecology of the Wash. II. Seasonal variations in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology*, 14: 701-719.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V DIT & SUTHERLAND W. J. (1995a) Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. 1. Empirical game-theory distribution model of oystercatchers. *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology*, 64: 265-276.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V DIT, URFI A. J. & WEST A. D. (1995b) Consequences of habitat loss and change to populations of wintering migratory birds : predicting the local and global effects from studies of individuals. *Ibis*, 137: S56-66.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., CLARKE R. T. & WEST A. D. (1995c) Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. 2. Model tests and population parameters. *Journal of Animal Ecology*, 64: 277-289.
- GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., BRIGGS K. B., ENS B. J., EXO K. M., SMIT C., BEINTEMA A. J., CALDOW R. W. G., CATT D. C., CLARK N., DURELL S. E. A. LE V DIT, HARRIS M. P., HULSCHER J. B., MEININGER P. L., PICOZZI N., PRYS-JONES R., SAFRIEL U. & WEST A. D. (1995d) Population consequences of winter habitat

loss in a migratory shorebird : I. Estimating model parameters. *Journal of Applied Ecology*, 32: 317-333.

- GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V DIT, CALDOW R. W. G. & ENS B. J. (1995e) Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird : II. Model predictions. *Journal of Applied Ecology*, 32: 334-348.
- GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V DIT, GOATER C. P., HULSCHER J. B., LAMBECK R. H. D., MEININGER P. L. & URFI J. (1996a) How oystercatchers survive the winter. In J. D. GOSS-CUSTARD (ed.) *The oystercatcher: from individuals to populations*, Oxford University Press, 133-154.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., MC GRORTY S., DURELL S. E. A. LE V DIT & CALDOW R. W. G. (2000) The role of behavioural models in predicting the ecological impact of harvesting. In L. M. GOSLING and W. J. SUTHERLAND (ed.) *Behaviour and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge: 65-82.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V DIT, CALDOW R. W. G., MCGRORTY S. & NAGARAJAN R. (2001) Density-dependent starvation in a vertebrate without significant depletion. *Journal of Animal Ecology*, 70: 955-965.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G. & MCGRORTY S. (2002) Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation*, 105: 27-41.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., WEST A. D. & GUILLEMAIN M. (2003) Carrying capacity in overwintering birds : when are spatial models needed ? *Journal of Applied Ecology*, 40: 176-187.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G., TRIPLET P., DURELL S. E. A. LE V DIT & MC GRORTY S. (2004) When enough is not enough: shorebirds and shellfishing. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271: 233-237.
- GOSS-CUSTARD J. D., BURTON N. H. K., CLARK N. A., FERNS P. N., MCGRORTY, S., READING, C. J., REHFISCH, M. M., STILLMAN, R. A., TOWNEND I., WEST A. D. & WORRALL D. H. (2005) Test of a behavior-based individual-based model: increased winter mortality in a shorebird following habitat loss. *Ecological Applications*, 16: 2215-2222.
- GOSS-CUSTARD J. D., TRIPLET P., SUEUR F. & WEST A. D. (2006a) Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. *Biological Conservation*, 127: 88-97.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., YATES M., CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A., BARDSLEY L., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S. E. A. LE V DIT, EICHHORN G., ENS B. J., EXO K. M., UDAYANGANI-FERNANDO P. U., FERNS P. N., HOCKEY P. A. R., GILL J. A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J. A., MOREIRA F., NAGARAJAN R. V., OWENS I. P. F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W. J., TRIPLET P., WORRALL D., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R. A. (2006b) Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates. *Biological Reviews*, 81: 501-529.

- GRIMM V. & RAILSBACK S. F. (2005) *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- GRIMM V., REVILLA E., BERGER U., JELTSCH F., MOOIJ W. M., RAILSBACK S. F., THULKE H. H., WEINER J., WIEGAND T. & DEANGELIS D. L. (2005) Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology. *Science*, 310: 987-991.
- GUILLEMAIN M., LEPLEY M., FRITZ H. & HECKER N. (2007a) Marsh Harriers *Circus aeruginosus* target Teals *Anas crecca* at roosts according to potential availability of vulnerable prey not total availability. *Bird Study*, 54: 268-270.
- GUILLEMAIN M., BLANC R., LUCHAS C. & LEPLEY M. (2007b) Disturbance of wild-fowl by tourists in protected areas: historical, empirical and experimental approaches. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3633-3651.
- HALL S. J., RAFFAELLI D. & TURRELL W. R. (1990) Predator-caging experiments in marine systems: a re-examination of their value. *American Naturalist*, 136: 657-672.
- HENKENS R., JOCHEM R., POWWELS R. & VAN MARWIJK R. (2010) *Development of userfriendly decision support tool to support visitor impact management in protected areas*. The Fifth International Conference on Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas, Wageningen, The Netherlands, 30 May - 3 June 2010, 2 p.
- HILL D., HOCKIN D., PRICE D., TUCKER G., MORRIS R. & TREWEEK J. (1997) Bird disturbance: improving the quality and utility of disturbance research. *Journal of Applied Ecology*, 34: 275-288.
- HINTERBERGER B., ARNBERGER A. & MUHAR A. (2002) GIS-Supported Network Analysis of Visitor Flows in Recreational Areas. *Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas*. Conference Proceedings: 28-32.
- HUSE G., STRAND E. & GISKE J. (1999) Implementing behaviour in individual-based models using neural networks and genetic algorithms. *Evolutionary Ecology*, 13: 469-483.
- KAISER M. J., ELLIOTT A. J., GALANIDI M., REES E. I. S., CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A., SUTHERLAND W. J. & SHOWLER D. A. (2005) *Predicting the displacement of common scoter Melanitta nigra from benthic feeding areas due to offshore windfarms*. University of Wales Bangor report to COWRIE, 266 p.
- KLEIN M. L. (1993) Waterbird behavioral responses to human disturbances. *Wildl. Soc. Bull.*, 21: 31-39.
- KNEIB R. T. (1991) Indirect effects in experimental studies of marine soft-sediment communities. *American Zoologist*, 31 : 874-885.
- KOKKO H. & LOPEZ-SEPULCRE A. (2006) From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world. *Science*, 313: 789-791.
- LAMBECK R. H. D., GOSS-CUSTARD J. D. & TRIPLET P. (1996) Oystercatchers and man in the coastal zone. In J. D. GOSS-CUSTARD (ed.) *The Oystercatcher : From Individuals to Populations*, Oxford University Press, Oxford: 289-326.
- LAURSEN K., KAHLERT J. & FRIKKE J. (2005) Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology*, 11: 13-19.

- LE BERRE S. (2008). *Les observatoires de la fréquentation, outils d'aide à la gestion des îles et des littoraux*. Thèse de géographie, Géomer LETG, UMR 6554 CNRS, Université de Bretagne occidentale, Brest, 745 p.
- LE BERRE S., PEUZIAT I. & BRIGAND L. (2009). *Étude de la fréquentation touristique des alignements mégalithiques de Carnac*. Rapport Laboratoire Géomer LETG UMR 6554 - Université de Bretagne occidentale, GIP « Mémoire de Pierre », Centre des monuments nationaux, 88 p.
- LE BERRE S., COURTEL J. & BRIGAND L. (2010). *Étude de la fréquentation nautique du Bassin d'Arcachon*. Rapport laboratoire Géomer UMR 6554 LETG, Université de Bretagne occidentale, Direction départementale des Affaires maritimes de Gironde, 94 p.
- LE BILLAN R. (2007). *Interactions entre oiseaux d'eau et activités humaines*. Rapport interne, Réserve naturelle de Séné, Séné, 70 p.
- LE CORRE N. (2009) *Le dérangement de l'avifaune sur les sites natures protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux*. Thèse université européenne de Bretagne. 579 p.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S., MAHÉO R, BORET P. (1995) Mont Saint Michel bay: spatial distribution of the major species of waders. *WSG bull.*, 77: 55-61.
- LEFEUVRE J.-C. (1999) *Rapport scientifique sur les données à prendre en compte pour définir les modalités de l'application des dispositions légales et réglementaires de chasse aux oiseaux d'eau et oiseaux migrateurs en France*. Paris, ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 135 p.
- LEGG C. J. & NAGY L. (2006) Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. *Journal of Environmental Management*, 78: 194-199.
- LOOMIS J. B. (2000) Counting on recreation use data: a call for long-term monitoring. *Journal of Leisure Research*, 32: 93-96.
- MADSEN J. (1998a) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. I. Baseline assessment of the disturbance effects of recreational activities. *Journal of Applied Ecology*, 35: 386-397.
- MADSEN J. (1998b) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. *J. Appl. Ecol.* 35: 398-417.
- MADSEN J. & FOX A. D. (1997) Behavioural and disturbance effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe; implications for refuges design. *J. Anim. Ecol.*, 34: 1-13.
- MARCHEGAY D. & TESSON J.-L. (1999) *Les oiseaux d'eau dans la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon – Etude du dérangement*, ONC MATE, 39 p
- MATHEVET R. & POULIN B. (2006) De la biologie à la géographie de la conservation. *Bull. Association de géographes français*, 83 : 341-354.
- MAY R. M. (1981) *Theoretical ecology : principles and applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MCGRORTY S. & GOSS-CUSTARD J. D. (1991) Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis* – spatial variations in age-class densities of an intertidal estuarine population along environmental gradients. *Marine Ecology Progress Series*, 73: 191-202.

- MCGRORTY S. & GOSS-CUSTARD J. D. (1993) Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis* along environmental gradients – spatial variations in density - dependent mortalities. *J. of Animal Ecology*, 62: 415-427.
- MCGRORTY S. & GOSS-CUSTARD J. D. (1995) Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis* : density-dependent changes in adult mussel numbers. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 197-213.
- MCGRORTY S., CLARKE R. T., READING C. J. & GOSS-CUSTARD J. D. (1990) Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis* – density changes and regulation of the population in the Exe Estuary, Devon. *Marine Ecology Progress Series*, 67: 157-169.
- MENDON V. M., RAFFAELLI D. G. & BOYLE P. R. (2007) Interactions between shorebirds and benthic invertebrates at Culbin Sands lagoon, NE Scotland: Effects of avian predation on their prey community density and structure. *Scientia Marina*, 71: 579-591.
- MERCIER F. & MCNEIL R. (1994) Seasonal variations in intertidal density of invertebrate prey in a tropical lagoon and effects of shorebird predation. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1755-1763.
- MILLER S. G., KNIGHT R. L. & MILLER C. K. (1998) Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecol. Applications*, 8: 162-169.
- MOUNET J.-P. (2001) De quels impacts parle-t-on ? Cadrage : méthodes, résultats, limites. Impacts réels et impacts potentiels des activités sportives. In Actes du séminaire, *Pratiques et impacts des sports de nature dans les espaces protégés*, Parc naturel régional du Vercors, Bouvante, 14 et 15 juin 2001 : 26-28.
- MUHAR A., ARNBERGER A. & BRANDENBURG C. (2002) Methods for Visitor Monitoring in Recreational and Protected Areas: An Overview. In *Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas*. Conference Proceedings: 1-6.
- NOLET B. A., LANGEVOORD O., BEVAN R. M., ENGELAAR K. R., KLAASSEN M., MULDER R. J. W. & VAN DIJK S. (2001) Spatial variation in tuber depletion by swans explained by differences in net intake rate. *Ecology*, 82: 1655-1667.
- O'HARE M. T., STILLMAN R. A., MC DONNELL J. & WOOD L. R. (2007) Effects of mute swan grazing on a keystone macrophyte. *Freshwater Biology*, 52: 2463-2475.
- OWENS N. W. (1977) Responses of wintering Brent Geese to human disturbance. *Wildfowl*, 28: 5-14.
- Parc naturel de la Vanoise (1997) *Tourisme et nature. Respecter l'environnement dans la pratique sportive de nature*. Parc naturel de la Vanoise, Chambéry, 68 p.
- PEARCE-HIGGINS J. W., YALDEN D. W. (1997) The effect of resurfacing the Pennine Way on recreational use of Blanket bog in the Peak District national Park, England. *Biological Conservation*, 82: 337-343.
- PECK S. L. (2004) Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 530-534.
- PELLORCE C. (1999) *Fréquentation touristique et impact sur le milieu naturel : estimation, grâce au SIG, de l'espace perturbé*. Rapport de DESS « Méthodes et

outils de la gestion du territoire », Université Joseph Fourier, Institut de géographie alpine, Grenoble, 64 p.

- PERCIVAL S. M., SUTHERLAND W. J. & EVANS P. R. (1996) A spatial depletion model of the responses of grazing wildfowl to the availability of intertidal vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 33: 979-992.
- PERCIVAL S. M., SUTHERLAND W. J. & EVANS P. R. (1998) Intertidal habitat loss and wildfowl numbers: applications of a spatial depletion model. *Journal of Applied Ecology*, 35: 57-63.
- PETTIFOR R. A., CALDOW R. W. G., ROWCLIFFE J. M., GOSS-CUSTARD J. D., BLACK J. M., HODDER K. H., HOUSTON A. I., LANG A. & WEBB J. (2000) Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose populations. *J. Applied Ecology*, 37: 103-135.
- PEUZIAT I. (2005) *Plaisance et environnement. Pratiques, représentations et impacts de la fréquentation nautique de loisir dans les espaces insulaires. Le cas de l'archipel de Glénan (France)*. Thèse de Géographie, université de Bretagne occidentale, Brest, 344 p.
- PLATTEEUW M. & HENKENS R. (1997) Possible impacts of disturbance to waterbirds: individuals, carrying capacity and populations. *Wildfowl*, 48: 225-236.
- QUAMMEN M. L. (1984) Predation by Shorebirds, Fish, and Crabs on Invertebrates in Intertidal Mudflats : An Experimental Test. *Ecology*, 65: 529-537.
- RAFFAELLI D. & MILNE H. (1987) An experimental investigation of the effects of shorebird and flatfish predation on estuarine invertebrates. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 24: 1-13.
- RAILSBACK S. (2001) Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. *Ecological Modelling*, 139: 47-62.
- RAILSBACK S. & HARVEY B. (2002) Analysis of habitat selection rules using an individual-based model. *Ecology*, 83 : 1817-1830.
- RAILSBACK S., HARVEY B., LAMBERSON R., LEE D., CLAUSEN N. & YOSHIHARA S. (2002) Population-level analysis and validation of an individual-based cutthroat trout model. *Natural Resource Modeling*, 14: 465-474.
- RAMADE F. (2002) *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement*. 2^e éd., Dunod, Paris, 1075 p.
- RAPPOLDT C., ENS B. J., KERSTEN M. A. J. M. & DIJKMAN E. M. (2004) *Wader energy balance & tidal cycle simulator WEBTICS*. Alterra report 869. Wageningen, The Netherlands.
- RAPPOLDT C. & ENS B. J. (2005) *Oystercatchers and their food in the Westerschelde: a survey of the food availability situation for oystercatchers in the Westerschelde during 1992-2003 with the simulation model WEBTICS*. Alterra Report 1209. Wageningen, The Netherlands.
- REHFISCH M. M., HOLLOWAY S. J., YATES M. G., CLARKE R. T., AUSTIN G., CLARK N. A., DURELL S. E. A. LE V DIT, EASTWOOD J. A., GOSS-CUSTARD J. D., SWETNAM R. & WEST A. D. (1997) Predicting the effect of habitat change on waterfowl communities : a novel empirical approach. In GOSS-CUSTARD J. D. , RUFINO R. & LUIS A. (eds.) *Predicting and detecting the effect of habitat loss and*

change on wetland bird populations, ITE Symposium n° 30 ; Wetlands International publication, 42. HMSO, London: 116-126.

- REHFISCH M. M., AUSTIN G. E., CLARK N. A., CLARKE R. T., HOLLOWAY S. J., YATES M. G., DURELL S. E. A. LE V DIT, EASTWOOD J. A., GOSS-CUSTARD J. D., SWETNAM R. D. & WEST J. R. (2000) Predicting densities of wintering Redshank *Tringa totanus* from estuary characteristics: a method for assessing the likely impact of habitat change. *Acta Ornithologica*, 35: 25-32.
- RIDDINGTON R., HASSALL M., LANE S. J., TURNER P. A. & WALTERS R. (1996) The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent Geese *Branta b. bernicla*. *Bird Study*, 43: 269-279.
- RODGERS J. A. J^R. & SCHWIKERT S. T. (2002) Buffer-zone distances to protect foraging and loafing waterbirds from disturbance by personal watercraft and outboard-powered boats. *Conservation Biology*, 16: 216-224.
- ROWCLIFFE J. M., SUTHERLAND W. J. & WATKINSON A. R. (1999) The functional and aggregative responses of a herbivore : underlying mechanisms and the spatial implications for plant depletion. *Journal of Animal Ecology*, 68: 853-868.
- ROWCLIFFE J. M., WATKINSON A. R., SUTHERLAND W. J. & VICKERY J. A. (2001) The depletion of algal beds by geese: a predictive model and test. *Oecologia*, 127: 361-371.
- SAVARESE E. (2006) *Méthodes des sciences sociales*. Ellipses, Paris, 186 p.
- SCHRICKE V. (1982) Contribution à l'inventaire des richesses naturelles des estuaires : le stationnement hivernal des anatidés dans l'estuaire de la Vilaine (Bretagne méridionale), saison 1978-1979. *Bull. Ecol.*, 13 : 35-47.
- SENNER S. E. & HOWE M. A. (1984) Conservation of Nearctic shorebirds. In BURGER J. & OLLA B. L., *Shorebirds: Breeding behavior and populations*. Plenum Press, New York: 379-421.
- SEWELL M. A. (1996) Detection of the impact of predation by migratory shorebirds: an experimental test in the Fraser River estuary, British Columbia (Canada). *Marine Ecology Progress Series*, 144: 23-40.
- SMART J. & GILL J. A. (2003) Non-intertidal habitat use by shorebirds: a reflection of inadequate intertidal resources ? *Biol. Cons.*, 111: 359-369.
- SMART S. L., STILLMAN R. A. & NORRIS K. (2008) Measuring the functional responses of farmland birds : an example for a declining seed-feeding bunting. *Journal of Animal Ecology*, 77: 687-695.
- SMIT J. C. & VISSER G. J. M. (1993) Effects of disturbance on shorebirds: a summary of existing knowledge from the Dutch Wadden Sea and Delta area. *Wader Study Group Bulletin*, 68 Special Issue: 6-19.
- SMIT C. J., DANKERS N., ENS B. J. & MEIJBOOM A. (1998) Birds, mussels, cockles and shellfish fishery in the Dutch Wadden Sea : how to deal with low food stocks for eiders and oystercatchers ? *Senckenbergiana maritima*, 29: 141-153.
- STEPHENS D. W. & KREBS J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- STILLMAN R. A. (2008a) MORPH – An individual – based model to predict the effect of environmental change on foraging animal populations. *Ecological Modelling*, 216: 265-276.

<http://individualecology.bournemouth.ac.uk/dlWaderMORPH.html>

- STILLMAN R. A. (2008b) *Predicted effect of shellfishing on the oystercatcher and knot populations of the Solway Firth* – Final report. Solway Shellfish Management Association, 23 p.
- STILLMAN R. A. & GOSS-CUSTARD J. D. (2002) Seasonal changes in the response of oystercatchers *Haematopus ostralegus* to human disturbance. *Journal of Avian Biology*, 33: 358-365.
- STILLMAN R. A. & SIMMONS V. L. (2006) Predicting the functional response of a farmland bird. *Functional Ecology*, 20: 723-730.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. & DURELL S. E. A. LE V DIT (1996) Shape of the interference function in a foraging vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, 65: 813-824.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D. & CALDOW R. W. G. (1997) Modelling interference from basic foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.*, 66: 692-703.
- STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., GOSS-CUSTARD J. D. & ALEXANDER, M. J. (2000a) Individual variation in intake rate: the relative importance of foraging efficiency and dominance. *J. Anim. Ecol.*, 69: 484-493.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D. & ALEXANDER M. J. (2000b) Predator search pattern and the strength of interference through prey depression. *Behavioral Ecology*, 11: 597-605.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V DIT, CALDOW R. W. G., MC GRORTY S. & CLARKE R. T. (2000c) Predicting mortality in novel environments: tests and sensitivity of a behaviour-based model. *Journal of Applied Ecology*, 37: 564-588.
- STILLMAN R. A., MC GRORTY S., GOSS-CUSTARD J. D. & WEST A. D. (2000d) Predicting mussel population density and age structure: the relationship between model complexity and predictive power. *Marine Ecology-Progress Series*, 208: 131-145.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., MC GRORTY S., DURELL S. E. A. LE V DIT, CALDOW R. W. G., NORRIS K. J., JOHNSTONE I. G., ENS B. J., VAN DER MEER J. & TRIPLET P. (2001) Predicting shorebird mortality and population size under different regimes of shellfishery management. *Journal of Applied Ecology*, 38: 857-868.
- STILLMAN R. A., POOLE A. E., GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., YATES M. G. & TRIPLET P. (2002) Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. *J. Anim Ecol.*, 71: 532-541.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., MC GRORTY S., DURELL S. E. A. LE V DIT, YATES M. G., ATKINSON P. W., CLARK N. A., BELL M. C., DARE P. J. & MANDER M. (2003) An individual behaviour-based model can predict shorebird mortality using routinely collected shellfishery data. *J. Applied Ecol.*, 40: 1090-1101.
- STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., DURELL S. E. A. LE V DIT, WEST A. D., MC GRORTY S., GOSS-CUSTARD J. D., PEREZ-HURTADO A., CASTRO M., ESTRELLA S. M., MASERO J. A., RODRIGUEZ-PASCUAL F. H., TRIPLET P., LOQUET N., DESPREZ M., FRITZ H., CLAUSEN P., EBBINGE B. S., NORRIS K. & MATTISON E.

- (2005a) *Coast bird diversity – maintaining migratory coastal bird diversity : management through individual-based predictive population modelling*, Centre for Ecology and Hydrology for the Commission of the European Communities, 263 p.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V DIT, CALDOW R. W. G., MC GRORTY S., YATES M., GARBUTT R. A., YATES T. J., RISPIN W. E. & FROST N. J. (2005b) *Estuary special protection areas – establishing baseline targets for shorebirds*. Final report, English Nature, 157 p.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MC GRORTY S., FROST N. J., MORRISEY D. J., KENNY A. J. & DREWITT A. (2005c) Predicting site quality for shorebird communities : a case study on the Humber estuary, UK. *Marine Ecology Progress Series*, 305: 203-217.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G. & DURELL S. E. A. LE V. DIT (2007) Predicting the effect of disturbance on coastal birds. *Ibis*, 149: 73-81.
- STRAND E., HUSE G. & GISKE J. (2002) Artificial evolution of life history and behavior. *American Naturalist*, 159: 624-644.
- SUTHERLAND W. J. (2006) Predicting the ecological consequences of environmental change : a review of the methods. *J. Appl. Ecol.*, 43: 599-616.
- SUTHERLAND W. J. (2007) Future directions in disturbance research. *Ibis*, 149 (Suppl. 1): 120-124.
- SUTHERLAND W. J. & PARKER G. A. (1985) The distribution of unequal competitors. In R. H. SMITH and R. M. SIBLY (ed.) *Behavioural Ecology : the Ecological consequences of adaptive behaviour*, Blackwells, Oxford: 255-278.
- SUTHERLAND W. J. & NORRIS K. (2002) Behavioural models of population growth rates : implications for conservation and prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357: 1273-1284.
- TAMISIER A., BECHET A., JARRY G., LEFEUVRE J.-C. & LE MAHO Y. (2003) Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau. Revue de littérature. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, 58 : 435-449.
- THRUSH S. F., PRIDMORE R. D., HEWITT J. E. & CUMMINGS V. J. (1994) The importance of predators on a sandflat : interplay between seasonal changes in prey densities and predator effects. *Marine Ecology Progress Series*, 107: 211-222.
- TOWNSHEND D. J. & O'CONNOR D. A. (1993) Some effects of disturbance to waterfowl from bait-digging and wildfowling at Lindisfarne National Nature Reserve, north-east England. *Wader Study Group Bull*, 68: 47-52.
- TRIPLET P. (2009) Définir, analyser et prendre en compte les dérangements dans la gestion d'un site. *Revue Garde*, 67, 4 p.
- TRIPLET P. & GEMBARSKI S. (2001) Évolution de la distance d'évitement d'un humain par l'Huîtrier-pie, *Haematopus ostralegus*, en recherche alimentaire. *Alauda*, 69 : 543-544.
- TRIPLET P. & SCHRICKE V. (1998) Les facteurs de dérangement des oiseaux d'eau : synthèse bibliographique des études abordant ce thème en France. *Bull. ONC*, 235 : 20-27.
- TRIPLET P., BACQUET S., MORAND M.-E. & LAHILAIRE L. (1998) La distance d'envol, un indicateur de dérangements : l'exemple de quelques oiseaux en mi-

- lieu estuarien. *Alauda*, 66 : 199-206.
- TRIPLET P., BACQUET S., LENGIGNON A., OGET E. & FAGOT C. (1999) Effets des dérangements sur l'Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*) en Baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage*, 16 : 45-64.
- TRIPLET P., STILLMAN R. A. & GOSS-CUSTARD J. D. (1999) Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*, 68: 254-265.
- TRIPLET P., SUEUR F. & URBAN M. (2001) Distance d'envol de quelques espèces d'oiseaux hivernant en baie de Somme. *Alauda*, 693 : 457-458.
- TRIPLET P., URBAN M. & AULERT C. (2002) Adaptation de la réponse de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* aux dérangements liés à des activités humaines en estuaire Seine. *Alauda*, 70 : 393-397.
- TRIPLET P., SOURNIA A., JOYEUX E. & LE DREAN-QUENEC'H DU S. (2003) Activités humaines et dérangements : l'exemple des oiseaux d'eau. *Alauda*, 71 : 305-316.
- TRIPLET P., MEQUIN N. & SUEUR F. (2007) Prendre en compte la distance d'envol n'est pas suffisant pour assurer la quiétude des oiseaux en milieu littoral. *Alauda*, 75 : 237-242.
- VAHL W. K., LOK T., VAN DER MEER J., PIERSMA T. & WEISSING F. J. (2005a) Spatial clumping of food and social dominance affect interference competition among ruddy turnstones. *Behavioral Ecology*, 16: 834-844.
- VAHL W. K., VAN DER MEER J., WEISSING F. J., VAN DULLEMEN D. & PIERSMA, T. (2005b) The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behavioral Ecology*, 16 : 845-855.
- VAHL W. K. (2006) *Interference competition among foraging waders*. Ph.D. thesis, University of Groningen.
- VAHL W. K. & KINGMA S. A. (2007) Food divisibility and interference competition among captive ruddy turnstones, *Arenaria interpres*. *Animal Behaviour*, 74: 1391-1401.
- VAHL W. K., VAN DER MEER J., MEIJER K., PIERSMA T. & WEISSING F. J. (2007) Interference competition, the spatial distribution of food and free-living foragers. *Animal Behaviour*, 74: 1493-1503.
- VINCENT J.-P., HEWISON M., JOACHIM J., ANGIBAULT J.-M., & CARGNELUTTI B. (1998) Les effets du dérangement par l'homme, de la structure des zones boisées, des friches et des prairies sur la distribution du chevreuil *Capreolus capreolus* dans une région agricole. *Gibier Faune sauvage*, 15 : 707-716.
- WAYTERS L. A., SOMERS L. & DHONDT A. A. (1997) Settlement behaviour and population dynamics of reintroduced red squirrels *Sciurus vulgaris* in a park in Antwerp, Belgium. *Biological Conservation*, 82: 101-107.
- WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., DURELL S. E. A. LE V DIT & MCGRORTY S. (2002a) Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biological Conservation*, 106: 319-328.
- WEST A. D., STILLMAN R. A. & PORTIG A. (2002b) *Modelling the interaction between oystercatchers and shellfish in Strangford Lough, Northern Ireland*. CEH Dorset, 34 p.

- WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V DIT, STEWART B., WALKER P., PALMER D. W. & COATES P. (2003) The Burry shellfishery and oystercatchers: using a behaviour-based model to advise on shellfishery management policy. *Marine Ecology Progress Series*, 248: 279-292.
- WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V DIT & STILLMAN R. A. (2005a) Maintaining estuary quality for shorebirds: towards simple guidelines. *Biological Conservation*, 123: 211-224.
- WEST A. D., MCGRORTY S., GOSS-CUSTARD J. D., SANDERSON W. G. & GRAY C. (2005b) *Marine monitoring project: modelling shorebirds and their food on the Dee estuary, Traeth Lafan and Burry inlet SPAs to inform target setting and site management – Phase 2*. Final report. June 2005. In *Marine Monitoring Reports*, Countryside Council for Wales, Bangor, 147 p.
- WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V DIT & GRAY C. (2006) *Severn Estuary Bird Food monitoring, Phase 1*. Centre for Ecology & Hydrology, 39 p.
- WEST A. D., YATES M. G., MCGRORTY S. & STILLMAN R. A. (2007) Predicting site quality for shorebird communities: a case study on the Wash embayment, UK. *Ecological Modelling*, 202: 527-539.
- WEST A. D., STILLMAN R. A., DREWITT A., FROST N. J., MANDER M., MILES C., LANGSTON R., SANDERSON W. G., WILLIS J. (2011) WaderMORPH - a user-friendly individual based- model to advise shorebird policy and management. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 95-98.
- WOOD P. J. (2007) *Human impacts on coastal bird populations in the Solent*. PhD Thesis, University of Southampton.
- YATES M. G., GOSS-CUSTARD J. D. & RISPIN W. E. (1996). Towards predicting the effect of loss of intertidal feeding areas on overwintering shorebirds (*Charadrii*) and shelduck (*Tadorna tadorna*); refinements and tests of a model developed for the Wash, east England. *Journal of Applied Ecology*, 33: 944-954.
- YATES M. G. & GOSS-CUSTARD J. D. (1997) The development of a correlative approach relating bird distribution and remotely-sensed sediment distribution to predict the consequences to shorebirds of habitat change and loss. In GOSS-CUSTARD J. D., RUFINO R. & LUIS A. (ed.) *Predicting and detecting the effect of habitat loss and change on wetland bird populations*. ITE Symposium, n° 30 ; Wetlands International publication, n° 42, HMSO, London: 138-144.
- YATES M. G., STILLMAN R. A. & GOSS-CUSTARD J. D. (2000) Contrasting interference functions and foraging dispersion in two species of shorebird (*Charadrii*). *Journal of Animal Ecology*, 69: 314-322.

Chapitre VIII : Améliorer l'utilisation des milieux

Définir et utiliser la capacité d'accueil des oiseaux migrateurs John GOSS-CUSTARD	545
Sauvegarder les oiseaux nicheurs en haut de plage Patrick TRIPLET	561
Contrôler les prédateurs Patrick TRIPLET & Philippe CARRUETTE	571
Gérer le développement de la Spartine anglaise Patrick TRIPLET & Julia BASTIDE	579
Apporter des solutions au développement du Chiendent maritime Vincent SCHRICKE & Loïc VALERY	603

Définir et utiliser la capacité d'accueil des oiseaux migrateurs en dehors de la période de reproduction

John GOSS-CUSTARD

(traduction Patrick TRIPLET)

Introduction

Si la définition du terme « capacité d'accueil » est différente selon les auteurs (Dhondt, 1988), le concept est largement répandu et repose sur l'idée qu'un ou plusieurs facteurs de l'environnement peuvent conduire à la limitation du nombre d'oiseaux qu'une zone particulière peut accueillir. Ceci induit, pour beaucoup, que toute détérioration de l'environnement n'affecte que l'importance quantitative de la population lorsque la capacité d'accueil du site est atteinte. Une telle façon de penser pouvant s'avérer dangereuse, il convient donc de revenir sur ces idées reçues.

Dans cet article, on ne considère que le cas des oiseaux migrateurs en dehors de la saison de reproduction. Il est généralement considéré que l'abondance de la ressource alimentaire limite les effectifs hivernants et que le nombre de jours.individus que la ressource peut supporter est la bonne mesure de la capacité d'accueil d'un site. Afin de calculer le nombre de jours.individus qu'une ressource alimentaire peut supporter pour des espèces migratrices, le plus simple paraît être de diviser la quantité totale d'énergie présente dans une ressource alimentaire accessible (E) par les besoins énergétiques journaliers d'un oiseau moyen (D), en prenant en compte les pertes de ressources dues à d'autres facteurs que les oiseaux (Goss-Custard *et al.*, 2003). Ceci a été fait à maintes reprises pour des oiseaux d'eau herbivores, par exemple, Goss-Custard *et al.* (2002, 2003).

Un pareil calcul peut conduire à prendre des décisions fâcheuses pour la gestion d'une aire d'hivernage. En effet, des oiseaux peuvent mourir, ou le taux de reproduction peut diminuer, bien avant que la capacité d'accueil, définie comme E/D, ne soit atteinte, ce qui a pour résultat que l'effectif moyen de la population diminue. Fonder des décisions de gestion sur une telle mesure de la capacité d'accueil peut avoir pour conséquence de

sous-estimer les effets qu'un changement de gestion peut avoir sur l'effectif. La seule chose qui doit être prise en considération est de déterminer si les options de gestion considérées affectent les variables démographiques (mortalité, émigration, immigration, reproduction) qui déterminent les effectifs localement et plus largement au niveau de l'aire de distribution.

Bien que les points abordés dans cette fiche s'appliquent aux oiseaux migrateurs en général, la discussion est essentiellement fondée sur les anatidés et les limicoles en dehors de la période de reproduction. La priorité des oiseaux à cette période du cycle annuel est simplement de survivre jusqu'à la fin de l'hiver dans des conditions suffisamment bonnes pour qu'ils retournent sur leurs zones de reproduction et s'y reproduisent avec succès.

Compétition et capacité d'accueil

En théorie, si les ressources alimentaires sont illimitées et qu'il n'y a pas de compétition, tous les oiseaux qui s'installent en début de saison hivernale peuvent rester jusqu'à la fin de celle-ci. Ce cas est présenté par la ligne noire épaisse de la figure 1, la flèche signifiant que les effectifs peuvent s'accroître s'il y a assez d'espace pour cela.

En pratique, la nourriture est rarement illimitée et la compétition affecte fréquemment les oiseaux de différentes manières. La première est liée à la diminution des ressources en elle-même. Comme les ressources diminuent en raison de leur consommation par les oiseaux, les individus peu efficaces sont incapables de collecter de la nourriture à un rythme suffisant pour satisfaire leurs besoins journaliers et ils doivent soit quitter le site, soit mourir sur place. La quantité de nourriture non utilisée qui reste à la fin de la saison de non-reproduction dépend, bien sûr, de la quantité de nourriture initiale, du nombre d'oiseaux qui sont sur la zone et de la durée de la saison hivernale. À une quantité donnée et à une durée déterminée de la saison de non-reproduction, cet état de fait peut éventuellement être atteint si les effectifs augmentent et les ressources n'augmentent pas suffisamment. Sur la courbe 1A, cette situation est atteinte lorsque 500 oiseaux ou plus s'installent sur la zone en début de saison d'hivernage. Ce cas se constate souvent pour des anatidés herbivores qui consomment totalement une ressource particulière bien avant la fin de la saison hivernale et doivent se diriger vers une autre source.

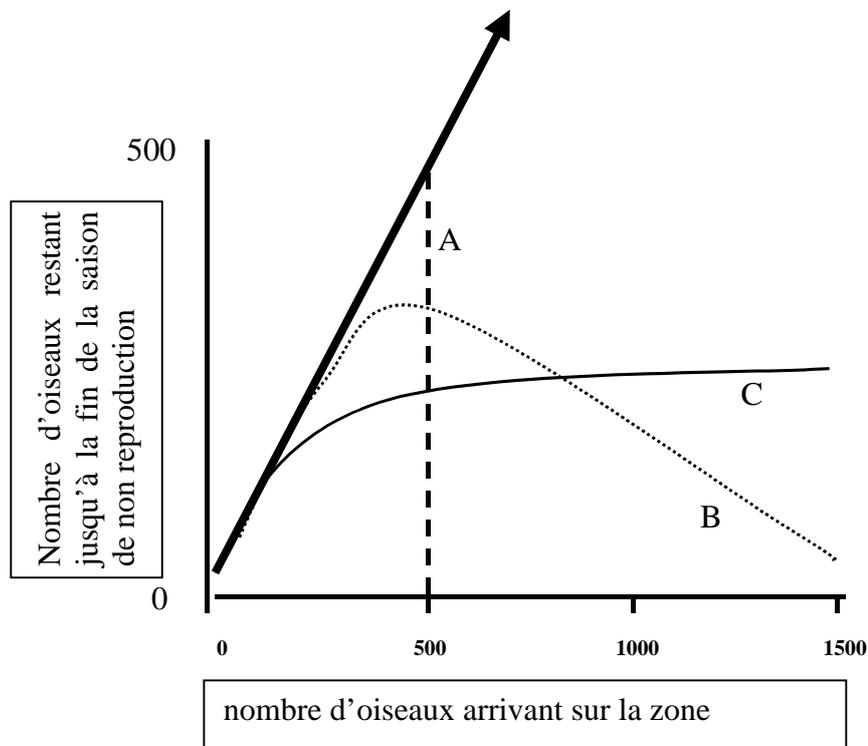


Figure 1 : simulations théoriques selon un modèle fondé sur le comportement individuel (adapté de Goss-Custard *et al.*, 2002)

Légende : le nombre d'oiseaux restant sur une zone jusqu'à la fin de la saison de non-reproduction est en relation avec le nombre d'oiseaux qui est arrivé sur le site au début de la saison. La ligne épaisse est relative à une situation dans laquelle les ressources alimentaires sont illimitées de telle sorte que les oiseaux qui s'installent sont capables de rester jusqu'à la fin de la saison hivernale, par exemple, le cas théorique où $y = x$.

Les trois autres courbes (A, B, C) représentent des situations dans lesquels les ressources alimentaires ne sont pas illimitées :

- en (A), il n'y a pas d'interférence entre les oiseaux et les ressources alimentaires peuvent supporter jusqu'à la fin de la saison hivernale un maximum de 500 individus qui s'installent en début de la saison. Si plus de 500 individus s'installaient, toute la nourriture disparaîtrait bien avant la fin de la saison hivernale et tous les oiseaux devraient partir avant la fin de l'hiver.
- en (B), il existe une faible interférence entre les oiseaux ce qui limite l'effectif qui peut s'installer en début de l'hiver et a pour conséquence qu'il reste quelques ressources alimentaires à la fin de l'hiver et, donc, aussi quelques individus.
- en (C) il y a une telle interférence entre les oiseaux que l'effectif qui peut s'installer est limité à un maximum qui reste jusqu'à la fin d'hiver.

L'autre processus compétitif est l'interférence. Dans ce cas, la présence d'un oiseau peut réduire le rythme avec lequel un autre oiseau peut s'alimenter, même si la nourriture est abondante : le vol de nourriture ainsi que la fuite de la proie provoquée par la présence des oiseaux sont deux mécanismes fréquents qui provoquent des phénomènes d'interférence, chez les limicoles, par exemple.

En fonction de la quantité de ressources, du nombre d'oiseaux et de la durée de la saison hivernale, la compétition par interférence peut expliquer que les ressources ne soient pas complètement épuisées avant la fin de la saison hivernale (courbes 1B et C). En effet, en raison de l'interférence, les oiseaux dominés et/ou peu efficaces sont incapables de satisfaire leurs besoins énergétiques journaliers lorsqu'un grand nombre est présent, même durant la première partie de la saison hivernale, alors que la nourriture est encore abondante. Aussi, pour survivre sont-ils contraints de quitter la zone afin de trouver une meilleure zone et y rester jusqu'à la fin de la saison hivernale. Avec leur départ, le rythme de disparition de la nourriture est ralenti, ce qui a pour effet de permettre à d'autres oiseaux de rester plus longtemps, et en plus grand nombre sur la zone que l'on pouvait l'envisager par un calcul traditionnel ne prenant pas en compte les effets de l'interférence.

En raison de l'interférence, le calcul du nombre maximum potentiel de jours.individus qu'une ressource alimentaire peut supporter – c'est-à-dire E/D – n'a réellement de sens que dans les cas où les ressources sont complètement épuisées par les oiseaux avant la fin de la saison de non-reproduction. Mais un tel calcul a pour résultat de surestimer le potentiel d'accueil de la zone. L'interférence contribuant à la diminution du nombre d'oiseaux qui peuvent s'alimenter suffisamment rapidement pour rester sur le site, à la fin de la saison hivernale, une partie de la nourriture n'est pas utilisée.

Bien que cela soit connu depuis longtemps (par exemple, Goss-Custard & Charman, 1976), beaucoup semblent ignorer l'influence de l'interférence : c'est le cas des nombreuses estimations de capacité d'accueil qui ont été faites sur les oiseaux d'eau (Goss-Custard *et al.*, 2002, 2003). Il convient cependant de rappeler qu'il est difficile de mesurer les effets de l'interférence dans les populations sauvages d'oiseaux (Goss-Custard, 2003).

Peut-on définir utilement la capacité d'accueil à partir du nombre de jours.individus ?

Doit-on calculer E/D comme valeur de la capacité d'accueil afin de déterminer comment gérer une zone pour les oiseaux ? Si le calcul établit que la capacité d'accueil est supérieure aux besoins des populations d'oiseaux attendus, peut-on en déduire que certains habitats peuvent être détruits, ou réduits en qualité, sans affecter la vie des oiseaux ?

Certes, mesurer la capacité par le nombre de jours.individus peut parfois être utile pour prévoir, par exemple, le moment où les oiseaux risquent de se déplacer vers des zones de substitution, par exemple vers des cultures de forte valeur économique. Mais utiliser le nombre de jours.individus maximum d'un site pour définir les mesures de gestion peut conduire à fortement sous-estimer le risque qu'un changement environnemental, tel que la perte d'habitats, peut poser aux oiseaux ; un tel changement pouvant être responsable d'une mortalité imprévue.

L'exemple de l'industrie conchylicole telle qu'elle a été pratiquée un temps dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden peut illustrer le propos. Les pêcheurs devaient laisser une certaine quantité de coquillages à la disposition des oiseaux pour la saison hivernale, afin de permettre de couvrir le nombre de jours.individus connu à ce moment. Or, il y a été constaté qu'un grand nombre d'oiseaux sont morts et que leurs populations ont régressé. Une modélisation après-coup montre que, afin d'éviter une diminution de la population, il est nécessaire de s'assurer que la quantité de nourriture restant après la pêche est deux à huit fois plus importante que la quantité que les oiseaux consomment réellement (Goss-Custard *et al.*, 2004). En d'autres termes, fournir suffisamment de ressources alimentaires pour juste assurer la consommation réelle des oiseaux conduit à l'échec dans leur protection.

Qu'un oiseau survive dans de bonnes conditions dépend de sa capacité à obtenir de la nourriture à un rythme qui équilibre ses dépenses énergétiques. Or, il n'y a pas de lien évident entre l'abondance de la nourriture mesurée par le nombre de jours.individus et la facilité d'un oiseau à collecter cette nourriture. Le rythme d'ingestion dépend d'un certain nombre de facteurs, tels que la densité de proies disponibles et leur biomasse individuelle. D'autre part, le rythme d'ingestion est également capable de compenser les dépenses énergétiques, et ce facteur dépend également du temps disponible pour l'alimentation. Aucun de ces paramètres n'est exprimé dans le calcul de E/D du nombre de jours.individus. Qu'une ration alimentaire pour un seul

jour.individu soit présente ne signifie pas que l'oiseau est capable de la collecter au rythme nécessaire pour survivre. L'acquisition de nourriture n'est pas simplement une question de ration journalière collectée comme dans un supermarché ! C'est un processus complexe soumis à divers facteurs qui peuvent affecter le rythme d'alimentation, comme que la présence de compétiteurs qui peut avoir une influence sur la forme physique des oiseaux.

Un autre point important à comprendre à propos du concept de capacité d'accueil fondé sur le nombre de jours.individus est que, bien qu'il soit exprimé en nombre d'oiseaux, ce chiffre n'est pas l'équivalent d'un effectif de la population. En fait, il exprime l'abondance de la nourriture mesurée en termes de rations quotidiennes plutôt qu'en termes de biomasse ou d'énergie. La capacité d'accueil ainsi calculée n'est qu'une indication théorique de l'effectif maximum d'oiseaux que la quantité de nourriture peut supporter pendant une durée déterminée à partir des rations journalières dont ont besoin les oiseaux. Le nombre de jours.individus obtenu par un tel calcul ne peut pas permettre de déterminer les effets de la gestion d'une aire sur les variables démographiques qui déterminent réellement l'effectif d'une population. Le nombre de jours.individus ne permet pas de mesurer la dynamique d'une population. Il n'est qu'une mesure des ressources disponibles sur un site déterminé à partir des besoins alimentaires d'une seule espèce d'oiseau.

L'utilisation d'indicateurs de condition pour gérer une aire

Que les oiseaux meurent ou migrent, et si, pour cette dernière possibilité, ils survivent ou pas, peut ne pas être de première utilité pour la gestion d'une zone déterminée, mais a un effet important sur l'aire biologique d'une espèce : une augmentation, même limitée, du taux de mortalité peut grandement réduire l'effectif des oiseaux longévives c'est-à-dire ayant un taux de mortalité annuel faible, ce qui est le cas de nombreuses espèces de limicoles et de canards. Une augmentation de 2 % à 6 à 8 % de la mortalité annuelle des adultes peut provoquer une diminution considérable de l'effectif de la population de 30 ou 62 %, selon que la densité/dépendance en période estivale est faible ou forte (Goss-Custard, 1993).

Un tel constat montre le danger que pourrait représenter une décision visant à diminuer les ressources alimentaires disponibles sur un site, décision qui est souvent présentée comme n'affectant pas les effectifs puisqu'elle n'entraînerait pas d'augmentation de la capacité d'accueil sur la zone, défini comme E/D. Un tel raisonnement ne tient pas compte de la proportion d'oiseaux qui ne parvient pas à constituer les réserves corporelles qui leur sont nécessaires pour migrer vers les zones de reproduction et se repro-

duire avec succès. Avant de prescrire toute mesure de diminution des ressources alimentaires disponibles, il convient donc de déterminer si une compétition croissante pour la nourriture ne rend pas plus difficile la capacité des oiseaux à survivre en hiver dans de bonnes conditions, c'est-à-dire si les processus densité/dépendance sont déjà en cours, ou vont se produire.

Ainsi l'objectif de toute recherche destinée à étayer des décisions de gestion est-il de déterminer si telle ou telle option de gestion risque d'augmenter le taux de mortalité, ou de réduire la possibilité des oiseaux à se constituer des réserves corporelles et non pas d'estimer si la capacité d'accueil potentielle du site, défini comme E/D, a déjà été atteinte ou pas. L'essentiel est de faire en sorte que les taux de survie et les possibilités d'accumulation des réserves énergétiques sur une zone donnée ne soient pas réduites. Parfois, des données démographiques traditionnelles sont disponibles et elles permettent de tester si les taux journaliers de migration ou de mortalité par famine, ou les conditions corporelles des oiseaux sont affectés par telle ou telle option particulière de gestion envisagée. En l'absence de telles données, il faut s'appuyer sur des informations obtenues par l'observation du comportement individuel des oiseaux.

Une nouvelle définition de la capacité d'accueil

Il est fréquent d'entendre des assertions comme : « nous avons conscience que ce projet va réduire la capacité d'accueil du site et donc réduire le nombre d'oiseaux qu'il peut accueillir ». En dépit des contraintes discutées plus haut, le terme « capacité d'accueil » est une expression utile qui ne disparaîtra probablement pas. Mais qu'entend-on précisément par « capacité » et « accueillir » et comment cela peut-il être mesuré sur un site déterminé quand les ressources et le temps pour la recherche sont limités.

De la discussion menée ci-dessus et de ce qui est appliqué aux oiseaux migrateurs en dehors de la saison de reproduction, il semble ressortir deux définitions claires de la capacité d'accueil :

- 1. Le maximum de jours.individus qu'une quantité déterminée de nourriture peut permettre,
- 2. L'effectif maximum d'oiseaux survivant à la fin de la saison de non reproduction (Goss-Custard *et al.*, 2002).

Cependant, comme nous l'avons déjà vu, l'une et l'autre sont des guides très peu satisfaisants pour mettre en place une politique car les performances des oiseaux peuvent être sérieusement réduites avant que la capacité d'accueil, définie par l'une ou l'autre hypothèse, soit atteinte (Goss-Custard *et al.*, 2002). De nombreux oiseaux peuvent mourir de faim ou di-

minuer leur condition corporelle bien avant que la capacité du site à fournir des ressources alimentaires aux oiseaux, et donc à accueillir des oiseaux, ne soit atteinte. Si plus d'oiseaux meurent ou ne parviennent pas à atteindre la condition corporelle requise pour migrer vers les sites de reproduction et s'y reproduire avec succès, la taille de la population sera réduite (Goss-Custard, 1993).

Comme le terme de capacité d'accueil correspond à la notion de sens commun que les ressources sur un site ne peuvent être qu'être limitées, et comme il a été si largement utilisé par les gestionnaires de la nature et que ceci risque de rester ainsi, nous avons besoin d'une voie alternative pour définir la capacité d'accueil chez les oiseaux non reproducteurs, qui soit précise et ne risque pas de compromettre les objectifs des gestionnaires de la nature qui sont de maintenir et, quand cela est possible, d'augmenter la taille actuelle de la population.

Avant de proposer une nouvelle définition, il est nécessaire de comprendre comment une dégradation de l'environnement alimentaire peut avoir un impact sur la capacité des oiseaux à collecter des proies à un rythme qui soit suffisant pour équilibrer leurs dépenses énergétiques et donc leur éviter de mourir de faim. Une dégradation de l'environnement alimentaire des oiseaux peut se produire de quatre façons. Elle peut être due à une réduction de surface des zones alimentaires (dans l'espace alimentaire) ou à une réduction de la durée pendant laquelle les oiseaux peuvent s'alimenter pendant le cycle tidal et/ou nyctéméral (temps d'alimentation) ou à une réduction du rythme avec lequel les oiseaux peuvent acquérir de l'énergie et des nutriments pendant leur alimentation, en raison, par exemple de la diminution de la taille moyenne de leurs proies (la qualité des zones alimentaires) ou encore à une augmentation de leurs besoins énergétiques (dans leur demande énergétique).

Les propositions de changement de gestion d'une aire intertidale ont un ou plusieurs de ces quatre effets sur les limicoles. Par exemple, les dérangements diminuent l'espace alimentaire (en interdisant une zone alimentaire aux oiseaux en alimentation), diminuent le temps d'alimentation (parce que les oiseaux sont obligés de voler pendant un moment plutôt que de s'alimenter et nécessitent souvent du temps pour reprendre leur alimentation après qu'ils se soient posés ailleurs), augmentent leur demande énergétique (en les forçant à faire des vols qui ont des surcoûts énergétiques) et sont susceptibles de réduire la qualité des sites où les oiseaux s'alimentent car ils

s'alimentent normalement sur les sites les plus profitables qui sont disponibles.

Étant donné ces quatre types d'effets, la façon la plus facile d'aborder la définition de la capacité d'accueil est de commencer avec la perte d'habitats. Celle-ci réduit la surface de l'espace alimentaire disponible et les oiseaux sont forcés de s'alimenter à des densités croissantes. Ceci, en retour, peut intensifier la compétition qui existe déjà entre les oiseaux, ou la rendre possible si elle n'existait pas auparavant. Si l'augmentation de l'intensité de la compétition est suffisamment grande, moins d'oiseaux parviendront à obtenir la quantité d'énergie requise dans le temps disponible et donc vont soit mourir de faim, soit vont émigrer.

Le processus de densité-dépendance est illustré par un exemple hypothétique sur la courbe 1A. Il existe une densité seuil pour les limicoles en alimentation, au-dessus de laquelle toute augmentation supplémentaire de la densité oblige une proportion des oiseaux à mourir de faim et/ou à émigrer et/ou à disposer de réserves corporelles inadéquates pour se maintenir. À des densités au-dessus de ce seuil, la performance des oiseaux est densité-dépendante. En dessous de ce seuil, l'intensité de la compétition est insuffisante pour contribuer à empêcher certains individus à répondre à leurs besoins énergétiques, aussi, la proportion mourant de faim, émigrant ou ne parvenant pas à accumuler les réserves adéquates est indépendante de la densité d'oiseaux.

Si ces circonstances existent, l'habitat peut être perdu sans qu'une de ces trois mesures de réussite augmente jusqu'à ce que la perte d'habitat soit assez grande pour amener les oiseaux à une densité au-dessus de ce niveau.

La courbe illustre également l'erreur de l'argument qu'une succession de petites pertes d'habitats peut contribuer à en constituer une grande qui doit, en quelque sorte, affecter les oiseaux. Peu importe combien d'effets zéro s'additionnent, les pertes d'habitats ne font pas de différence tant que le seuil n'est pas atteint. Une succession de petites pertes peut amener le système au plus près du niveau, bien sûr, mais il n'y aura pas d'impact sur la réussite des oiseaux jusqu'à ce que la densité seuil ait été dépassée.

La définition proposée de capacité d'accueil est explicitement liée au concept fondamentalement important de densité-dépendance. La densité seuil peut être considérée comme la capacité d'accueil, la quantité d'espace alimentaire en dessous de laquelle des réductions doivent être évitées si nous

souhaitons maintenir les oiseaux au niveau actuel de réussite, par exemple, de maintenir la proportion actuelle d'oiseaux qui restent dans l'estuaire et survivent à la fin de la saison de non reproduction en bonne condition.

Le seuil peut être mesuré par la densité d'oiseaux ou, mieux encore parce que les disponibilités alimentaires varient, comme le ratio entre l'abondance de la nourriture et le nombre d'oiseaux, à savoir la quantité de nourriture disponible par oiseau. Ceci est illustré pour des Huîtres pies et des Coques dans différents estuaires sur la courbe 1B., définie simplement par la densité d'oiseaux ou par la quantité de nourriture par oiseau. La capacité d'accueil mesurée de cette façon définit les conditions dans lesquelles toute détérioration future dans les conditions d'alimentation commencera à réduire la réussite des oiseaux en dessous de niveaux actuels.

Définir la capacité d'accueil en termes de zone d'alimentation disponible ou comme un ratio nourriture/oiseau permet de faire des affirmations comme :

- pour maintenir la capacité d'un site à accueillir des oiseaux au niveau actuel, à savoir, pour maintenir sa capacité d'accueil, nous ne devons pas laisser la quantité de nourriture par oiseau présent à l'automne descendre en dessous de X kg AFDM (masse sèche sans cendres),
- ou une quantité d'espace alimentaire descendre en dessous Y ha⁻¹.

La capacité d'accueil est alors définie en termes de variables démographiques qui déterminent la taille de la population, la quantité que les conservateurs visent à maintenir ou à accroître. En effet, ceci est défini selon que la réussite est ou n'est pas densité dépendante, la question fondamentale à se poser quand un habitat est perdu ou dégradé (Goss-Custard & Durell, 1990 ; Goss-Custard *et al.*, 1995).

Un autre avantage de cette définition est qu'elle permet à d'autres facteurs pouvant avoir une influence sur la réussite, tels que les prédateurs et les parasites, d'être inclus dans l'évaluation de la capacité d'accueil du site.

La définition de la capacité d'accueil peut aussi être appliquée à chacun des quatre changements d'un estuaire qui peuvent avoir un impact sur la réussite des oiseaux. La diminution de l'espace alimentaire a déjà été abordée. Si un changement proposé de gestion sur un estuaire aboutissait à diminuer le temps disponible pour l'alimentation dans la zone intertidale, tous les individus auraient à passer une plus grande proportion du temps disponible à s'alimenter. Ceci signifie en retour que la densité moyenne

d'oiseaux en alimentation pendant toute la période de marée basse augmenterait également. La même chose pourrait se produire là où la qualité des ressources alimentaires pourrait se réduire : tous les oiseaux auraient à s'alimenter plus longuement et donc il y aurait une moindre opportunité pour les compétiteurs dominés d'être libérés de la compétition par interférence quand les dominateurs se reposent. La demande croissante en énergie pourrait avoir le même effet, mais, en plus, elle pourrait augmenter le rythme de déplétion des proies pendant la saison de non-reproduction en raison de la plus haute consommation journalière par tous les oiseaux.

Défini de cette façon, la capacité d'accueil a une signification très claire car elle est explicitement liée aux taux démographiques clés des limicoles non reproducteurs ; il s'agit de la proportion qui reste sur un estuaire et survit et la proportion de survivants qui sont dans une condition suffisamment bonne pour migrer vers les zones de reproduction et pour se reproduire avec succès. Elle fournit une mesure potentiellement clairement définie et non ambiguë de la capacité d'accueil du site. Si cela est appliqué à un nombre suffisant d'estuaires réels, des lignes directrices générales pour déterminer quand un estuaire est au-dessous ou au-dessus du seuil de capacité d'accueil pourraient un jour être établies.

Que cela signifie-t-il pour les gestionnaires de la nature ?

Comment les gestionnaires peuvent-ils déterminer si la capacité d'accueil d'un site est déjà atteinte et, par conséquent, donner une réponse à la question : Est-ce que ce projet va réduire la capacité d'accueil du site et donc réduire le nombre d'oiseaux qu'il héberge ? Les différentes options qui permettent de répondre à cette question sont analysées dans la suite de ce texte en examinant la fonction de densité dépendance.

Mesure directe de la fonction densité-dépendance

Études empiriques

L'approche la plus évidente serait de mesurer la quantité de ressources alimentaires et la réussite des oiseaux dans un estuaire au cours d'un nombre suffisant d'années afin d'établir de manière empirique la relation présentée sur la courbe 1A. Ceci est, cependant, rarement possible et n'a été atteint que pour une seule espèce de limicoles consommant une espèce proie, à savoir les Huîtriers pies de l'estuaire de l'Exe consommant des moules (Durell *et al.*, 2000). Les études empiriques qui lient la réussite à la densité et/ou au ratio oiseau / nourriture sont immensément difficiles à

mettre en œuvre et cela peut aussi bien prendre plus de 20 ans pour produire un ensemble de données qui, en plus, risque de ne pas permettre d'établir la fonction densité-dépendante si la variation dans la taille de la population est trop petite pour le permettre (courbe 1C). Et même si une relation densité-dépendante pouvait être établie empiriquement, il n'y aurait aucune garantie que cela puisse s'appliquer à de nouvelles circonstances pour lesquelles des prédictions sont nécessaires (Goss-Custard & Durell, 1990 ; Stillman & Goss-Custard, 2010). L'approche empirique est par conséquent non appropriée et impraticable pour une grande majorité de gestionnaires de la nature.

Modèle fondé sur les individus

Cette approche, décrite complètement dans cet ouvrage est maintenant largement utilisée et peut être appliquée relativement rapidement en suivant les récents développements qui ont augmenté la vitesse avec laquelle les paramètres les plus importants peuvent être estimés pour un estuaire et pour les espèces concernées (Stillman & Goss-Custard, 2010). Mais alors que cette approche ne demande plus de nombreuses années de recherche et de grands moyens pour être réalisée, il existe de nombreuses situations où les ressources et le temps disponibles sont trop limités pour permettre son application.

Approche indirecte : suivre les indicateurs démographiques et le comportement des oiseaux

Dans ces conditions, on ne peut que se retourner vers l'approche qui avait été utilisée avant les modèles basés sur les individus (Goss-Custard, 1977). Par essence, cette approche consiste à examiner les indicateurs du comportement et les autres que la compétition contribue déjà à faire chuter chez certains oiseaux incapables d'obtenir assez de nourriture pour survivre en bonne condition au cours de la saison de non-reproduction. Si ce cas est démontré, il peut être raisonnablement assumé qu'une dégradation future de l'environnement abaissera encore plus la capacité d'accueil du site, telle qu'elle a été définie plus haut.

Le processus comporte par conséquent deux étapes. La première est de définir si certains oiseaux présentent déjà des difficultés à un certain moment de la saison de non-reproduction à remplir leur demande énergétique et si certains peuvent même mourir de faim, ou, étant tellement affamés, qu'ils aillent se nourrir sur des endroits dangereux où ils courent le risque d'être attaqués par des prédateurs, comme des rapaces.

La seconde étape est de tester l'hypothèse que la compétition entre eux augmente la difficulté à laquelle ils doivent faire face. S'il est mis en évidence que certains oiseaux sont déjà sous pression et que la compétition contribue à leurs difficultés, il y a des raisons de penser que la population est au-dessus ou proche du seuil de densité de la courbe 1A et par conséquent que le site est à ou est proche de la capacité d'accueil.

Indicateurs de la difficulté à obtenir les ressources en nourriture

Le but ici est de définir si les oiseaux sont déjà sous pression à un niveau ou un autre pendant leur séjour sur le site. Une façon d'y parvenir est d'estimer la proportion de temps disponible pour l'alimentation qui peut être utilisée par un oiseau moyen. Si les oiseaux s'alimentent pendant une grande partie du temps disponible, cela peut impliquer que beaucoup d'entre eux présentent des difficultés à satisfaire leur demande énergétique.

Ceci peut facilement être obtenu par des comptages de la proportion d'oiseaux qui s'alimentent pendant la période disponible pour l'alimentation.

Des indications complémentaires montrant que les oiseaux sont déjà sous pression peuvent venir d'observations d'oiseaux s'alimentant à des moments non habituels et sur des zones non habituelles, comme les prairies à marée haute dans certains estuaires. Parfois, il peut même être possible de montrer que les oiseaux sont sous pression pour la nourriture quand ils sont trouvés sur des endroits qui sont normalement évités parce que le risque d'être attaqué par un prédateur semble anormalement haut.

De plus, on devrait être capable d'établir, dans le cas où les oiseaux sont sous pression, si la condition corporelle ou la survie de certains oiseaux est compromise. Les indicateurs peuvent être de trouver des corps amaigris ou de capturer des oiseaux vivants qui sont en mauvaise condition physique ou d'obtenir des taux de reprises de bagues très élevés à un moment de l'année où leur comportement suggère qu'ils sont sous pression. De plus, il peut y avoir des preuves dans les écrits concernant des sites similaires à proximité.

Indicateurs montrant que la compétition se produit

Une indication que la compétition est déjà suffisamment intense pour affecter le comportement des oiseaux pourrait être qu'il y a un *turn-over* élevé dans la période de l'année pendant laquelle les oiseaux arrivent dans l'estuaire. Ceci nécessite des études de baguage à grande échelle, ce qui

est rarement possible à moins que des études de ce type aient déjà été menées sur le site. S'il existe un grand *turn-over*, cela peut indiquer que certains oiseaux sont poussés dehors au fur et à mesure que d'autres arrivent et cela implique que la compétition oblige déjà les oiseaux à émigrer.

Un autre indicateur montrant que la compétition affecte déjà les oiseaux peut être fourni par les comptages qui montrent comment les oiseaux occupent différentes parties du site quand leur effectif augmente pendant la période de non-reproduction. Quand les effectifs sont bas au début de cette phase, et quand la compétition entre eux est considérée comme faible ou absente, tous les oiseaux présents doivent se retrouver sur une ou deux zones alimentaires les plus favorables. Mais si la compétition commence à affecter les oiseaux alors que l'effectif augmente, les oiseaux vont probablement occuper, avec une proportion croissante, des zones alimentaires moins favorables. Si cela se produit, le changement de distribution des oiseaux sur les zones alimentaires pourrait indiquer que la compétition s'est mise en place.

Il est parfois possible d'utiliser cette approche par les comptages au niveau d'un estuaire dans son ensemble plutôt qu'à l'échelle des différents sites alimentaires au sein d'un site. Pour les espèces chez lesquelles la population nationale change rapidement au cours du temps, les comptages sur l'estuaire concerné peuvent montrer, par exemple, que les effectifs d'oiseaux augmentent localement mais à un taux moins élevé que sur les autres estuaires. De plus, les effectifs sur un site peuvent même rester constants en dépit d'importantes augmentations dans la taille de la population nationale et donc dans l'apport potentiel d'oiseaux sur le site (Moser, 1988). Chez de telles espèces, les comptages qui sont déjà menés depuis des années peuvent indiquer que la compétition est déjà en train de supprimer les oiseaux qui s'établissent sur le site au début de la saison de non-reproduction.

Enfin, il peut y avoir des indications directes qu'il existe une compétition par interférences entre les oiseaux. Les oiseaux peuvent se battre fréquemment sur les zones alimentaires ou sur les proies. Les proies qu'ils consomment peuvent avoir des réponses anti prédateurs très vives, comme l'ombre de la main. Stillman, Goss-Custard & Caldow (1997) ont identifié un nombre de caractéristiques facilement déterminables d'oiseaux en alimentation qui tendent à être présentes chez les oiseaux sujets à la compétition par interférences, comme, par exemple, un temps de consommation très long. De même, chez différentes espèces, la compétition

par interférences commence à avoir des effets visibles une fois que les densités d'oiseaux ont atteint 100 individus par hectare. Si de telles densités s'observent régulièrement sur un site, ou risquent de se produire plus fréquemment si l'habitat est perdu, il y a de fortes chances que la compétition par interférence soit déjà présente ou le sera si l'habitat est modifié.

En pratique, comment déterminer la capacité d'accueil d'un site ?

Aucun de ces indicateurs de pression alimentaire ou de compétition n'est décisif en lui-même. Dans la plupart des cas, des explications peuvent être fournies qui n'impliquent ni la pression alimentaire ni la compétition. Mais s'il semble que plusieurs de ces conditions s'appliquent, cela peut donner raison à l'hypothèse que la capacité d'accueil du site a déjà été atteinte ou que le site est proche de l'atteindre.

Cette approche a été essentiellement utilisée pour évaluer si la suppression de 250 hectares de vasières de la baie de Cardiff aurait réduit la réussite du Chevalier gambette hivernant (Goss-Custard, 1988). L'évaluation suggère qu'il y avait un risque que leur taux de survie aurait diminué en raison de la perte de leurs zones alimentaires et augmenterait la densité d'oiseaux ailleurs dans l'estuaire de la Severn de manière suffisante pour qu'il y ait un risque que la compétition par interférence soit intensifiée au point que plus d'oiseaux en meurent. De manière subséquente, il a été montré par des études de baguage que la survie hivernale du Chevalier gambette diminuerait réellement après que les vasières de la baie de Cardiff aient été supprimées (Burton *et al.*, 2006). Par conséquent, il a été montré qu'un modèle basé sur les individus de la population de Chevaliers gambettes, prédisait assez bien la diminution observée dans le taux de survie (Goss-Custard *et al.*, 2006). Mais comme ce modèle n'était pas disponible au moment de la prise de décisions, il n'a pas été utilisé pour évaluer quantitativement les conséquences pour les oiseaux d'une perte de 250 hectares de vasières. Mais ce cas illustre que l'approche par indicateurs discutée ici peut produire des prédictions fiables sur l'impact des pertes d'habitats sur la réussite des oiseaux.

Conclusion

La question pour les gestionnaires n'est pas de se demander si un changement proposé va réduire la capacité d'accueil du site, définie comme E/D, de telle sorte qu'il accueille moins d'oiseaux. En fait, ils doivent se demander si un changement est susceptible d'augmenter le taux de mortalité ou de diminuer la proportion d'oiseaux en bonne condition avant la migration. Ceci est la question clé et les réponses doivent être recherchées dans les études incluant des processus démographiques et des modèles fondés sur le comportement des individus.

Sauvegarder les oiseaux nicheurs en haut de plage

Patrick TRIPLET

Pour quel but ?

Les limicoles sont très sensibles aux dérangements et peuvent rapidement abandonner leurs nichées en cas de problème. L'utilisation maximale des hauts de plage par les humains correspond également à la période de reproduction des oiseaux. Les conflits d'intérêts sont donc inévitables. Les mesures de sauvegarde des limicoles nicheurs en haut de plage sont indispensables afin de garantir la reproduction des espèces. En même temps, elles sont très difficiles et délicates à mettre en œuvre, en raison de la méconnaissance du public que sa simple présence peut être une cause d'échec de la reproduction pour certaines espèces particulièrement vulnérables.

Comment procéder ?

Plusieurs mesures peuvent être prises après analyse des risques ou causes d'échec des limicoles, vis-à-vis du public, mais également vis-à-vis des prédateurs.

Connaître la situation

Outre la connaissance des effectifs nicheurs, l'acquisition de données sur les éléments négatifs agissant sur la reproduction est un préalable à toute action de sauvegarde. Une bonne évaluation des dérangements et de la prédation est nécessaire pour mettre en place des mesures.

Les éléments suivants doivent permettre de développer des mesures concrètes.

Connaître avant tout le statut de la zone

S'agit-il du domaine public maritime, d'une propriété du Conservatoire du littoral, d'une zone sous responsabilité communale. Existe-t-il déjà des mesures de conservation sur la zone (réserve naturelle nationale, réserve de chasse maritime, zone de protection spéciale, arrêté de protection de biotope).

Mesurer la fréquentation et les dérangements pendant la période de reproduction.

Une présence de personnel (stagiaires par exemple) chaque jour de la période de reproduction permet de déterminer combien de personnes passent à proximité ou sur le site, quelles sont les différentes catégories d'utilisateurs, quelles sont leurs raisons de venir sur le site, quelles sont les zones les plus fréquentées.

Présenter les résultats des études

Présenter les résultats des études, même préliminaires ou incomplètes, aux autorités locales, administratives ou élues, afin d'avoir, si ce n'est leur appui, tout au moins leur compréhension.

Généralement, les autorités locales (maires des communes) voient en priorité l'avantage de disposer d'une plus grande plage possible pour que les visiteurs puissent y pratiquer leurs activités ludiques et sportives. Elles n'intègrent pas obligatoirement sans explication que le territoire placé sous leur juridiction peut être aussi très important pour certaines espèces (animales et végétales d'ailleurs) et les informations fournies peuvent leur permettre de prendre conscience de ce fait et de l'intégrer dans leur démarche de gestion. La discussion peut parfois être très longue, mais en aucun cas ne doit être rompue.

Organiser la sensibilisation

Des panneaux d'information et de signalétique peuvent être apposés tout autour de la zone afin de sensibiliser les promeneurs, de leur expliquer que leur présence à l'intérieur du périmètre constitue une infraction qui peut conduire à une sanction pénale. Les panneaux d'information doivent fournir des éléments succincts sur la biologie de l'espèce ou des espèces concernées, ainsi que sur leur sensibilité aux dérangements. Ils doivent également donner les éléments sur le comportement à adopter.

Des piquets temporaires permettront de délimiter la zone sensible et les personnes de bonne foi sauront qu'il s'agit d'une limite à ne pas franchir pour garantir la sécurité des oiseaux. Dans la mesure du possible, des indications minimales, sous forme de pictogrammes, par exemple, peuvent être mis en place. Ces panneaux et piquets doivent être enlevés à la fin de la saison de reproduction.

Des campagnes d'information peuvent également être menées, par l'intermédiaire de la presse, par exemple. Le message doit être positif, appe-

lant les usagers à s'approprier la protection des oiseaux. Cette partie n'est pas la plus simple dans la mesure où l'objection première consiste à dire que la plage joue un rôle important dans l'économie et la vie du site. Les arguments doivent donc être ciblés sur la valorisation de l'initiative dans le but d'améliorer l'image donnée par la commune.

Sur le terrain, des volontaires peuvent contribuer à la surveillance des oiseaux et à la sensibilisation du public. Ils sont généralement des stagiaires en quête de données pour leur mémoire de fin de cycle. Leur jeunesse et leur inexpérience sont souvent des limites importantes à leur efficacité, autant pour la collecte de données fiables que pour assurer un rôle d'agent de sensibilisation. Il est donc nécessaire de veiller à recruter les plus motivés. Une définition précise de leur travail doit être dressée. Par exemple, le protocole d'étude doit être clarifié, de même que leur rôle vis-à-vis du public. Ils doivent être capables de répondre à toute question et surtout se montrer d'un calme imperturbable notamment vis-à-vis de personnes peu sensibilisées à la protection de la nature.

L'appui d'un agent commissionné protection de la nature (agent d'une réserve naturelle, garde de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage...), voire de la police municipale ou de la gendarmerie est d'un grand recours en cas de difficulté.

Gérer les dérangements

Le renforcement du dispositif par la mise en place d'un arrêté préfectoral instaurant une réserve de nidification est également un moyen efficace, pourvu que l'arrêté prévoie le dispositif de surveillance et d'éventuelle répression. Un exemple d'arrêté, pris en baie d'Authie (Somme) est fourni en annexe de cette fiche

Gérer les prédateurs

Les limicoles nichent au sol, ce qui les rend très vulnérables aux prédateurs tant terrestres que volants. Leurs nids peuvent ainsi être détruits par des chiens, des renards, des putois, des rats, de même que par des pies ou des corneilles.

Des clôtures électriques permettent de maintenir les renards ou les chiens en-dehors de la zone de reproduction. L'équipement se compose au minimum de quatre rangées de fils tenus sur des piquets isolés et chargés sur une batterie de 6 à 12 volts. Les clôtures électriques doivent être placées au moins à cinq mètres à l'intérieur de zones interdites au public afin d'éviter

tout risque de choc électrique sur une personne. De manière générale, il est nécessaire de disposer les clôtures au plus loin des nids afin que les prédateurs ailés ne soient pas mis trop facilement sur la trace des nids. Pour plus d'information, voir la fiche relative au contrôle des prédateurs.

Matériel

Les agents présents sur le terrain pour les opérations de surveillance doivent être correctement équipés, selon les conditions météorologiques :

- vêtements chauds en cas de conditions météorologiques défavorables (mais à ce moment, un simple contrôle rapide peut suffire car il y a généralement peu de promeneurs en pareilles circonstances),
- tenue légère pour les journées de chaleur, avec, si nécessaire un chapeau et des lunettes de soleil,
- eau et nourriture,
- jumelles, longue-vue,
- carnet et crayon,
- fiches de présentation des espèces faisant l'objet des mesures de conservation,
- le port d'un badge ou d'un élément d'identification est souvent très utile car il permet de légitimer les intervenants auprès du public.

Période et fréquence

Lorsque le dispositif de protection inclut la présence de personnel de surveillance, il est nécessaire que celui-ci soit présent de manière aussi soutenue que possible. Il faut éviter la pause déjeuner qui éloigne les personnes du site pendant deux heures, à un moment où tout peut se produire si un visiteur peu attentif ou mal attentionné entre dans la zone protégée. Le dispositif doit être mis en place dès l'arrivée des oiseaux (mars à mi avril, selon les sites). La fin du dispositif coïncide en théorie avec le départ des oiseaux, ce qui n'est pas le plus facile sur des plages très fréquentées en périodes de vacances estivales. En baie d'Authie (Somme), la période est définie entre le 15 avril et le 30 juin.

Conditions de réalisation/restriction

Des messages simples peuvent être fournis aux visiteurs afin de les inviter à respecter le site et les oiseaux mais également à devenir acteurs de la protection. Les quelques phrases ci-après illustrent cette possibilité :

- « Respectez la signalétique et les piquets de délimitation »

Ils sont destinés à ce que les gens ne marchent pas sur les œufs et les poussins et ne dérangent pas les adultes, ce qui peut conduire à exposer les œufs à la prédation ou aux intempéries.

- « Maîtrisez votre chien. Promenez-le là où il n'y a pas de nidification signalée »,

Les chiens peuvent consommer des œufs, tuer des poussins ou déranger les adultes,

- « Gérer votre voile, kitesurfeurs, chars à cerf volant, chars à voile, passez le plus au large possible des piquets de signalisation »,

- « N'approchez pas des nids, s'ils se trouvent en dehors de la zone protégée, ils sont encore plus vulnérables à la prédation ou aux dérangements, aussi, veillez à ce que vous ne soyez pas un facteur supplémentaire de risque. Observez-les de loin et signalez leur localisation à l'équipe de surveillance »,

- « Apprenez aux enfants les bons comportements à adopter dans les espaces naturels. Les bébés oiseaux sont évidemment attractifs pour les enfants. Apprenez-leur qu'ils ne doivent pas les toucher mais les regarder »,

- « Ne jetez pas de restes alimentaires sur la plage. Cela attire les prédateurs qui, ensuite, s'attaquent aux limicoles ».

N'hésitez pas à contacter les équipes en place pour leur demander des informations complémentaires, leur partager votre connaissance du terrain ou des localisations de nids, ou pour participer aux opérations de sauvegarde.

Résultats/types de données recueillies

En complément de la fiche « recenser une population nicheuse », il est important, à chaque visite, de noter l'état des piquets et des clôtures, la présence de traces et des éléments qui permettent de suspecter le passage de prédateurs ou de personnes ayant pu provoquer des dérangements.

Avantages et inconvénients

Avantages

L'avantage des mesures présentées ici est de mettre en place un dispositif le plus efficace possible de protection d'espèces fortement menacées, tout en améliorant la sensibilisation des visiteurs fréquentant les hauts de plage. Une fois établie, cette opération ne demande que peu de matériel, et peut être menée par des stagiaires ou des bénévoles, bien que la tradition du bénévolat ornithologique ne soit pas encore très développée en France.

Inconvénients

Il y a peu d'inconvénients à cette mesure. Par contre, elle peut conduire à des désillusions au moment de l'évaluation car bien qu'il y ait une maîtrise la plus importante possible de certains risques de destruction des œufs et des poussins, il y a toujours des causes de pertes directes et indirectes, ainsi que des facteurs non contrôlables, notamment ceux qui sont intrinsèques aux espèces. Aussi, tout résultat non significativement favorable ne doit-il pas être considéré comme un échec mais comme une contribution, aussi modeste soit-elle.

Analyse des données/exploitation statistique des résultats

Il n'est pas inutile de définir un protocole de suivi de la reproduction afin de pouvoir évaluer aussi finement que possible les résultats des mesures. Dans la mesure du possible, il faut donc mettre en place une planification des tâches entre les différents intervenants afin de pouvoir récupérer les données les plus essentielles (chronologie des arrivées et des différentes phases de la reproduction, succès à l'éclosion et à l'envol, lien entre ces éléments et les dérangements évités ou non évités...).

Annexe

Exemple d'arrêté de protection de site de reproduction du Gravelot à collier interrompu :

PREFECTURE DE LA REGION PICARDIE
PREFECTURE DE LA SOMME



Direction Départementale de l'Équipement
Prévention des Risques et Sécurité
Pôle de Gestion du Littoral

Protection de la population du gravelot nicheur
à collier interrompu (*Charadrius alexandrius*)
sur le domaine public maritime
Baie d'Authie : pointe de routhiauville

Arrêté portant protection de la nidification
du gravelot à collier interrompu : *Charadrius alexandrius*
sur le domaine public maritime :
secteur limite nord de la pointe de Routhiauville

Arrêté du

Le Préfet de la Région Picardie
Préfet de la Somme
Chevalier de la Légion d'Honneur

Vu le Code de l'Environnement,

Vu le code général de la Propriété des Personnes Publiques ;

Vu le décret n°2004-374 du 29 avril 2004 relatifs aux pouvoirs des
Préfets et à l'action des Services et Organismes publics de l'Etat dans
les Départements ;

Vu l'arrêté ministériel du 17 avril 1981 modifié, fixant la liste des es-
pèces d'oiseaux protégés sur l'ensemble du territoire national ;

Vu l'instruction ministérielle conjointe du MELTT et du MEDD en date du 23 mai 1996 relative à l'exploitation de la chasse sur le domaine public maritime ;

Vu l'arrêté du 08 décembre 2005 portant création de la réserve de chasse et de faune sauvage "Littoral nord de la Somme", modifié par arrêté du 25 février 2008 ;

Vu le décret du 16 février 2009, portant nomination de Monsieur Michel DELPUECH, Préfet de la Région Picardie, Préfet de la Somme ;

Vu l'arrêté préfectoral du 03 mars 2009 portant délégation de signature ;

Considérant qu'il convient de réglementer l'accès à la zone de nidification des gravelots à collier interrompu actuellement présents sur le site de la Baie d'Authie - pointe de Routhiauville - en raison du dérangement notoire causé aux oiseaux par la fréquentation touristique ;

Vu l'arrêté du 06 mai 2008 réglementant la fréquentation dans les zones de nidification du gravelot à collier interrompu, et le bilan établi en octobre 2008 qui conclue à la nécessité de poursuivre l'opération ;

Vu l'avis favorable de Monsieur le Maire de Fort-Mahon-Plage en date du 19 mars 2009 ;

Vu l'avis favorable de la DIREN en date du 23 mars 2009 ;

Vu l'avis favorable du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres en date du 2009 ;

Vu l'avis du Trésorier Payeur Général de la Somme, en date du 23 mars 2009 ;

Sur proposition du Directeur Délégué Départemental de l'Équipement ;

ARRETE

Article 1 :

Toute fréquentation est interdite sur les aires de nidification du gravelot à collier interrompu du 1er mai 2009 au 30 juin 2009 sur le site de

la pointe de Routhiauville limite nord (en baie d'Authie), selon le plan indicatif annexé.

Cette interdiction est reconductible chaque année à la même période sur une durée de quatre (4) ans.

Elle expirera le 15 juillet 2013.

Article 2 :

Les gardes de l'Association de Chasse sur le Domaine Public Maritime de la Baie d'Authie Sud planteront des panneaux d'information du public.

Ils délimiteront les aires de reproduction au moyen de potelets d'une hauteur d'environ 20 cm, régulièrement implantés sur le pourtour de ces dernières.

Ces équipements seront maintenus, chaque année, pendant la période citée à l'article 1.

Article 3 :

La Fédération Départementale des Chasseurs de la Somme, gestionnaire de la réserve de chasse et les gardes de l'Association de Chasse du Domaine Public Maritime de la Baie d'Authie Sud assureront la surveillance de la zone de protection, et informeront le public sur la fragilité de la colonie.

Article 4 :

Pour maintenir un accès du public sur le domaine public maritime, un balisage extérieur destiné aux piétons sera mis en place, selon le plan ci-annexé, et un cheminement sera balisé dans la zone de quiétude des gravelots.

Article 5 : Mesures de suivi:

A la fin de chaque période annuelle, un bilan de l'opération sera établi dans un délai de six (6) mois par la Fédération Départementale des Chasseurs de la Somme et présenté auprès du service gestionnaire du domaine public maritime et de la DIREN.

Article 6 :

Tout acte ou intervention susceptible d'altérer la zone de nidification ou d'apporter une quelconque perturbation au processus de reproduction est passible de poursuites judiciaires.

Article 7 :

Conformément à l'article A15 du Code du Domaine de l'Etat et sur proposition du Directeur Délégué Départemental de l'Equipement, la présente autorisation est accordée gratuitement, eu égard au caractère d'intérêt public présenté par l'opération.

Article 8 :

Le présent arrêté sera publié au Recueil des Actes Administratifs du département de la Somme et une copie sera adressée aux différents services consultés.

Une copie en sera affichée en mairie de Fort-Mahon-Plage, ainsi qu'à l'entrée de la réserve et aux abords du site.

Article 9 :

Le Commandant du Groupement de Gendarmerie de la Somme, le Directeur Délégué Départemental de l'Equipement de la Somme, le Maire de la commune de Fort-Mahon-Plage, la Fédération Départementale des Chasseurs de la Somme, l'Association de Chasse du Domaine Public Maritime de la Baie d'Authie Sud, sont chargés chacun en ce qui le concerne de l'exécution du présent arrêté.

Fait à Amiens, le

Pour le Préfet de la Région Picardie, Préfet de la Somme
et par délégation,
le Directeur Délégué Départemental de l'Equipement,

Contrôler les prédateurs

Patrick TRIPLET & Philippe CARRUETTE

Par leurs effectifs, leurs cris, leurs cadavres, leur fort impact visuel et olfactif..., les colonies d'oiseaux sont extrêmement attractives pour les prédateurs. De plus, la philopatrie de certaines espèces d'oiseaux, et en particulier le fait que leurs dates et lieux d'installation sont habituels et précis, favorisent la « rentabilité » de la prédation à certaines époques et la spécialisation de certains prédateurs. Ainsi des Sangliers spécialisés peuvent-ils attaquer chaque année des colonies de laro-limicoles en fin de couvaison, période la plus profitable pour eux au niveau ressource alimentaire ; ou encore des couples de renards installent leur terrier proche de colonies, tout comme des couples de Goélands argentés spécialisés peuvent nicher ou stationner sans nicher au cœur de colonies de Mouettes rieuses

Force est bien de reconnaître que les aires protégées, qui concentrent de grands effectifs de reproducteurs, sont devenues de véritables garde-manger pour de nombreux prédateurs. Aussi la question des prédateurs se pose-t-elle à tous les gestionnaires d'espaces protégés.

Mais faut-il ou non contrôler, c'est-à-dire, en évitant d'employer la langue de bois, éliminer les prédateurs dans une aire protégée ? Pour certains, il est nécessaire de laisser les peuplements s'équilibrer d'eux-mêmes, en partant du principe qu'en cas de diminution de la ressource alimentaire, les populations de prédateurs s'autorégulent. Mais d'autres objectent que la préservation d'espèces menacées ou rares nécessite de faire des choix et de prendre différentes dispositions de préservation, dont le contrôle des prédateurs spécialisés.

Un exemple permet de montrer tout l'intérêt de la démarche visant à contrôler les prédateurs. Dans la réserve naturelle de la baie de Somme, le cumul de prédateurs (Goéland argenté, Renard, Sanglier) et la compétition avec les Mouettes rieuse et mélanocéphale, ont mis en péril la reproduction de l'Avocette. Une élimination des Goélands argentés reproducteurs avait permis d'améliorer la situation, qui cependant restait préoccupante en raison de la présence de Sangliers et de Renards (Triplet & Carruette, 1996). D'autres mesures de contrôle furent prises : tirs, piégeages, répulsifs, clô-

tures électriques. Elles sont depuis pratiquées avec un succès, variable, selon les années.

Comment procéder ?

La prise de mesures de contrôle des prédateurs d'espèces menacées ou rares exige, au préalable, une étude approfondie. Elle comprend plusieurs phases :

- identifier quels sont les prédateurs potentiels et quel est leur impact réel ou supposé de ce ou de ces prédateurs sur l'espèce à protéger. Quels sont les prédateurs diurnes et quels sont les prédateurs nocturnes. Il ne faut pas exclure des spécialisations individuelles de prédateurs auxquelles on ne s'attend pas forcément, telles celles du Rat musqué, de la Foulque macroule, de la Cigogne blanche, du Héron cendré... D'autre part, la prédation de nuit et les prédateurs de nuit sont souvent mal connus.
- identifier comment procèdent les prédateurs, en arrivant par voie terrestre, à la nage si les nids sont sur des îlots, et toujours constater sur place, dès que la prédation est constatée, pour relever traces et impact. Même sans prédation directe, un stress peut délocaliser des oiseaux nicheurs au stade de la couvaison.
- comprendre le rôle que les prédateurs jouent dans le contrôle des populations des espèces côtières. Ainsi, une population de Gravelot à collier interrompu sera d'autant plus sensible à la prédation que d'autres facteurs facilitateurs sont présents, les dérangements, par exemple. N'agir que sur une des causes risque d'aboutir à des résultats non satisfaisants.
- ne jamais négliger les causes humaines. Le vol d'œufs, de poussins, d'espèces rares pour la collection ou la naturalisation est beaucoup plus important qu'on peut le croire même en France métropolitaine.
- communiquer auprès du public et des partenaires pour sensibiliser sur l'étendue du problème et sur la nécessité d'appliquer une décision d'élimination de certains prédateurs. Dans les pays francophones, le contrôle des prédateurs est mieux accepté que dans les pays anglophones et cette mesure peut donc être examinée avec plus de sérénité. Il est cependant préférable de parler ouvertement de la décision prise. En effet, ne pas dire qu'un contrôle est effectué peut amener à terme à douter des pratiques du gestionnaire.
- mesurer les avantages et les inconvénients du contrôle. Lorsqu'il s'agit de l'élimination d'une espèce introduite, celle-ci est approuvée unanimement. Lorsqu'il s'agit d'espèces locales, leur statut peut être mis en balance avec celui de l'espèce ou des espèces à protéger. L'examen du statut de conservation, de l'abondance locale et du rôle de la population locale par rapport aux

effectifs régionaux ou nationaux de l'espèce permet rapidement de déterminer la priorité.

- prendre une éventuelle décision conformément à la réglementation en vigueur. Les facteurs déterminants sont : la faisabilité (quelles contraintes réglementaires, quels sont les résultats attendus, quelles sont les risques pour l'espèce contrôlée), la logistique à mettre en œuvre (de quels moyens dispose-t-on ? de quels agents formés), et le coût (coût de l'ensemble des mesures de protection, coût du temps passé à attendre la destruction d'un prédateur).

Les méthodes de contrôle

Deux grands types de méthodes peuvent être distingués, d'une part, celles qui conduisent à la mise à mort des prédateurs (mesures léthales) et, d'autre part, celles qui consistent à limiter l'impact des prédateurs sur les espèces cibles.

Méthodes léthales

Le tir des animaux

Il est souvent considéré négativement. Pourtant, lorsqu'on a à faire à des individus spécialisés, il n'existe pas d'autre issue que leur destruction.

Cette méthode demande souvent beaucoup de temps notamment sur des espaces protégées ouverts en permanence au public où le tir ne peut se faire que tôt le matin ou tard le soir. Au moins deux agents doivent être habilités au tir et l'information sur les mœurs et déplacements du ou des prédateurs visés doit leur être fournie par les naturalistes de terrain pour un gain de temps et d'efficacité. L'idéal est que les séances d'affût se fassent sur les lieux de vie de la colonie, ou sur la zone de gagnage des pulli..., et que l'animal à abattre ait été par avance repéré afin d'abattre le « bon » animal.

Le tir ne peut s'effectuer qu'après autorisation des autorités compétentes et par des personnes habilitées. Des mesures de sécurité drastiques doivent être mises en œuvre afin d'éviter le moindre incident (contrôle de la présence de personnes extérieures à proximité). Il est conseillé de procéder tôt le matin quand il n'y a personne sur le terrain et que les prédateurs sont relativement actifs.

Le choix de l'arme est important. Les cartouches de grenaille sont à utiliser pour les petits prédateurs (Corneille, notamment), tandis que le tir à balles est le seul possible sur de gros prédateurs (Sanglier, Renard). Cette méthode demande cependant de longues heures d'attente, et la confiance

absolue en un agent expérimenté et probe.

S'il s'agit d'animaux de petite taille (inférieurs à 40 kilogrammes), ils peuvent être enterrés sur place.

Les animaux de grande taille seront envoyés à l'équarrissage, même lorsqu'ils sont comestibles. Il ne faut en effet pas que le tir puisse être assimilé à la possibilité de récupérer de la viande, même si celle-ci est destinée à des personnes défavorisées.

Le piégeage

Il ne peut être effectué que par des personnes ayant obtenu un certificat d'aptitude à la suite d'un stage de formation organisé par la fédération départementale des chasseurs. La mise en place de pièges s'effectue après remise en mairie d'une déclaration de piégeage qui doit être validée par le maire. Les piègeurs doivent travailler en respectant scrupuleusement la réglementation et les contraintes imposées par le gestionnaire de l'aire protégée ou de la zone à gérer. Tout manquement doit être immédiatement suivi d'une interdiction d'exercer sur le site.

Les pièges-cages pour les corvidés sont à relever tous les matins. Elles ont l'avantage d'être sélectives. Le problème est de trouver des « appelants », oiseaux qui sont maintenus en captivité afin d'attirer leurs congénères. Les cages peuvent s'avérer inefficaces pour des oiseaux âgés et expérimentés.

Les principales méthodes non léthales

On peut citer :

- l'utilisation de perchoirs électrifiés placés à proximité,
- l'utilisation de carcasses de corvidés pour effaroucher les corvidés vivants (efficacité apparemment limitée), méthode paraissant dépassée, mais néanmoins encore utilisée ici et là. Elle est déconseillée en raison de la mauvaise image qui lui est associée.
- la mise en place de cages d'exclusion pour que les prédateurs ne puissent pas piller les nids (et que des animaux, voire des humains n'écrasent pas les œufs). Cette méthode a été testée avec succès pour améliorer le taux de survie quotidien du Bécasseau tacheté *Calidris melanotos* (Estelle *et al.*, 1996) et du Pluvier siffleur *Charadrius melodus* (Vaske *et al.*, 1994). Deblinger *et al.* (1992) considèrent que les cages d'exclusion réduisent la prédation à un niveau situé en dessous de 10 %. En Floride, l'utilisation de cages permet d'augmenter le taux de succès de la nidification de 6 à 48 % (Post & Greenlaw, 1989). Le succès est essentiellement lié aux caractéristiques de la cage.

La littérature fournit des mesures avec des murs de 120 à 250 centimètres de haut, et des surfaces pouvant aller jusqu'à 3x3 mètres, des grillages de maille égale à 5x5 centimètres ou de 5x10 centimètres, et le bas de la cage enterré d'au moins 10 centimètres. Un filet tendu sur le dessus empêche l'intrusion de prédateurs ailés (Rimmer & Deblinger, 1990). Une variante est apportée par les exclos circulaires d'un diamètre compris entre 147 et 610 centimètres (Vaske *et al.*, 1994).

Les inconvénients des cages d'exclusion

Les inconvénients des cages d'exclusion n'en sont pas moins nombreux :

- si elles empêchent la prédation sur les œufs, elles ne protègent pas les poussins,
- les parents peuvent abandonner le nid si la femelle est peu encline à pénétrer dans la cage. Ce risque d'abandon est cependant diminué si la protection est installée au cours de la phase d'incubation (Niehaus *et al.*, 2004).
- la durée d'incubation, la synchronisation de l'éclosion et le succès à l'éclosion peuvent être affectés si la couvaison s'effectue de manière irrégulière en raison du comportement de méfiance des oiseaux vis-à-vis de l'installation. Ceci peut également avoir des conséquences sur la condition des poussins et donc sur leur survie à long terme de la population (Mabee & Estelle, 2000 ; Johnson & Oring, 2002).
- les prédateurs les plus petits peuvent passer entre les barreaux et détruire les nids et les œufs (Mabee & Estelle, 2000). Selon le modèle choisi, des prédateurs terrestres peuvent insérer la patte entre les barreaux et atteindre le nid (Nol & Brooks, 1982).
- enfin, il y a également un risque qui pèse sur les adultes eux-mêmes s'ils ne sortent pas assez rapidement de la cage de protection en cas d'intrusion d'un prédateur (Neuman *et al.*, 2004 ; Isaksson *et al.*, 2007 ; Hardy & Colwell, 2008). Isaksson (2008) précise ainsi que les exclos individuels sont surtout efficaces chez les espèces dans lesquelles les oiseaux quittent rapidement le nid à l'approche d'un prédateur, mais que chez une espèce comme le Chevalier gambette qui ne part qu'au dernier moment, l'augmentation de la mortalité des adultes ne compense pas le gain de la protection des œufs. Par ailleurs, si les deux parents n'acceptent pas de la même façon la cage protectrice, il peut y avoir des périodes de non couvaison plus ou moins longues qui entraînent des retards à l'éclosion de l'ensemble des poussins ou de certains d'entre eux, avec un risque de désynchronisation et donc de mortalité des oiseaux nés le plus tardivement (Isaksson, 2008).

Les répulsifs alimentaire ou auditifs et l'effarouchement

L'utilisation d'œufs de caille d'élevage contenant un vomitif (notamment le bitrex) ou un répulsif a été expérimentée en différentes occasions. Les résultats semblent probants envers les corvidés. Cependant, cette méthode est surtout adaptée lorsque l'espèce à protéger est en phase de ponte ou d'incubation, car le refus ne concerne pas les poussins. Aussi cette méthode apparaît-elle limitée dans le temps (Liebezeit *et al.*, 2002).

Son efficacité repose sur l'idée que, si une nourriture au mauvais goût est associée, par une espèce, à une maladie, cela peut conduire à une diminution importante de la recherche de ce type de nourriture par cette espèce (Garcia *et al.*, 1955), en raison de ce qui est considéré comme une aversion conditionnée à une saveur (Cowan *et al.*, 2000 ; Gustavson *et al.*, 1976 ; Conover *et al.*, 1977 ; Mason, 1989 ; Nicolaus *et al.*, 1989 ; Catry & Grana-deiro, 2006). En effet, après avoir goûté un aliment traité, le prédateur fait le rapprochement avec d'autres aliments, comme, par exemple, les œufs et les poussins de l'espèce que l'on entend préserver et évitent de les consommer. Pour que cette méthode soit réellement efficace, il est nécessaire que le prédateur ait été en contact avec les aliments traités avant de l'être avec des œufs ou des poussins de l'espèce à protéger. Cette méthode nécessite encore des tests afin de mesurer toutes ses conséquences, tant sur l'espèce prédatrice que sur d'autres vivant dans le même environnement.

Par ailleurs, on manque également d'informations sur le comportement des prédateurs. Abandonnent-ils réellement la recherche de tout aliment ressemblant à celui qui leur a apporté des désagréments ? Ou recherchent-ils des aliments semblables afin de « tester » si tous ont le même inconvénient pour eux ?

L'emploi de cadavres dans lesquels le vomitif ou le répulsif est injecté peut être envisagé, à condition qu'une autorisation ait été délivrée par les autorités compétentes. Le peu de retours d'expériences empêche d'évaluer cette méthode qui semble ne pas toujours fonctionner, notamment dans les zones où le nombre de nicheurs, et donc d'œufs, est très élevé.

Des répulsifs auditifs se trouvent sur le marché, mais aucune publication comparative ne semble disponible à ce sujet. Il semble cependant que l'accoutumance est très rapide, ce qui réduit considérablement l'intérêt et l'efficacité du dispositif.

L'effarouchement par le passage d'humains peut également constituer un moyen, pourvu qu'il se produise loin des colonies. Cependant, il reste d'efficacité limitée en raison de la rapide accoutumance des prédateurs qui comprennent la non nocivité du dispositif pour eux, et également du coût très

élevé d'une présence qui n'est efficace que pendant la période diurne. Il est totalement inefficace dans les lieux protégés fréquentés par le public où les animaux sont totalement habitués à l'homme.

Les clôtures électriques et leurs limites

Les clôtures électriques ont également été utilisées avec succès, par exemple, dans le Nord Dakota et dans le Manitoba, où le taux de succès des nids a augmenté de 21 % à 71 % (Sargeant *et al.*, 1974 ; Mayer & Ryan, 1991), en particulier pour le Pluvier siffleur. Dans la réserve naturelle de la baie de Somme, les îlots de reproduction de l'Avocette ont été entourés d'une clôture composée de deux fils parallèles au sol et placés à 20 cm d'intervalle. Chacun des fils est alimenté par son propre système électrique, ce qui permet d'éviter la panne complète du système. Alors que les Sangliers constituaient les années précédentes la principale cause de disparition des nids, tel n'a plus été le cas avec ce système et une production de jeunes à l'envol plus importante que les années sans clôture a pu être ainsi obtenue. Par contre, une modification doit être apportée si la clôture traverse une zone terrestre en raison du risque qu'un Renard puisse la franchir.

Pour être efficace, une clôture doit être vérifiée quotidiennement car le moindre contact avec une branche peut faire masse et rendre le dispositif totalement inefficace. Autour des îlots, une observation aux jumelles permet de repérer les éventuels endroits où des problèmes peuvent être posés. La vérification de la tension au niveau du générateur complète le contrôle.

Toutefois, les clôtures électriques ne sont pas sans inconvénients. Globalement, leur coût est relativement élevé tant en investissement qu'en entretien. Elles peuvent avoir un impact fort sur les paysages, en particulier, lorsqu'elles sont neuves et brillantes. Les débris peuvent s'accrocher aux fils et, outre leur impact visuel, provoquer des courts-circuits.

Afin d'éviter les dégradations, il est préférable de disposer une clôture plus basse que la hauteur d'un humain, ce qui permet à celui-ci de regarder sans être tenté de la neutraliser pour regarder par-dessus. Certains animaux (Lapin ou Renard, par exemple) peuvent creuser et passer par-dessous de la clôture.

Il est nécessaire de poser, à des endroits visibles, de petits panneaux indiquant que la clôture est électrifiée et qu'entrer en contact avec les fils peut provoquer des désagréments. Un panneau principal peut fournir toutes les explications nécessaires sur les raisons de l'installation.

Un dispositif plus complet, permettant d'isoler de grandes parcelles, peut être mis en œuvre. Il se compose d'une clôture normale (grillage ou ursus), enterrée profondément (minimum 50 cm) et surmontée par un ou de préférence deux fils alimentés en courant continu. Comme dans le dispositif précédent, il est nécessaire que celui-ci soit contrôlé de manière régulière afin d'éviter les branches. Une vérification hebdomadaire à l'intérieur du dispositif permet de vérifier qu'aucun prédateur (par exemple, Renard ou Blaireau) n'y est entré.

Si elles sont mal placées, les clôtures peuvent être dangereuses pour les oiseaux et certains d'entre eux risquent de s'accrocher aux fils, lors de leurs passages ou de leurs parades. L'emplacement doit donc être étudié avec précaution. Elles sont souvent peu ou pas efficaces contre les Renards qui les escaladent si elles ne sont pas surmontées d'un fil électrifié, et sont traversées par des Sangliers si elles ne sont pas conçues pour résister au forçage de cet animal.

D'autre part, les prédateurs ailés peuvent utiliser les piquets pour se percher et repérer ainsi les oiseaux que l'on cherche à protéger au sol. Il est donc nécessaire de mettre en place un dispositif qui empêche ces oiseaux de se poser.

Enfin, un point important à considérer est l'emplacement des batteries. Les vols de ce matériel sont très répandus et outre l'impact financier que cela peut constituer de perdre le matériel le plus onéreux, il est possible que des prédateurs puissent passer pendant la période au cours de laquelle aucun dispositif de protection n'est en place. Placer les batteries dans un coffrage renforcé et cadenassé constitue une protection efficace, si l'ensemble ne peut pas être démonté et enlevé facilement. La situation locale est à examiner avec soin afin de déterminer la meilleure façon de mettre en œuvre cette dissimulation du matériel.

Gérer le développement de la Spartine anglaise

Patrick TRIPLET & Julia BASTIDE¹

La Spartine anglaise *Spartina anglica* figure parmi les 100 espèces végétales les plus dangereuses pour l'environnement désignées par l'UICN (Invasive Species Specialist Group, 2000). C'est une espèce invasive, c'est-à-dire introduite en dehors de son aire d'origine (Olenin, 2002) et qui cause des problèmes sur les plans écologique et économique (Williamson & Fitter, 1996). Sa dangerosité pour l'environnement intertidal a conduit les autorités de nombreux pays à prendre des mesures de contrôle, voire d'éradication, après avoir, pour certains d'entre eux, permis son utilisation dans le but de stabiliser l'estran.

La présente étude résume les connaissances acquises sur l'espèce, ses impacts sur les écosystèmes estuariens et littoraux, ainsi que sur les moyens de lutte mis en place dans le monde. Cette revue repose sur des travaux collectés dans des revues scientifiques internationales, des informations communiquées par certains auteurs ou disponibles sur Internet.

Impacts

Sédimentation

Les massifs de Spartines contribuent à atténuer l'érosion du trait de côte en diminuant l'énergie de la houle et en stabilisant les sédiments. Les plantations de *Spartina* spp. permettent de renforcer le terrain avant une poldérisation (Chung, 1993 ; Pringle, 1993 ; Wells, 1995 ; *Applied Ecology of British Islands*, texte internet). La Spartine a donc été utilisée pour lutter contre l'érosion, favoriser la stabilisation des sédiments meubles et diminuer la salinité, avant, voire après poldérisation ou aux abords des chenaux en Europe, en Chine et dans l'est des États-Unis (Partridge, 1987 ; Gray *et al.* 1991 ; Chung *et al.*, 1993 ; Qin *et al.*, 1998 ; ABP Southampton, 1998 ; Boorman, 2003 ; Shaw & Allen, 2003).

Brown *et al.* (1999) considèrent que la Spartine a peu d'effet sur le dépôt de sédiments mais joue un rôle important comme stabilisateur des

¹ Une version approchée de ce texte a été publiée dans le numéro d'*Æstuarina* consacré à cette espèce (*Æstuarina*, 13, 2008).

sédiments pendant les périodes d'érosion. Lorsque les Spartines sont détruites sans travail du sol, le milieu, plus haut que les vasières contiguës, permet l'installation d'autres espèces végétales, voire de nouveaux plants de Spartines (Dethier & Hacker, 2004).

Les Spartines créent de nouveaux prés-salés en accumulant des sédiments autour de leurs rhizomes (Thompson, 1991) et entre leurs feuilles. Les vasières sont remplacées par des prairies de Spartines, et les invertébrés par des végétaux. Les touffes isolées capturent du sédiment mais le piégeage ne se produit de façon effective qu'à partir du moment où les taches atteignent 100 m de diamètre (Vinther *et al.*, 2001)

Par ailleurs, les Spartines contribuent à accumuler des matériaux vaseux au-delà de leurs zones de développement et modifient profondément l'environnement estuarien dans son ensemble (Swales, 2000).

Ainsi, le rôle de la Spartine dans l'altération et l'augmentation de la vitesse de sédimentation est-il un phénomène bien connu (Long & Mason, 1983 ; Corbières, 1924 ; dans Caillibot, 1990 ; Duby & Torum, 1996 ; Whitehouse & Roberts, 1999 ; Wu *et al.*, 1999 ; Dye 2001 ; Shaw & Allen, 2003 ; *The Corporation of Delta*, page internet ; *Tide.Pool*, page internet du 8/07/02 ; faculty.plattsburg.edu/meiyin.wu/spartina.html). Cependant, la quantité fixée est extrêmement variable en fonction des sites étudiés. Le taux de sédimentation par les Spartines est couramment supérieur à celui calculé pour tout autre espèce végétale des prés-salés ou à celui d'un terrain nu (Lee & Partridge, 1983 ; Thompson, 1991). La sédimentation est ainsi trois fois plus rapide sur des zones colonisées que sur des zones non végétalisées (Washington State Department of Agriculture, North Puget Sound Spartina task Force, 1999). Quelques données chiffrées sont fournies dans le *tableau I*.

Tableau I : quelques données chiffrées sur la sédimentation liée à la Spartine

site	taux sédimentation	auteurs
Europe	20 à 200 mm/an	Lee & Partridge, 1983 ; Thompson, 1991
Pays-Bas	1,8 m en 22 ans	Ranwell, 1967
Royaume-Uni	7,17 mm/an	Long <i>et al.</i> , 1999 ; Hubbart & Stebbing, 1968 dans Langston <i>et al.</i> , 2003
Nouvelle-Zélande	40 mm/an, stable hors Spartines	Bascand, 1970
Chine	260 mm/an	Chung, 1993
USA	0 à 20 mm/an ; 2,3 à 6,6 mm/an hors Spartines	Thom, 1992, Sayce, 1988 dans Stralberg <i>et al.</i> , 2004

Dans le golfe du Morbihan (France), la sédimentation liée à la présence de Spartines atteint 5 à 20 cm/an, alors qu'elle n'est que de 1 cm/an pour la Salicorne et 3 cm/an pour le Jonc maritime *Juncus maritimus* (Corbières, 1924 ; Michel, 1989 ; dans Caillibot, 1990).

L'exhaussement de secteurs où la Spartine est présente dans le sud de la baie de Somme est de l'ordre de 8 cm/an. Cet exhaussement a été réduit à 2 cm/an dans les zones où la Spartine a été éradiquée (Desprez & Talieux, 1999 ; Le Goff, 1999).

Les modèles numériques réalisés en baie de Somme entre 2002 et 2005 mettent en évidence qu'après le passage régulier d'un engin mécanique dans les prairies à Spartines, la surface topographique de l'estran passe de 4,8 mètres à 4,6 mètres IGN. Outre un recul du front de dune, la tendance à l'accrétion du pied de dune et de la plage a été mesurée à +20 centimètres (Bastide & Dolique, 2005).

À l'inverse, la régression des zones de Spartines, ou leur destruction, peuvent remettre en suspension une partie des sédiments. À la suite de la régression des Spartines à Pool Harbour, un relâchage rapide des sédiments a provoqué un exhaussement des fonds des chenaux (Langston *et al.*, 2003). Haynes (1984) a déjà montré qu'à Langstone Harbour la régression des étendues de Spartines provoque une érosion importante du rivage et une redistribution des sédiments, tout en étant bénéfique pour le fonctionnement de l'écosystème pris dans son ensemble.

Dans le Solent, l'introduction de la Spartine au début du XX^e siècle permet la création de zones importantes de prés-salés. Au milieu du siècle, la vigueur de la plante décline et les banquettes commencent à être érodées par les vagues. Le rôle de défense contre la mer diminue et les sédiments vaseux accumulés sont érodés, ce qui augmente la profondeur et la hauteur des vagues. Un modèle numérique (Wallingford, 1994) montre que 35 à 60 % de la vase en suspension est évacuée de Chichester Harbour à la suite de la régression des Spartines. Le modèle montre également que les particules en suspension ont tendance à être rejetées vers l'embouchure (East Solent Shoreline Management Plan, 1997).

Un suivi a été mené en Nouvelle-Zélande sur la dispersion des sédiments après traitement des zones de Spartines par herbicide (Swales, 2000), dans le but de vérifier les effets contraires de la dispersion sur la turbidité, la sédimentation et les risques d'étouffement des invertébrés. À la suite de la

destruction des Spartines, la dispersion des sédiments prend un temps considérable. Sur les zones les plus étendues, il n'y a pratiquement pas de mouvement de sédiments, alors que les zones de faibles surfaces sont plus sensibles à l'action des vagues. Les zones de prés-salés détruites peuvent en fait demander jusqu'à 20 ans avant de reprendre une altitude correspondant à des vasières (Mc Grorty & Goss Custard, 1987), période suffisante pour que d'autres espèces végétales puissent s'implanter.

Aucun auteur ne signale que la Spartine s'installe comme conséquence de l'ensablement de l'estran. Au contraire, l'espèce peut accepter une submersion de neuf heures et plus, ce que ne peuvent pas faire les autres végétaux (Ranwell, 1967 ; Thompson, 1991).

Dans les zones de Spartines en Virginie, le sédiment est enrichi de plus de 50 % en matière organique, en comparaison des zones de Salicornes. Le pourcentage de recouvrement de la végétation, qui reflète l'âge du schorre, explique près de 49,6 % du pourcentage de matière organique contenu dans le sédiment (Tyler & Zieman, 1996).

Flore

Le rôle pionnier est attesté par Rauss *et al.* (2004) qui considèrent qu'en baie des Veys, la Spartine anglaise se comporte plus en espèce pionnière qu'en espèce invasive. Cette qualification est également celle d'English Nature en raison de la succession qu'elle permet dans les îles Britanniques où les prés-salés sont globalement en régression (English Nature, 2002 ; Boorman, 2003). Ainsi, *Puccinellia maritima* puis *Halimione portulacoides* et *Aster tripolium* succèdent à *Spartina anglica*. La première est capable de supplanter les *Spartina* (Vaughan, 2000).

Pour Rogers (2002) *Spartina anglica* ne représente pas une menace sérieuse pour les herbiers en bonne santé. Cependant, la Spartine peut entrer en compétition avec la flore de la haute slikke et du schorre. Elle contribue ainsi à la disparition des herbiers de Zostères nécessaires pour les Bernaches cravants *Branta bernicla* (Ranwell, 1964 ; Doddy, 1990 ; Northern Ireland information service.htm) et limite le développement de la Salicorne *Salicornia* sp. et du Gazon d'Olympe *Armeria maritima* (Le Goff, 1999 ; *Applied Ecology of British Islands*, texte internet). Dans la rade de Brest, la Spartine nuit au développement de certains végétaux d'intérêt patrimonial, tels que *Limonium vulgare* (S. Magnanon). Elle envahit également les différents niveaux des prés-salés, concurrençant ainsi des espèces telles que le Jonc mari-

time *Juncus maritimus*, et la Puccinellie *Puccinellia maritima* (Ranwell, 1964 ; Letort, 1999).

De nombreuses études concluent à une perte d'habitats (Department for Environment, Food and Rural Affairs, 2000; UK Technical Advisory Group on the Water Framework Directive, Guidance on the assessment of alien species pressures, 2004; Eno *et al.* 1997). En Chine, la Spartine est considérée par certains scientifiques comme une espèce invasive qui peut entrer en compétition avec les mangroves (Chunlin, 2003).

Dans les zones où la Spartine montre une régression, comme à Pool Harbour, d'autres espèces végétales *Phragmites australis* sur les hauts niveaux, ou *Scirpus maritimus* et *Agropyron pungens*, *Puccinellia maritima* et *Halimione portulacoïdes* peuvent lui succéder (Gray & Pearson, 1984 ; Doody, 1984)

Dans la réserve de Lindisfarne (Royaume-Uni), la reconquête du site par les Zostères est avérée après destruction des Spartines (Denny et Anderson, 1998). La suppression des Spartines permet le développement des Puccinellies *Puccinellia maritima*, alors que la destruction de ces dernières n'entraîne pas une conquête des zones libérées par les Spartines (Thompson *et al.*, 1991).

Invertébrés

L'impact de la Spartine anglaise peut avoir des impacts positifs sur les peuplements de macro-invertébrés benthiques. Hedge & Kriwoken (2000) mettent en évidence l'effet positif de la Spartine anglaise sur la diversité et l'abondance des macro-invertébrés, comparé aux vasières adjacentes sans Spartine. Cet effet bénéfique peut en partie s'expliquer par l'action des rhizomes qui contribuent à l'oxygénation du sédiment, favorisant la colonisation par la macrofaune (Teal & Wieser, 1966 ; Osenga & Coull, 1983 ; Lana & Guiss, 1991) et la production de matière organique qui profite aux animaux détritvores (Long & Mason, 1983 ; Adam, 1990). La Spartine limite également la prédation par les poissons (Minello & Zimmermann, 1983). Cependant, ces auteurs n'insistent pas sur le taux de recouvrement (surface occupée par unité de surface) alors que celui-ci joue un rôle considérable.

D'après Mc Corry & Otte (2001), les zones colonisées par les Spartines peuvent être aussi riches que les zones à Salicornes et n'ont pas, dans un premier temps, de rôle négatif sur les peuplements d'invertébrés. Ce

n'est que lorsque la végétation est très développée que l'impact sur les invertébrés est noté.

Différentes autres études concluent à un impact négatif du développement des Spartines sur les invertébrés (Jackson, 1985 ; Evans, 1986 ; Zipperer, 1996 ; Triplet *et al.*, 2002), mais certains résultats ne sont pas toujours probants (Dahler & Strong, 1996). Ainsi, en Tasmanie, une étude comparative entre les peuplements benthiques des vasières naturelles et ceux des zones colonisées par la Spartine conclut à une absence de différence dans la richesse spécifique et l'abondance totale des invertébrés (Hedge & Kriwoken, 2000).

Les populations d'invertébrés sont plus faibles dans les zones à Spartines de Willapa Bay que dans les vasières (Norman & Patten, 1997 ; Patten, 2004). Une étude française récente (Mézière & Retière, 2002) montre que des juvéniles de *Nereis diversicolor* nourris avec des Entéromorphes ont une meilleure croissance qu'avec *Spartina anglica*. Dans le pré-schorre à Spartine anglaise, il y a en effet changement dans la chaîne alimentaire basée sur les détritiques qui est renforcé au détriment de la chaîne basée sur les microalgues de surface des sédiments (Adam, 1990).

Les bivalves sont moins nombreux dans les zones à Spartines qu'à proximité (Jackson, 1985) mais globalement la richesse spécifique ne varie pas (Luiting *et al.*, 1997). En baie de Willapa, une relation négative est mise en évidence entre le recouvrement de *Spartina alterniflora* et les densités de *Macoma balthica* (Dumbauld *et al.*, 1997) alors que l'inverse est constaté pour *Mya arenaria*.

À proximité immédiate des Spartines exogènes, les densités d'invertébrés sont moins élevées que sur les zones peuplées de Spartines locales (Brusati & Grosholz, 2004, Callaway, 1990, Lee, 2001).

En Australie, les ostréiculteurs sont autorisés à contrôler la Spartine afin de libérer des espaces pour la culture (Hedge & Kriwoken, 2000).

Avifaune

La National Audubon Society classe l'invasion de la baie de Willapa (USA) par la Spartine comme la deuxième plus importante menace pour les oiseaux (WSU Battles Spartina, Focus, Washington State University, site internet). Les Spartines conduisent en effet à une perte d'habitats et de ressources alimentaires animales ou végétales pour les limicoles (Millard &

Evans, 1984 ; Jackson, 1985 ; Evans, 1986 ; Goss-Custard & Moser, 1988 ; Davidson *et al.* 1991 ; Gibbs & Phillipps, 1995 ; Simpson, 1995 ; English Nature, 2001 ; Dye, 2001 ; Gordon, 2002 ; Buchanan, 2003 ; Shaw & Allen, 2003 ; UK Technical Advisory Group on the Water Framework Directive, Guidance on the assessment of alien species pressures, 2004 ; Willapa National Wildlife Refuge, 1997 ; San Francisco Estuary Invasive Spartina Project, internet).

Dans les îles Britanniques, le développement des Spartines s'accompagne de la diminution de 50 % des effectifs de Bécasseau variable *Calidris alpina* sur différents sites (Goos-Custard, 1987 ; Goss-Custard & Moser, 1988 ; Gray *et al.*, 1991). Goss-Custard & Moser (1988) indiquent que les effets sur les effectifs de Bécasseau variable se font sentir dès que 10 % de la partie haute de l'estran est conquis par la Spartine, sans qu'il soit possible de distinguer les relations de cause à effet. Par contre, le même type d'analyse n'a montré aucun effet sur les effectifs de Chevalier gambette *Tringa totanus* (Goss-Custard, 1987).

Dans la baie de Willapa (USA), le développement des Spartines limite la prédation des oiseaux sur les Crabes verts (*Carcinus maenas*), ce qui est en partie à l'origine de leur explosion démographique, source de nombreux problèmes (Beals, 1998). Dans cette même baie, 16 à 20 % des habitats essentiels pour la conservation des oiseaux ont disparu (Foss, 1992).

Dans ce même site, des milliers d'heures d'observations permettent de montrer que la densité d'oiseaux sur les vasières naturelles est égale à 5/m²/h, contre 0,5 sur une zone labourée, 0,04 sur une zone fauchée et traitée, *idem* sur une zone traitée, tandis que sur les zones colonisées par les Spartines, jamais un oiseau n'est observé (Patten, 2003 ; Patten, 2004 ; Stenvall 1999).

Dans l'estuaire de la Dyfi, Pays de Galles et à Pool Harbour, Angleterre, une corrélation est mise en évidence entre l'expansion de *Spartina anglica* et le déclin de différentes espèces de limicoles (Davis & Moss, 1984 ; Raybould, 2000). Un résultat similaire est observé en baie de Somme où les densités de Bécasseau variable et de Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* en alimentation chutent à zéro quand le pourcentage de recouvrement de Spartines avoisine 30 % (Triplet *et al.*, 2002).

À Willapa Bay, les effectifs hivernants et printaniers de limicoles ont baissé de 60 % en dix ans, conséquence du développement des Spartines sur

les vasières (Jacques, 2002 dans Patten, 2003). Les oiseaux s'alimentent peu à proximité des zones à Spartines car ils ne peuvent détecter les prédateurs (Smith & Evans, 1973). Evans (1986) indique que les limicoles sont plus nombreux dans les zones nouvellement nettoyées des Spartines par les herbicides que dans les zones qui n'ont jamais été colonisées. Ceci semble lié au fait que les densités de *Corophium* sp. y sont plus élevées en raison de la présence d'eau stagnante. White (1995 dans Stralberg *et al.*, 2004) établit une comparaison entre différents types de traitement et met en évidence que les densités d'oiseaux diminuent des vasières ouvertes vers les zones traitées à l'herbicide, recouvertes de plastique et non traitées. En baie de San Francisco, une modélisation indique que les habitats alimentaires pourraient diminuer de 33 %, avec des effets très marqués sur les petites espèces de limicoles (Stralberg *et al.*, 2004).

La comparaison des différentes méthodes de contrôle des Spartines montre que le retournement du sol permet une meilleure utilisation par les limicoles. Ainsi, la force nécessaire à la pénétration d'un bec artificiel de Bécasseau variable dans le sédiment est-elle supérieure dans les zones à Spartines que dans les vasières proches. Le labour réduit cette force. Il n'y a pas d'ameublissement du sol après utilisation d'herbicides (Patten & Stenvall, 2002). Les oiseaux reprennent rapidement possession des zones traitées mécaniquement (Corkhill, 1984 ; Evans, 1986), tandis qu'ils exploitent peu les zones traitées chimiquement et les sites sur lesquels les Spartines meurent naturellement (Goss-Custard et Moser, 1988).

À Lindisfarne, le contrôle des Spartines commence dès la fin des années 1970 en raison du risque de diminution des Zostères indispensables à l'hivernage des Bernaches et des Canards siffleurs *Anas penelope* (Corkhill, 1984). Il entraîne rapidement le développement des Zostères et des invertébrés, avec pour conséquence l'utilisation des surfaces traitées par les Bernaches cravants *Branta bernicla* et les limicoles (P. Davey, rapport inédit). Sur ce site, seul le Chevalier gambette *Tringa totanus* semble utiliser les zones colonisées par la Spartine, parce qu'il y trouve ses proies (*Corophium* et Hydrobies *Hydrobia* sp) et parce que les massifs de Spartines permettent à ces oiseaux territoriaux d'éviter les contacts visuels (Millard & Evans, 1984). Cependant, les auteurs précisent que 15 % des oiseaux seulement utilisent les zones colonisées par les Spartines. À l'inverse, les Bécasseaux variables *Calidris alpina* s'alimentent hors des zones de Spartines, ce qui leur permet de rester en groupe et d'adopter un comportement anti-prédateur collectif. Pour ces auteurs, le développement de la Spartine peut également avoir un effet négatif sur les zones à Zostères et conduire à une diminution

des effectifs de Canard siffleur *Anas penelope* et de Bernache cravant. Ces effets négatifs ne sont pas équilibrés par la possibilité d'augmentation locale des populations de certains invertébrés

La compétition de la Spartine, à son avantage, sur les Salicornes, aboutit à la diminution de stocks de graines importantes pour différentes espèces d'oiseaux nordiques comme l'Alouette haussecol *Eremophila alpestris* et la Linotte à bec jaune *Carduelis flavirostris*, ce qui pourrait expliquer, au moins en partie, la diminution d'effectifs de ces deux espèces dans la partie allemande de la mer des Wadden (Dierschke et Barlein, 2002). À l'inverse, l'enlèvement des Spartines permet le développement des Salicornes et la production de graines pour ces deux espèces d'oiseaux à Lindisfarne (Davey et Cooter, 2002).

Tableau II : synthèse des effets de la Spartine sur l'écosystème estuarien, d'après Doddy (1990), Hedge (1998), Letort (1999), Kriwoken *et al.* (2000) et présente étude.

	avantages	inconvénients
géomorphologie	stabilise les chenaux et le trait de côte	modifie la circulation hydraulique
sédimentologie	lutte contre l'érosion stabilisation et consolidation des vasières	accélère la sédimentation
flore	permet par son implantation, l'apparition ultérieure d'une flore intéressante	concurrence les espèces de la slikke et du schorre l'apport supplémentaire de matière organique modifie les associations végétales
benthos	peut dans certaines conditions favoriser les invertébrés	provoque une chute de la productivité benthique en Baie de Somme
supra-benthos	limite la prédation des crabes verts par l'avifaune	
ichtyofaune et avifaune	peut servir de zone de nidification pour certaines espèces d'oiseaux	limite les zones d'alimentation et de nursery
tourisme et impact paysager	certains riverains préfèrent la présence de végétation à celle d'une vasière	la colonisation par la Spartine limite la fréquentation touristique des plages
productivité	augmente la production primaire par l'abondance saisonnière des débris de Spartine	modifie les réseaux trophiques existants. provoque une régression des zones sablo-vaseuses présentant la plus grande production secondaire des estuaires peut limiter les nutriments disponibles pour l'aquaculture

Cartographier les Spartines

Étude de la répartition des Spartines

Lorsqu'il s'agit de déterminer le rôle des Spartines dans la structuration des habitats et la répartition et l'abondance des limicoles, un moyen peut être la mise au point d'un outil permettant d'évaluer quantitativement et qualitativement l'impact des processus de l'évolution du schorre sur la dynamique sédimentaire. Cette étude est réalisée à partir de comparaisons périodiques de la répartition des différents environnements et de la topographie des fonds.

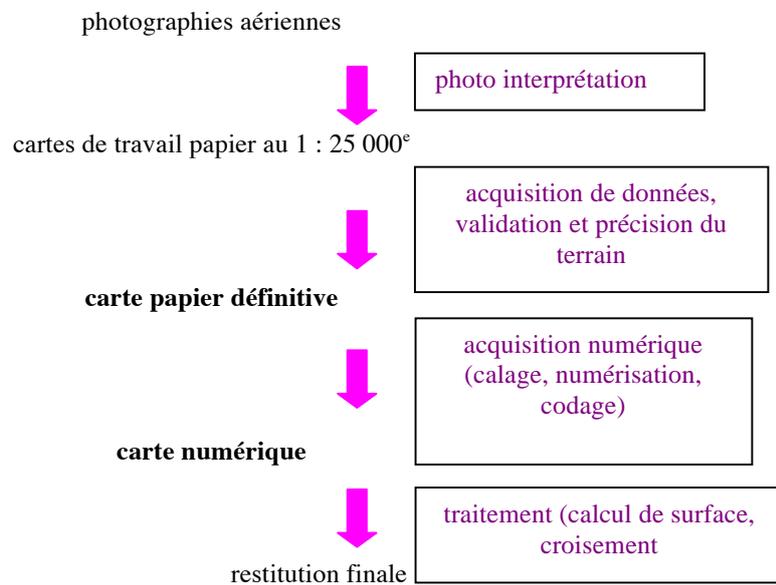


Figure 2 : démarche méthodologique générale adoptée pour établir la répartition et l'impact des Spartines

Exploitation des photographies aériennes

L'exploitation des photographies aériennes s'effectue en trois phases :

- déterminer des critères dominants qui permettent l'identification des Spartines (morphologie, positionnement, texture, structure, taux de recouvrement),

- définir les clés de l'interprétation et choisir les zones de tests pour la réalisation des modèles numériques de terrains (MNT),
- vérifier les clés d'interprétation qui permettent de repérer les Spartines. La forme spatiale en îlot est une aide pour le repérage surtout lorsque les Spartines sont situées sur le sable nu. L'immersion des Spartines leur procure une teinte plus sombre que celle de la végétation exhauscée du schorre.

La réalisation d'une carte sur la répartition des Spartines est aussi possible à partir de la photo-interprétation.

La réalisation du géoréférencement des photographies aériennes s'opère à partir d'une carte IGN au 1 : 25 000^e. La carte utilisée est un fond non-plié, pour limiter les erreurs de calage.

Présentation méthodologique du système d'information géographique (SIG) pour l'acquisition numérique des données de terrain

Un système d'information géographique (SIG), a pour principales fonctions : l'acquisition, la gestion, le traitement et la restitution de données spatialisées numériques.

Afin de bénéficier des capacités de traitement du SIG, et de conserver les informations produites sous forme numérique en vue de la réalisation ou d'une mise à jour ultérieure, les cartes produites sont numérisées.

Les photographies aériennes présentent l'avantage d'avoir des échelles adaptées pour différents types d'études, malgré les déformations, pouvant, par exemple, être dues aux des variations de l'inclinaison de l'axe optique. Afin de réduire ces déformations et de s'adapter aux échelles des photographies aériennes, le logiciel de traitement d'image Er-Mapper 6.2 s'avère être l'outil adéquat et performant.

Les limites de la méthode

Différents problèmes apparaissent lors de l'utilisation.

La numérisation

Le premier problème rencontré concerne la numérisation des photographies aériennes. Au cours de cette étape, certaines déformations présentes sur la photographie peuvent être accentuées lors du passage de la photo au format « .tiff ». Un second problème est lié au stockage des données. Un cliché enregistré au format « .tiff » génère à lui seul un fichier

de plusieurs méga octets. Ainsi, il faut disposer d'un ordinateur très puissant pour pallier ces inconvénients.

Les points de calage

La construction d'une photographie aérienne calée se heurte à des difficultés propres aux estrans notamment pour générer des points d'appui et de liaisons homologues entre les images. Les points de calage doivent être positionnés sur l'espace continental. Ceux-ci permettent de connaître la position exacte des amers au sol en X, Y et Z. La répartition de ces amers doit être homogène sur l'ensemble des clichés à traiter.

La rectification

Lorsque quatre points de calage sont implantés sur la grille de rectification, un coefficient de déformation apparaît : Root Mean Square (RMS). Ce RMS doit être inférieur à 1 pour obtenir une rectification de moins d'un mètre. Cependant, le manque d'homogénéité de la répartition ou l'insuffisance des points de calage permettent d'obtenir des RMS supérieurs à 1.

L'une des causes d'un $RMS > 1$ est la difficulté de pointer sur la carte et de retrouver le point sur la photographie.

Définition de la clef d'interprétation de la répartition in situ des Spartines

Différentes distributions spatiales sont analysées en fonction :

- des degrés de couverture des Spartines,
- du taux de recouvrement de la végétation halophile (surface occupée par la végétation halophile sur la superficie totale de la zone délimitée lors du travail de photo interprétation) (Letort, 1999) (*figure 3*).

Établissement de la cartographie papier définitive

Une légende graphique met en évidence les différents éléments typologiques. Lors de l'élaboration de cette charte graphique, il est choisi de prendre une couleur différente pour chaque espèce halophile. Le type de distribution des Spartines est défini par un dégradé de teinte en vert. Pour faciliter le repérage des zones de Spartines, celles-ci sont superposées au référentiel cartographique « trait de côte » réalisé sur SIG.

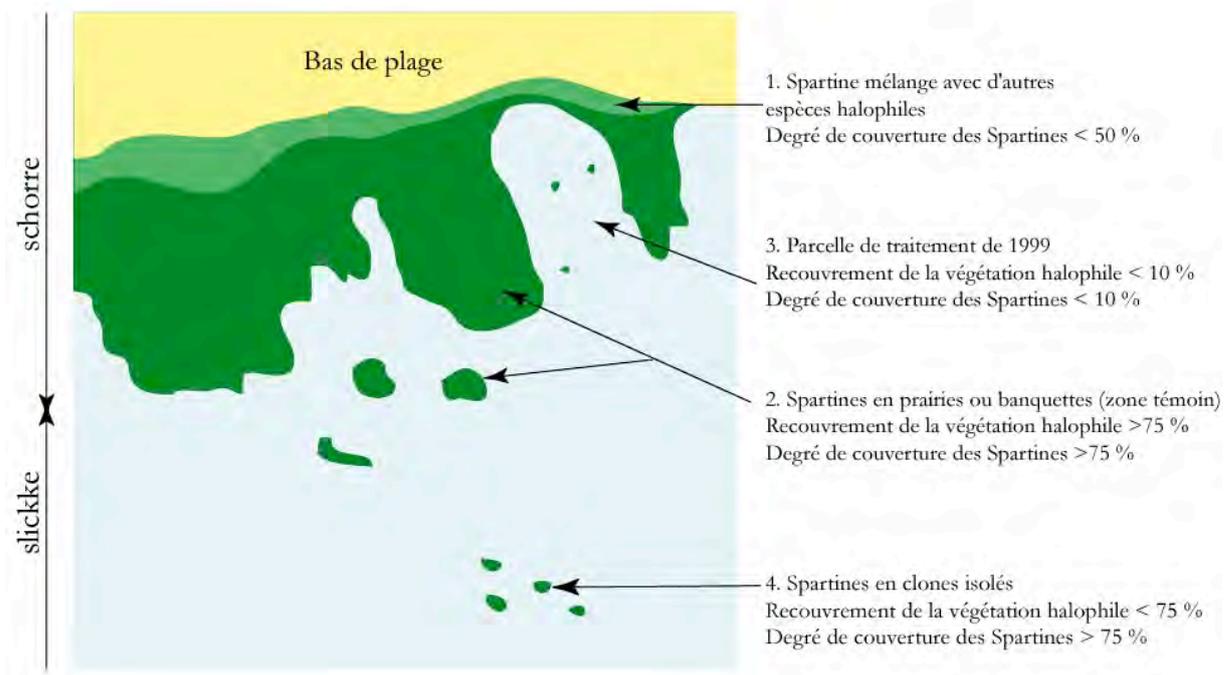


Figure 3 : schéma du principe de délimitation des zones de Spartines en fonction de leur type de distribution spatiale (exemple de la baie de Somme [Bastide, 2002])

Légende :

1. Spartines en mélange avec d'autres espèces halophiles (Obione, Puccinella, Plantain maritime). Le degré de couverture des Spartines est inférieur à 50 % de la zone de végétation halophile.
2. Spartines en prairies ou banquettes. Le recouvrement de la superficie occupée par la végétation halophile (y compris la Spartine) est supérieur à 75 % de la superficie totale de la zone. Le degré de couverture des Spartines est supérieur à 75 %.
3. Le recouvrement de la végétation halophile est inférieur à 10 %. Le degré de couverture des Spartines est inférieur à 10 %.
4. Spartines en clones isolés. Le recouvrement de la végétation halophile incluant la Spartine est inférieur à 75 % de la superficie totale de la zone. La végétation est clairsemée et/ou la surface en vase nue est la plus importante. Le degré de couverture par la Spartine est supérieur à 75 %.

Traitement et analyse des données

La numérisation des données offre pour les phases d'analyses, de traitement, d'exploitation et de restitution de nombreuses possibilités :

- la production de cartes à différentes échelles, permettant de tester facilement différentes modalités de légende graphique,

- la mise en œuvre rapide des requêtes pour connaître, par exemple, la superficie d'un ensemble. Les résultats peuvent être présentés à l'aide de graphiques et tableaux,
- le croisement d'informations acquises avec d'autres données numériques disponibles au laboratoire. Ce type d'analyse spatiale sera utilisé pour appréhender d'éventuelles relations entre la répartition des Spartines et des facteurs environnementaux (sédimentologie, courantologie et salinité). Les résultats peuvent se présenter sous forme de cartes, tableaux ou graphiques.

Le suivi topographique

La phase de terrain permet les levés topographiques, les MNT (modèle numérique de terrain), ainsi que la prise d'échantillons bio-sédimentaires. Des levés topographiques de haute précision peuvent être effectués sur l'ensemble du linéaire de l'étude, à l'aide de deux stations électroniques Leica TC 600 dont les marges d'erreur sont de l'ordre de plus ou moins 0,2 millimètres et à 0,2 degrés.

Pour chaque profil, une tête de station est implantée en haut d'estran tandis qu'une direction d'orientation est déterminée de telle sorte que le profil soit perpendiculaire à la plage. L'implantation des têtes de station est réalisée à partir d'un GPS. Les différents paramètres sont soigneusement référencés, permettant de revenir sur les mêmes points en gardant les mêmes références. Pour harmoniser les mesures et être le plus précis possible, un point est mesuré tous les 15 à 20 pas. Chaque rupture de pente, chaque changement micromorphologique (passage, par exemple, d'une zone en sable à une zone coquillier, d'une zone de Spartines à une zone de vase nue) est enregistré.

Les levés de profils sont complétés par deux levés en semis pour générer des modèles numériques de terrain. Les levés en semis de points sont effectués suivant le même principe. Après avoir défini une station et une aire d'étude, on procède au levé. Il s'agit d'effectuer un levé très précis afin exploiter le document comme outil d'aide à la réflexion. L'objectif des MNT est de définir si les Spartines contribuent à la fixation des sédiments, et si elles peuvent localement accentuer l'exhaussement des fonds. Il est important de bien quadriller le terrain afin de ne pas avoir de zone d'ombre où le manque de mesures pourrait créer des erreurs de calculs ou d'interpolations par les logiciels de traitement des données. Ce système permet de lever avec précision la morphologie de la zone du schorre et de la dune afin de noter les différentes variations entre les deux systèmes morphodynamiques.

Le travail post-terrain (Sipka, 1998) commence par le transfert des données vers le PC sur lequel les profils sont traités sous le logiciel Profiler 2.1 qui permet de réaliser des représentations en deux dimensions, des comparaisons spatiales et temporelles, et des comparaisons volumétriques entre les différents profils. Ces calculs de volumes sont réalisés à partir des profils. Il s'agit d'une estimation effectuée à partir du calcul de surface compris entre le profil et une base horizontale (Sipka, 1998).

La lecture des semis de points est réalisée sur un module de traitement topographique : Surfer. Ce logiciel permet de générer des cartes topographiques et des modèles numériques de terrain par la méthode d'interpolation triangulaire et polynomiale.

Analyses granulométriques

Pour caractériser la granulométrie de l'estran, des prélèvements de sédiments sont effectués dans le MNT sur le schorre. La fraction sableuse est analysée par passage dans un granulomètre laser. Le but est de caractériser la texture globale de ce site sous l'influence de la végétation.

La caractérisation des échantillons est réalisée en utilisant les paramètres de Folk et Ward (1957).

Qualité de l'information

L'intégration des données constitue une étape essentielle à la constitution d'un SIG. Elle suppose une compatibilité parfaite entre ses différentes couches. Selon l'échelle choisie, la représentation du territoire implique un niveau plus ou moins élevé de simplification. La différence existant entre le terrain et sa représentation peut être assimilée à une erreur. Élément incontournable de l'information géographique, l'erreur doit être reconnue comme une dimension fondamentale de la donnée.

Il est nécessaire de fournir les paramètres de qualité à chacune des couches d'informations intégrées au SIG, en vue d'indiquer les limites de traitements à envisager, et de définir un niveau de confiance à accorder aux résultats.

Apport des modèles numériques de terrain pour la compréhension de la morphologie de l'estran

La prise de vue de l'estran permet de montrer, pour les niveaux les plus élevés, la progression de la terre sur la mer, l'existence de zones hautes et de zones basses. L'étalonnage sur le terrain permet de restituer une microtopographie (figure 4).

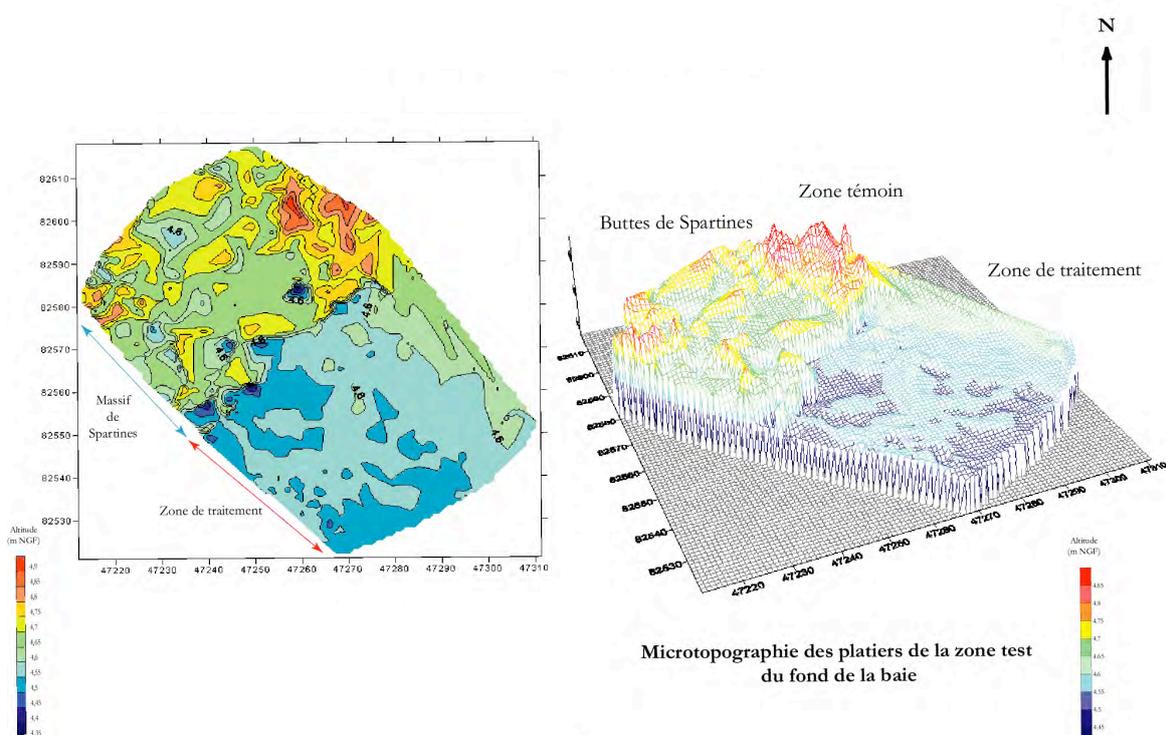


Figure 4 : microtopographie représentative de la parcelle témoin en baie de Somme 2002 ; Zone de traitement mécanique et zone témoin (Bastide, 2002)

Ce modèle numérique de terrain permet également de connaître l'altitude de croissance des buttes des Spartines et de les comparer aux durées d'immersion observées. Les études menées sur ce site confirment que la méthode mécanique peut être utilisée efficacement pour aider à la gestion des plantules de Spartines. Gestion et éradication, sont deux questions différentes.

À ce stade, les principaux éléments de contrôle de la Spartine mettent en avant la variabilité de l'efficacité. Après plusieurs années de recherche et de gestion adaptative, ces facteurs sont de moins en moins importants pour la lutte chimique et favoriseraient un traitement mécanique qui permet une remise en suspension des matériaux vers le haut de plage.

Le contrôle mécanique peut être un outil utile dans la gestion et le contrôle de la Spartine, toutefois des travaux supplémentaires doivent aborder les questions de variabilité – quelle méthode fonctionne le mieux sur quels types de sédiments pendant un temps de l'année.

Les différentes méthodes de contrôle

Contexte général

L'hypothèse « pas d'action » a été envisagée à Willapa Bay (USA). Elle permet de conclure que, si cette option est retenue, toutes les vasières seront colonisées en l'espace de dix ans (Department of Interior, U.S. Fish and Wildlife Service, Willapa National Wildlife Refuge, 1997) avec également pour conséquence une élévation quasi irréversible des niveaux du substrat. Dans une plaquette intitulée *Silent invasion*, les autorités du Parc national et de la Réserve de nature de Willapa Bay indiquent que leur motivation repose sur le fait que plus on attend et plus le problème s'aggrave « *Waiting makes the problem worse* ». Dans l'Oregon, un plan d'action est en place afin de contrôler les rares infestations existantes et d'être prêts en cas d'invasion (Pfauth *et al.*, 2003).

En Tasmanie (Australie) où les Spartines sont fortement implantées, la stratégie vise à contenir l'existant, suivre l'évolution et engager progressivement une reconquête (Parkinson, 2002).

Un contrôle efficace est possible. Ainsi, en Australie, 99 % de la surface de zones colonisées ont été reconquises en trois ans au moyen d'un herbicide sélectif (Parkinson, 2002). Les actions chimiques, bien que discutables, sont assez largement validées. Par exemple, en Irlande, sur la réserve de North Bull (1 436 hectares) qui est un site Ramsar et une zone de protection spéciale (ZPS), le développement de la Spartine est contrôlé par des épandages d'herbicides (fiche technique Ramsar, disponible sur Internet).

Sur le site de Puget Sound (État de Washington), les zones où des interventions sont régulièrement menées montrent un déclin des Spartines de

l'ordre de 88 % contre 49 % là où les interventions sont irrégulières. Le contrôle régulier s'avère deux fois moins onéreux que les interventions irrégulières (Hacker *et al*, 2003 ; Reeder & Hacker, 2004). Ces auteurs estiment que l'arrêt des interventions durant une année entraîne une reprise de la végétation de 100 à 500 % avec un développement important de la biomasse aérienne et souterraine.

Enfin, ces auteurs estiment qu'il faut cinq années consécutives de traitement pour obtenir des résultats (destruction par fauche et traitement herbicide).

La meilleure façon de lutter est de gérer le problème le plus tôt possible après le début de développement de l'espèce sur un site. Comme l'indiquent Spicher & Josselin (1985), le seul moyen de connaître tous les impacts de la Spartine sur l'environnement est d'attendre que l'espèce occupe la totalité d'un site, jusqu'à ce qu'il ne soit plus possible de la contrôler. L'État de Washington (USA) considère que cela constitue un risque beaucoup trop grand et donc inacceptable et met en œuvre les moyens d'éviter la propagation de l'espèce.

Le volontariat est un des moyens de lutte utilisé à Vancouver (Canada) (Port Vancouver Robert Bank Container Expansion Project, *Bulletin d'information*, novembre 2003 ; North Soundings March 2004 ; Gordon, 2004), en Nouvelle-Zélande (*Pest plants, a guide to pest plant management in the Southland Region*), en Australie (brochure *Introduced plants* ; brochure *Plant Pests, everyone's responsibility*), dans la baie de San Francisco (brochure *Invasive Spartina project*), dans l'État de Washington (*The Corporation of Delta*, page internet ; Swinomish Indian Tribal Community, site internet).

Une synthèse des méthodes de lutte employées est présentée dans le *tableau III*.

Tableau III : méthodes de contrôle de la Spartine anglaise utilisées dans le Monde

technique	remarques	références
introduction de nématodes et d'insectes, tel que <i>Prokelisia marginata</i>	Les plantes sont attaquées mais pas de manière spécifique par les nématodes. <i>Prokelisia marginata</i> fournit des résultats très prometteurs, bien qu'il y ait un risque de résistance de la part des Spartines.	Daehler & Strong, 1994, 1995, 1996, 1997 ; Hedge <i>et al.</i> , 2003
arrachage manuel des petites touffes	Facile uniquement sur des zones colonisées récemment (1 à 3 ans), car le réseau racinaire est encore faible. L'efficacité est de 97 à 100 % avec une perturbation minimale du milieu, mais ne permet pas de traiter de grandes surfaces. Ce travail demande du temps et doit faire appel au volontariat.	Norman & Patten 1997 Bishop 2000 Hedge <i>et al.</i> , 2003.
bêchage	Uniquement sur des zones colonisées récemment (1 à 3 ans). L'efficacité est de 100 % avec une perturbation minimale du milieu, mais ne permet pas de traiter de grandes surfaces. Cette méthode perd de son efficacité quand les taches de Spartines font plus de 15 cm de diamètre.	Bishop 2000 Dethier & Hacker, 2004
couverture	La mise en place d'un matériau ne laissant pas passer la lumière, tel que du géotextile ou du plastique, permet d'éliminer la Spartine. Il est préférable de brûler la Spartine au préalable ou de la faucher et de répéter l'opération deux années de suite. La mise en œuvre n'est pas toujours possible et n'est pas esthétique. Même associée à des épandages de glyphosate, ces méthodes ne donnent que des résultats partiels. Les bâches doivent par ailleurs rester jusqu'à six mois en place.	EIS, 1993 Moore, 1997 Bishop, 2000 Tamar Valley Weed Strategy ; Rice Grass control by Rubicon and Landcare Inc.htm
retournement des plantules	À un stade précoce de développement, le fait de retourner les plantules peut suffire à les éradiquer. La méthode est efficace pour les petites infestations.	Bishop, 2000 Spartina Task Force, 1994
fauche des touffes	La fauche peut contenir l'infestation et limiter la production de graines et éventuellement tuer les plantes mais ne conduit jamais à la disparition totale de l'invasion. Cette opération doit être réalisée régulièrement, en commençant dès le printemps. Les zones fortement couvertes peuvent demander jusqu'à 9 à 10 interventions sur deux années, parfois jusqu'à quatre ans. Lorsqu'une seule fauche peut être faite, il est préférable de la conduire tôt dans la saison de maturation (août-septembre) plutôt qu'ensuite. Elle est utilisée dans les premiers stades d'infestation sur les vasières de Roberts Banks en Colombie britannique. Kim	Daehler 1996 Le Goff, 1999 Gray, 1992 Patten, 2002 Hedge <i>et al.</i> , 2003 Reeder et Hacker, 2004 Spartina Task Force, 1994 Department of Interior, U.S. Fish and Wildlife Service, Willapa National Wildlife Refuge, 1997 Williams, 2004 Patten, 2002 (David H. Milne, Evergreen Involvement

technique	remarques	références
	Patten (2002) considère cependant les fauches multiples comme peu efficaces avec des taux de succès compris entre 61 et 93 % (Hedge <i>et al.</i> , 2003). La fauche hivernale fait l'objet de tests car elle permettrait de fragiliser les pousses en dormance. La fauche permet de développer la Puccinellie au détriment de la Spartine.	with Spartina, February 1997, site internet).
écrasement	Le succès de l'écrasement dépend du sédiment. Les sédiments très fins et vaseux permettent l'élimination de 90 % des Spartines, tandis que sur un terrain sableux, elle est comprise entre 54 et 74 %. Les opérations répétées année après année ne permettent pas une destruction totale, tandis que leur arrêt autorise les Spartines à augmenter leur densité.	Patten (2004)
utilisation du rotalabour et du rotavator	Des résultats satisfaisants ont été obtenus en baie de Somme. Plusieurs passages sont nécessaires et l'opération doit être renouvelée. Dans le sol sableux de Lindisfarne, 95 % des Spartines sont détruites après intervention mécanique (Davey <i>et al.</i> , 1996). Le labour hivernal permet de détruire 67 à 77 % des Spartines, pour seulement 22 à 37 % en février. Aux États-Unis, cette méthode fournit 90 % d'efficacité en hiver et moins de 70 % au printemps. Il faut deux ans de labour hivernal pour atteindre 99 % et entre 2,5 et 6 ans pour les autres méthodes mécaniques.	Davey, 1993 Davey <i>et al.</i> 1996 Moore, 1997 Fagot <i>et al.</i> , 1999 Le Goff, 1999 Parkinson, 2002 Patten, 2002 Hedge <i>et al.</i> 2003
noyade	Dans les bassins du marais de Séné, la mise en eau prolongée des zones de Spartines, combinées à une fauche régulière des parties émergentes a permis une forte diminution de cette plante.	Gélinaud, 2000
privation d'eau	Cette méthode entraîne la destruction des autres espèces végétales et n'est applicable que sur de petites surfaces.	Aberle, 1990
lance-flamme	Cette méthode agit par déshydratation de la plante. Son efficacité est réduite, en dehors de la limitation de la production de graines.	Bishop, 2000
glyphosate (Round up, Accord, Rodeo)	Il nécessite une fauche préalable et une application sur les pousses en croissance. Il faut que les feuilles soient propres afin que les particules chimiques y pénètrent facilement. Il est nécessaire qu'il n'y ait pas d'inondation de la zone dans les six heures suivant la pulvérisation. Toutes les conséquences sur le reste de la flore et des habitats, voire de la faune, ne sont pas encore connues. Le traitement peut s'avérer long et relativement coûteux. Cet herbicide n'est pas considéré comme toxique pour les invertébrés. Après deux à trois ans de traitement,	Partridge, 1987 Davey, 1993 Hedge & Kriwoken, 1997 Crockett, 1997 Perkins, 1997 Shaw & Gosling, 1997 Hedge <i>et al.</i> , 2003 Tide.Pool, page internet du 8/07/02 Department of Interior, U.S. Fish and Wildlife Service, Willapa National Wildlife Refuge (1997)

technique	remarques	références
	le pourcentage de recouvrement est diminué de 20 à 40 %. Après cinq ans, le recouvrement n'est plus que de 1 % (Reeder <i>et al.</i> , 2001). Les traitements multiples semblent empêcher le stockage de carbone dans le rhizome et donc le développement des plants l'année suivante, ce qui se traduit par moins de tiges, des tiges moins hautes et une diminution de la production de fleurs. Au total, sur l'ensemble du Puget Sound, couvert par 3 000 hectares de Spartines, 20 % ont été supprimés en six ans. Le nombre d'années de traitement et l'intensité des actions sont déterminants (Hacker <i>et al.</i> , 2003). Les zones de faible salinité ont un déclin plus faible que les vasières. Les invasions les plus importantes ont un pourcentage de déclin plus faible que les plus petites invasions. Les avis sur l'efficacité de cet herbicide sont également partagés en raison du coût d'intervention et de l'absence de modification du substrat (durci par la Spartine), ce qui ne permet pas l'utilisation des zones traitées par les limicoles.	
Gallant	Plusieurs essais concluants ont été menés mais il s'accumule dans les coquillages sur du court terme.	Shaw & Gosling, 1997 Swales <i>et al.</i> , 2003
Dalapon et Weedazol	L'utilisation de ces deux herbicides chaque année a permis l'éradication de la Spartine dans le Canterbury.	Shaw et Gosling, 1997
Fluazifop-P (Fusilade, FPB) et Clethodim	Un épandage de 1000 L/ha entre février et mai conduit à une éradication de 96 à 100 % de la Spartine. Le FPB est sélectif et a une demi-vie de moins d'une semaine, avec un impact très faible sur les communautés animales	Pritchard, 1996 Parkinson, 2002
Arsenal (Imazapyr)	Utilisé avec succès sur <i>Spartina alterniflora</i> en comparaison du glyphosate. Avec 1,68 kg/ha, Imazapyr permet d'obtenir de meilleurs résultats que le glyphosate à 8,4 kg/ha. À 0,84 kg/ha le premier fournit la même efficacité que le second. Le temps séparant l'application du recouvrement par la marée a moins d'importance avec Imazapyr qu'avec le glyphosate. Il s'agit manifestement de l'herbicide qui sera le plus utilisé à l'avenir aux États-Unis.	Patten, 2002 Hedge <i>et al.</i> , 2003
épandage de chaux avec enfouissement mécanique	L'épandage de 10 tonnes/hectare permet une éradication à plus de 98 %. Cette efficacité est liée à l'augmentation du pH qui atteint 10 et permet d'éliminer également la totalité des racines.	Fagot <i>et al.</i> , 1999

Conclusion

La Spartine anglaise *Spartina anglica* est une graminée robuste, issue d'un hybride fertile entre *S. alterniflora* et *S. maritima*. Depuis son introduction accidentelle en Europe, à Southampton (Royaume-Uni) en 1870 (Stapf, 1913 dans Doody, 1984), sa vigueur lui a permis d'éliminer peu à peu la Spartine maritime *Spartina maritima* des estuaires du nord-ouest européen (Des Abbayes *et al.*, 1971 ; Gray *et al.*, 1991 ; Guenegou & Levasseur, 1992 ; Géhu, 1991 ; Bioret, 1994 ; Dajoz, 1996).

Elle affecte les organismes vivant dans les estuaires et atténue l'érosion du trait de côte en diminuant l'énergie de la houle et en stabilisant les sédiments. Cette capacité de fixation lui a valu d'être considérée tantôt comme un allié de l'aménageur littoral, tantôt comme un envahisseur à éradiquer, ou tout du moins à contrôler. Les répercussions de son installation sont multiples et concernent en premier chef la géomorphologie littorale par création d'un microrelief et chenalisation rapide de la haute slikke.

À côté de ces transformations physiques des estuaires, la Spartine anglaise modifie la dynamique de la matière organique et agit sur le fonctionnement des milieux qu'elle conquiert. La faible capacité de la matière végétale issue de la Spartine à se dégrader en tripton ralentit les transferts d'énergie le long des chaînes alimentaires (Adam, 1990).

Si pour Rogers (2002), *Spartina anglica* ne représente pas une menace sérieuse pour les herbiers en bonne santé, elle peut entrer en compétition avec la flore déjà établie de la slikke et du schorre. Elle contribue ainsi à la disparition des herbiers de Zostères en supplantant, par exemple, *Zostera noltii* (Ranwell, 1964) ou *Z. marina* et *Z. japonica* (WSDA, 2000). Une telle perte d'habitat s'avère néfaste à la qualité écologique des milieux affectés.

Un impact négatif du développement des Spartines sur les invertébrés a également été noté (Jackson, 1985 ; Evans, 1986 ; Zipperer, 1996 ; Triplet *et al.*, 2002).

L'ichtyofaune en subit les conséquences à cause de la régression de l'aire d'alimentation des poissons (Minello *et al.*, 1983 ; Dye, 2001 ; Sullivan, 2001).

Le processus de perte de surface est sensiblement le même pour ce qui concerne les oiseaux dont les ressources alimentaires et le champ de vision sont affectés. Un taux de recouvrement de 30 % suffit pour conduire à l'évitement des zones colonisées par les limicoles (Triplet *et al.*, 2002).

La comparaison des différentes méthodes de contrôle des Spartines montre que le retournement du sol permet un retour à son utilisation par les limicoles en raison de la disparition de l'écran végétal mais également de l'ameublissement du substrat qui est rapidement re-colonisé par des invertébrés.

Du point de vue socio-économique, la perception négative de plages vertes est l'élément prépondérant. Dans ce contexte, seul un changement dans l'appréciation des paysages par le public pourrait permettre l'acceptation de la végétation sur les plages. La plante étant installée dans un estuaire, son exploitation pour l'agriculture ou la pharmacie peut trouver une justification. Cependant, là encore, cela conduit à accepter une situation de fait.

Ainsi, comme pour d'autres espèces invasives, un débat existe entre les tenants d'une intervention visant à limiter voire à éradiquer l'espèce du milieu dans lequel elle est apparue et ceux qui considèrent que l'apparition est peut-être liée à un déséquilibre du système ou est une source de diversification. Dans tous les cas, des arguments pertinents sont développés et reposent sur des éléments probants ne permettant pas de généraliser la réponse à apporter à l'apparition de l'espèce. Toutefois, en cas d'intervention précoce après une apparition, le système n'est pas très modifié. Par contre, plus l'intervention est lente et plus les impacts sont importants. En cas d'intervention, l'éradication étant exclue, il convient de conserver en tête la réversibilité des actions de contrôle dont aucune n'est apparue comme catastrophique sur les milieux.

Apporter des solutions au développement du Chiendent maritime

Vincent SCHRICKE & Loïc VALÉRY

La progression rapide du Chiendent maritime *Elymus athericus* Link constitue, sans doute, le changement le plus important du couvert végétal des marais salés et prés-salés européens depuis deux décennies (Bockelmann, 2002). Cette invasion concerne aujourd'hui un grand nombre de sites depuis la France (*e.g.*, baie de Somme, baie du Mont-Saint-Michel, baie de Saint-Brieuc, baie de l'Aiguillon) jusqu'au Danemark en passant par l'Allemagne et les Pays-Bas (Valéry, 2006).

Constat, cause et impacts du développement d'une espèce végétale autochtone devenue envahissante : l'exemple des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel

L'invasion par le Chiendent maritime des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel (localement, appelés « herbus ») a commencé au début des années 1990. Depuis lors, cette graminée n'a cessé d'augmenter son emprise, notamment sur les secteurs à l'ouest et à l'est du Mont-Saint-Michel (*figure 5*). En formant des groupements monospécifiques denses (Van Wijnen *et al.*, 1997 ; Bockelmann & Neuhaus, 1999 ; Bockelmann, 2002), cette espèce supprime aujourd'hui la zonation caractéristique de ces milieux, autrefois déterminée par le taux d'inondation-exondation et la salinité. De la terre vers la mer, on distinguait, en effet, en situation normale :

- un haut marais à Chiendent maritime et Fétuque rouge *Festuca rubra* (Meyer),
- un marais intermédiaire à Obione *Atriplex portulacoides* L.,
- un bas marais à Puccinellie *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl.,
- des formations pionnières à salicornes *Salicornia* spp. au contact des vasières.

Cette transformation radicale de la physionomie des marais salés au profit de prairies hautes à Chiendent qui s'étendent à perte de vue (*figure 5*) est particulièrement rapide sur certains secteurs de la baie. Ainsi, dans la réserve de chasse et de faune sauvage (ex-réserve de chasse maritime), le

Chiendent s'est-il propagé à la vitesse moyenne de 4 hectares par an entre 1991 et 2001, soit une augmentation du taux d'occupation de la zone d'étude considérée de 37 à 73 % (figure 7) (Valéry *et al.*, 2004).

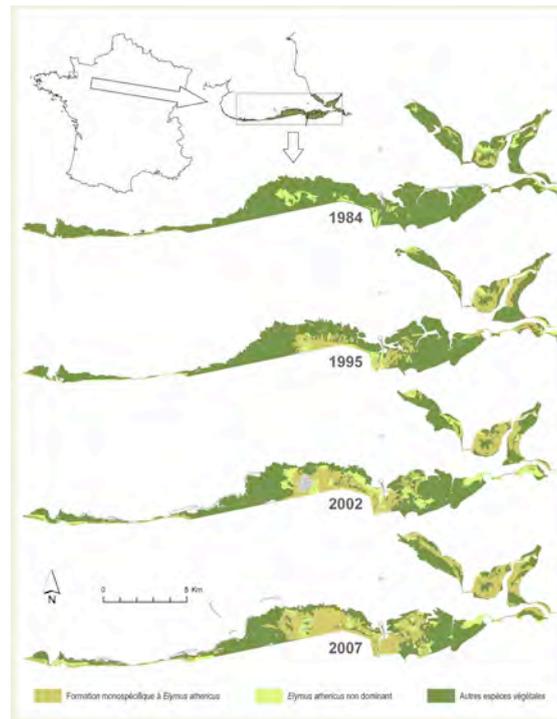


Figure 5 : progression du Chiendent maritime *Elymus athericus* sur les marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel entre 1984 et 2007 (Valéry & Radureau, 2009)



Figure 6 : prairie haute et monospécifique à Chiendent maritime (cl. A. Mauxion)

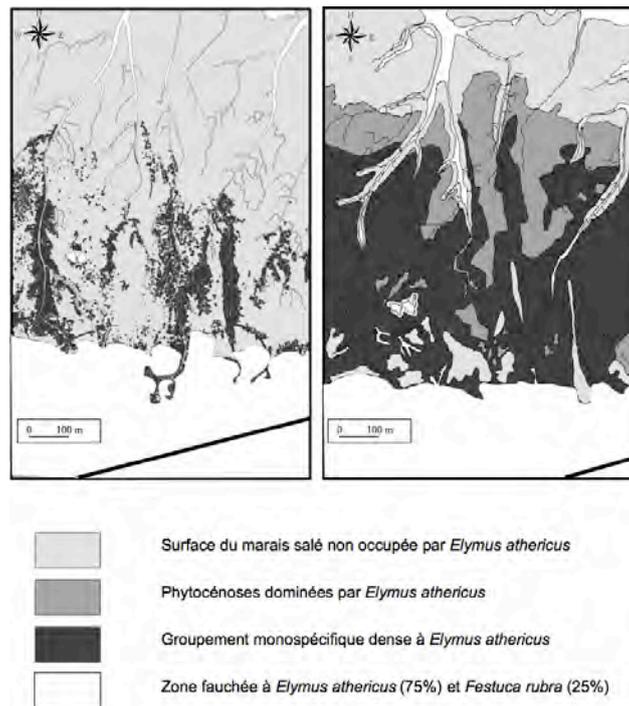


Figure 7 : progression du Chiendent maritime *Elymus athericus* sur un secteur de la réserve de chasse et de faune sauvage en 1991 (à gauche) et 2001 (à droite) (Valéry, 2001)

L'hypothèse actuellement la plus probable pour expliquer ce phénomène est l'eutrophisation côtière en azote (Lefevre, 2008). En effet, d'une part, l'intensification de l'agriculture depuis le début des années 1970 (en particulier, le remplacement des pâturages par des cultures fourragères) sur l'ensemble des bassins versants des fleuves côtiers se jetant en baie du Mont-Saint-Michel est, sans nul doute, à l'origine d'un enrichissement des eaux côtières en nutriments azotés, comme peut en témoigner l'évolution de la teneur en nitrate de ces fleuves qui est passée d'environ 5 mg.L⁻¹ à 50 mg.L⁻¹ entre les années 1970 et 2000 (Ampen, 2002). D'autre part, une étude d'écophysiologie a mis en évidence l'incapacité du Chiendent à accumuler la proline dans ses organes et à synthétiser la glycine-bétaïne dans des conditions appauvries en azote. En revanche, en présence de cet élément *Elymus athericus* peut produire et stocker ces osmoprotecteurs afin de résister au stress salin (Leport *et al.*, 2006). L'augmentation des apports en composés azotés dans les eaux de la baie permettrait ainsi au Chiendent maritime, espèce originellement caractéristique du haut marais (*cf.* ci-dessus), d'envahir le moyen et même le bas marais (Lefevre *et al.*, 2010).

L'invasion du Chiendent maritime a, par ailleurs, des conséquences multiples sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Elle conduit, en particulier, à une forte réduction de fonctions écologiques essentielles jouées par les marais salés (Lefevre, 2010) :

- diminution globale des échanges terre-mer du fait d'une accélération du processus de continentalisation à la suite de l'augmentation du bilan sédimentaire des marais salés qui voient leur niveau s'élever plus rapidement (Valéry, 2006),
- modification qualitative et quantitative de la fonction d'*outwelling* des marais salés (*i.e.*, fonction correspondant à l'exportation de la majeure partie de la production primaire des marais salés vers les eaux marines côtières sous forme de matière organique dissoute et particulaire) (Valéry *et al.*, 2004 ; Valéry, 2006),
- diminution des densités de certaines espèces d'invertébrés inféodées aux marais salés (notamment, araignées et carabes) (Pétillon *et al.*, 2005, 2008),
- diminution du rôle de nourricerie pour les poissons, notamment le Bar *Dicentrarchus labrax* L.) et le Gobie des sables *Pomatoschistus minutus* Pallas, du fait de la réduction de la densité de leur espèce proie préférentielle, le crustacé amphipode *Orchestia gammarella* Pallas (Laffaille *et al.*, 1999, 2005).

- diminution de la capacité d'accueil pour la Bernache cravant à ventre sombre *Branta b. bernicla* L. (Valéry, 2006 ; Valéry *et al.*, 2008) ainsi que pour le Canard siffleur *Anas penelope* L. et la Sarcelle d'hiver *Anas crecca* L. qui ne consomment pas le Chiendent, sauf à l'état de jeunes pousses (Schricke, 2010). Sur certains secteurs très envahis, la fermeture du milieu est telle que, d'une manière générale, les oiseaux n'y ont plus accès, limitant ainsi très fortement l'intérêt de l'habitat « marais salé » pour l'avifaune migratrice.

D'un point de vue agronomique et socio-économique, la progression de cette espèce, très peu consommée par les ovins (à la différence des bovins et des chevaux), conduit également à une diminution des surfaces pâturables et constitue une menace pour l'activité pastorale ovine récemment labellisé par une AOC pour la production d'agneaux (décret n° 2009-1245 du 15 octobre 2009 relatif à l'appellation d'origine contrôlée « Prés salés du Mont-Saint-Michel).

Le changement profond du fonctionnement de l'écosystème et l'altération corrélative de certains services rendus à la suite de l'invasion des marais salés par le Chiendent maritime ont ainsi conduit à rechercher des solutions pour tenter de remédier à cette évolution.

Quelles solutions pour limiter la progression du Chiendent maritime sur les marais salés ?

Le maintien d'une diversité de pratiques sur les marais salés semble être la meilleure solution pour limiter la progression du Chiendent maritime, voire réduire son emprise. Il a été démontré que le pâturage permet de contenir l'invasion du Chiendent (*e.g.*, Bos *et al.*, 2002 ; Bakker *et al.*, 2003), sous réserve, bien entendu, d'adapter l'intensité de ce pâturage au degré d'envahissement de la zone concernée de manière à éviter le sous ou le sur-pâturage. Le choix du bétail (*i.e.*, ovins, bovins et/ou équins) est à définir en fonction des objectifs recherchés ainsi que des contraintes environnementales et économiques. Par exemple, pour l'accueil des Bernaches cravants, le pâturage bovin est un outil de gestion plus adapté et plus efficace que le pâturage ovin (*i.e.*, impact sur le Chiendent plus élevé, meilleure cohabitation entre Bernaches et bovins) (Valéry, 2006). La fauche de fin de printemps et le broyage en fin d'été sont également considérés comme des techniques efficaces mais la localisation des interventions est à examiner avec les autres usagers de ce milieu (éleveurs ovins, agriculteurs). Enfin, l'association pâturage et broyage constitue une solution concrète qui semble

efficace au vu des résultats obtenus en baie du Mont-Saint-Michel dans la réserve de chasse et de faune sauvage (*cf.* ci-dessous) (Schricke, 2004).

En complément à ces éléments de gestion curative, il importe de recommander à une échelle spatiale plus vaste de limiter les apports en nutriments azotés en provenance des bassins versants.

Les aménagements de la réserve de chasse et de faune sauvage pour l'avifaune migratrice en baie du Mont-Saint-Michel : une expérience réussie à petite échelle pour limiter la progression du Chiendent et favoriser l'accueil des anatidés phytophages

Malgré le statut de protection réglementaire dont il bénéficie, l'herbu de la réserve de chasse et de faune sauvage (750 hectares) présente une capacité d'accueil limitée pour les oiseaux d'eau. Cela est particulièrement vrai pour les anatidés phytophages car les surfaces occupées par la Puccinellie maritime, graminée halophile qui constitue la base du régime alimentaire de ces oiseaux, sont assez réduites (< 50 hectares) et tendent à disparaître depuis plusieurs années en raison d'une modification de la végétation consécutive à une diminution du pâturage ovin et à une tendance à l'exhaussement. Cette faible pression de pâturage a conduit, en particulier, à une extension de l'Obione remplacée en majeure partie aujourd'hui par le Chiendent maritime (Bouchard *et al.*, 2003 ; Valéry *et al.*, 2004).

Face à ce constat, des travaux d'aménagements ont été réalisés sur un secteur expérimental de 50 hectares en 1996 et en 2001 (coût global : 190 000 €) afin d'accroître la capacité d'accueil pour l'avifaune migratrice (Schricke & Desmidt, 1994 ; Schricke *et al.*, 1999). Ces travaux ont consisté à créer des plans d'eau de faible profondeur et en pente douce, à agrandir deux anciennes mares de hutte et à obstruer artificiellement quelques canaux de drainage pour le maintien de l'inondation hivernale. Afin d'accroître le degré d'ouverture du milieu, des travaux d'entretien par broyage de la végétation haute (*i.e.*, Chiendent maritime et Fétuque rouge) sont effectués chaque année en période estivale (août - septembre) (coût : 50 €/ha/an). Cet entretien est complété par un pâturage ovin libre, plus ou moins régulier, tout au long de l'année, sauf en janvier et février, selon la réglementation en vigueur (troupeau de 300 moutons fréquentant préférentiellement les zones broyées et les zones à Puccinellie, soit une charge moyenne de six têtes à l'hectare).

Cette zone aménagée se présente aujourd'hui comme une mosaïque de plans d'eau et cuvettes à niveaux variables, de tailles et de formes différentes pour une superficie totale en eau de 6 hectares (*figure 8*).



Figure 8 : Vue aérienne de la zone aménagée (50 hectares) de la réserve de chasse et de faune sauvage (cl. A. Mauxion).

Les résultats du suivi ornithologique et botanique révèlent les faits suivants (Schricke, 2004):

Suivi ornithologique

La zone aménagée joue un triple rôle pour les oiseaux d'eau :

- remise diurne hivernale pour les canards (Canard siffleur, Sarcelle d'hiver, Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* L.),
- gagnage nocturne d'importance majeure pour le Canard siffleur et la Sarcelle d'hiver,
- site de reproduction pour quelques espèces de canards et de limicoles, dont l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* L. depuis 1998 (Schricke *et al.*, 1999).

Suivi botanique

En 1996, la végétation de la zone aménagée était caractérisée par la dominance du groupement à Chiendent maritime et Fétuque rouge

(28,3 hectares). La prairie rase à Puccinellie ne s'étendait à cette époque que sur 8,7 hectares (Tessier, 1998).

La comparaison des cartes de végétation effectuées en 1996, 2002 et 2003 met en évidence, sans ambiguïté, une évolution favorable du couvert végétal à la suite de la mise en place des mesures de gestion : les groupements d'herbes hautes à Chiendent maritime et Fétuque rouge régressent régulièrement au profit des surfaces en prairie rase (tableau IV). Ces deux grandes formations végétales occupent aujourd'hui une surface assez similaire et se « disputent » le site (respectivement 43,8 et 39,4 % de la surface de la zone d'étude). Ce résultat est sans conteste le fait du broyage organisé chaque année depuis 1997, couplé au pâturage par les moutons (Durant, 2003).

Tableau IV : évolution des surfaces (ha) des deux principaux groupements végétaux de la zone aménagée entre 1996 et 2003

	1996	2002	2003
végétation haute (1)	28,3	24,1	21,5
végétation basse (2)	13,6	15,2	20,2

D'après Tessier (1998) et Durant (2002 & 2003)

(1) *Elymus athericus*, *Festuca rubra*, *Agrostis stolonifera*

(2) *Puccinellia maritima*, *Juncus gerardii*, *Suaeda maritima*, *Spergularia* spp.

Ces résultats positifs concernant la limitation du Chiendent ont été repris dans le document d'objectifs Natura 2000 (Mary & Vial, 2009) et des discussions sont actuellement en cours pour mettre en place des mesures adaptées en concertation avec les usagers des herbus. Pour limiter l'expansion du Chiendent maritime sur le secteur breton, enjeu majeur pour une gestion durable des herbus, il a été proposé et accepté par tous les usagers (agriculteurs, chasseurs, éleveurs ovins, administration du domaine public maritime, chambre d'agriculture, ONCFS) de parquer les moutons la nuit sur les zones à Chiendent. Cette mesure présente deux avantages majeurs :

- un gain de temps pour les éleveurs qui n'auront plus à aller récupérer tous les soirs leur troupeau et un gain d'énergie pour les moutons (*i.e.*, suppression des allers-retours quotidiens herbu-bergerie),
- un impact négatif sur le Chiendent par tassement et piétinement sur un espace restreint (matérialisé par des clôtures mobiles) déplacé régulièrement entre fin avril et fin janvier.

Une seconde mesure est envisagée pour intensifier la lutte contre le Chiendent : la création d'abreuvoirs et de passerelles au-dessus des chenaux (« criches ») pour faciliter le passage des moutons et ainsi rendre plus accessibles certains secteurs à Chiendent maritime. Enfin, d'autres propositions sont actuellement à l'étude, notamment :

- la levée partielle de l'interdiction du pâturage en janvier et février pour l'autoriser dans la limite de 20 % de l'effectif adulte,
- la coordination du fauchage des zones à Chiendent (*e.g.*, il est notamment prévu d'identifier les zones de fauche gérées par l'association des éleveurs ovins d'Ille-et-Vilaine et d'associer à cette démarche les agriculteurs locaux qui fauchent traditionnellement d'autres secteurs d'herbus).

Toutes ces mesures doivent être progressivement mises en place et intégrées au cahier des charges de l'autorisation d'occupation temporaire (AOT) actuellement en cours de révision. Elles permettront ainsi de répondre aux objectifs Natura 2000 en tenant compte des enjeux écologiques forts et des impératifs économiques des systèmes d'élevage.

Références bibliographiques

- ABERLE B. (1990) *The biology control and eradication of introduced Spartina (cordgrass) worldwide and recommendations for its control in Washington*. Draft Report to Washington Department of Natural Resources, Olympia.
- ABP Southampton (1998) *Review of coastal habitat, creation, restoration and re-charge schemes*. Report 909, 204 p.
- ADAM P. (1990) *Saltmarsh ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- AMPEN N. (2002) *Évolution du bassin versant du Couesnon : usages et qualité de l'eau*. Rapport DEA EMTS, Muséum national d'histoire naturelle, 101 p.
- Anonyme (2008) *Best practice guidelines. Managing threatened beach-nesting shorebirds*. State of NSW and Department of Environment and Climate Change NSW, 28 p.
- ARONOFF S. (1989) *Geographic information systems : a management perspective*. WDL Publications, Ottawa, 286 p
- ASHER R. (1991) *Spartina* introduction to New Zeland. In MUMFORD T.F., PEYTON P., SAYCE J. R. & HARBELL S. (eds.) *Spartina Workshop record*. Washington Sea Grant Program, Seattle: 4-23
- BAKKER J. P., BOS D., De VRIES Y. (2003) To graze or not to graze, that is the question. In ESSINK K., Van LEEUWE M., KELLERMAN A. & WOLFF W. J. (eds.) *Proceedings of the 10th International Scientific Wadden Symposium*. Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Den Haag, The Netherlands: 67-87.
- BARSCAND L. D. (1970) The role of *Spartina* species in New Zealand. *Proc. N. Z. Ecol. Soc.*, 17: 33-40.
- BARTON E. & HEARD J. (2004) *Alien, non-native and Invasive Marine Species*. Site web MarLin, the Marine Life Information Network for Britain and Ireland.
- BASTIDE J. & DOLIQUE F. (2005) Opération de suivi topographique, hydrodynamique et sédimentaire. In TRIPLET P., BASTIDE, J., DUCROTOY, J.-P., MEIRLAND, A., DOLIQUE, F., LEFEBVRE, B., DESFOSSEZ, P., SUEUR F. *Expérimentation de contrôle de la Spartine en Baie de Somme*. Rapport de synthèse. 76 p. SMACOPI, DIREN Picardie, FEDER.
- BEALS B. F. (1998) *Commercial impacts and management efforts controlling green crab populations in Northern New England. Abstract. The exotic green crab: Potential impacts in the Pacific Northern*. An Oregon Sea Grant/Washington Sea Grant Workshop, Vancouver, Washington 2/9-10/1998.
- BIORET F. (1994) *Catalogue des espèces et habitats de la Directive Habitat présents en Bretagne*. DIREN-CSRPN-Géoscope, Rennes, 232 p.
- BISHOP A. C. (2000) A comparison of control techniques for *Spartina anglica* in a South-East Australian estuary. *Third International Weed Science Congress*: 2-6.
- BOCKELMANN A.C. & NEUHAUS R. (1999) Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high-stress habitat in a European salt marsh. *Journal of Ecology*, 87: 503-513.
- BOCKELMANN A. C. (2002) Ordinary and successful - the invasion of *Elymus athericus*. In *European salt marshes*, PhD thesis, Rijksuniversiteit Groningen, 218 p.

- BOORMAN L. A. (2003) *Saltmarsh Review. An overview of coastal saltmarshes, their dynamic and sensitivity characteristics for conservation and management*. JNCC Report, 334, 114 p.
- BOS D., BAKKER J. P., NEUHAUS R. & LAGE J. (2002). Long-term vegetation changes in experimentally grazed and ungrazed back-barrier marshes in the Wadden Sea. *Applied Vegetation Science*, 5: 45-54.
- BOUCHARD V., TESSIER M., DIGAIRE F., VIVIER J.-P., VALÉRY L., GLOAGUEN J.-C. & LEFEUVRE J.-C. (2003). Sheep grazing as management tool in western European saltmarshes. *Comptes-Rendus Biologie*, 326 (Suppl. 1): 148-157.
- BRGM 99-E-12, IGN (2001) *Etude n°5 : mise au point d'un outil de surveillance et d'aide à la décision en matière d'exhaussement des fonds du bassin d'Arcachon*. Terra Symphonie Aménagement intégré du bassin d'Arcachon. 67 p.
- BRIQUET A. (1930) *Le littoral du nord de la France et son évolution géomorphologique*. 430 p.
- BROWN S. L., WARMAN E. A., MCGRORTY S., YATES M., PAKEMAN R. J., BOORMAN L. A., GOSS-CUSTARD J. D. & GRAY A. J. (1999) Sediment fluxes in intertidal biotopes. *Marine Pollution Bulletin*, 37: 173-181.
- BRUSATI E. D. & GROSHOLZ E. D. (2004) Comparing effects of Native and Introduced Cordgrass (*Spartina* spp) on tidal marshes invertebrates. *Research within the Gulf of the Farallones, conference*: 26.
- BUCHANAN J. B. (2003) *Spartina* invasion of Pacific coast estuaries of the United States: implication for shorebirds conservation. *Wader Study Group Bulletin*, 100 : 47-49.
- BURROUGHT P. A. (1994) *Principal of Geographical Information Systems for land resources assessment*. Oxford, Clarendon Press, 194 p.
- BURTON N. H. K., REHFISCH M. M., CLARK N. A. & DODD S. G. (2006) Impacts of sudden winter habitat loss on the body condition and survival of redshank *Tringa totanus*. *Journal of Applied Ecology*, 43: 464-473.
- CAILLIBOT C. (1990) *Évolution de la végétation halophile et de quelques marais salants dans le Golfe du Morbihan*. Mémoire de maîtrise de géographie, université de Rennes 2, 153 p.
- CALLAWAY J. C. (1990), *The introduction of Spartina alterniflora in South San Francisco Bay*. M. A. thesis, San Francisco State Univ. 50 p. (résumé).
- CALLAWAY J. C., & JOSSELYN M. N. (1992) The introduction and spread of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in south San Francisco Bay. *Estuaries*, 15: 218-226.
- CAMMEN L. M. (1975) Macroinvertebrates colonization of *Spartina* marshes artificially established on dredge spoil. *Estuarine and coastal marine science*, 4: 357-372.
- CHUNG C. H. (1990) Twenty-five years of introduced *Spartina anglica* in China. In GRAY A. J. & BENHAM P. E. M., *Spartina anglica*. Institute of Terrestrial Ecology, Natural Environment Research Council: 72-76.
- CHUNG C. H. (1993) Thirty years of ecological engineering with *Spartina* plantations in China. *Ecological Engineering*, 2: 261-289.

- CHUNG C. H., YING B. Y. & CHIEN W. M. (1993) *Effects of Spartina plantings on polder soil amelioration, Zhejiang, China*. Ecological restoration for degraded ecosystems. Site Internet.
- CHUNLIN W. (2003) *Harmonization of National Regulations in China*. Invasive Alien Species and the IPPC, September 2003, Germany, p. 15.
- COHEN E. S. (1997) Local *Spartina* management planning for community oriented research and development. In PATTEN K. *Second International Spartina Conference, Proceedings*. March 20-21, 1997: 57-58.
- Conseil général de la Somme (2000) *Préservation du caractère maritime de la Baie de Somme et de son patrimoine environnemental, étude d'impact sur l'environnement, état et dynamique des mollières*. STUCKY, 38 p.
- COPPOCK J. T & RHIND D. W. (1993) *The history of GIS*. In *Geographical Information Systems, principles and applications*. In MAGUIRE D. J., GOODCHILD M. J. & RHIND D. W., Longman Scientific and Technical, London,; 21-23
- CORKHILL P. (1984) *Spartina* at Lindisfarne NNR and details of recent attempts to control its spread. In DOODY P. (ed.) *Spartina anglica in Great Britain*. Nature Conservancy Council, Attingham: 60-63.
- CROCKETT R. P. (1997) Improving efficacy of control techniques and new approaches on the horizon, A historical perspective of glyphosate use to control *Spartina alterniflora* in Willapa Bay. *Second international Spartina Conference Proceedings*.: 83-84.
- CUQ F., GOURMELON F. & MADEC V. (1993) *Planification côtière de guinée Bissau*. UICN/DGFC-MDRA.
- CURTIS C., DAEHLER C. C., STRONG D. R. (1996) Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. Invasions in pacific estuaries, U.S.A. *Biological Conservation*: 51-58.
- DAEHLER C. C. & STRONG D. R. (1994) Variable reproductive output clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San Francisco Bay, California: the influence of herbivory, pollination, and establishment site. *American Journal of Botany*, 81: 307-313.
- DAEHLER C. C. & STRONG D. R. (1995) Impact of high herbivores densities on introduced smooth cordgrass, *Spartina alterniflora*, invading San Francisco Bay, California. *Estuaries*, 18: 409-417.
- DAEHLER C. C. (1996) *Spartina* invasions in Pacific estuaries : biology, impact, and management. Proceedings of Symposium on non-indigenous Species in Western Aquatic Ecosystems. In Systema editor. Portland State Univ. Lakes and Reservoirs Prog., 96-8, 6 p.
- DAEHLER, C.C., & STRONG, D.R. (1996) Status, Predication and Prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. Invasions in Pacific Estuaries, USA; *Biological Conservation*, 78: 51-58.
- DAEHLER C. C. & STRONG D. R. (1997) Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore free growth. *Oceanologia*, 110: 99-108.
- DAJOZ R. (1996) *Précis d'écologie*. Dunod, Paris, 551 p.

- DALLERY F. (1955) *Les rivages de la Somme, autrefois, aujourd'hui, demain*. Paris, 305 p.
- DAVEY P. (1993) *Spartina* : Eliminating root of the problem. *Enact*, 1: 3.
- DAVEY P., VENTERS M. & BACON J. (1996) Spoiling *Spartina*, a muddy problem solved? *Enact*, 4: 8-9.
- DAVEY P., & COOTER S. (2002) *Spartina* control, Lindisfarne NNR. *Enact*, 10: 6-7.
- DAVIDSON N. C., LAFFOLEY D., DOODY J. P., WAY L. S., GORDON J., KEY R., DRAKE C. M., PIENKOWSKI M. W., MITCHELL R. & DUFF K. L. (1991) *Nature conservation and estuaries in Great Britain*, Nature Conservancy Council, Peterborough.
- DAVIS P. & MOSS D. (1984) *Spartina* and waders, the Dyfi estuary. In, DOODY P. (ed.) *Spartina anglica in Great Britain*. Focus on Nature Conservation, 5, Nature Conservancy Council, Cambridgeshire, England: 22-24.
- DEADMAN A. (1984) Recent history of *Spartina* in North West England and North Wales. In DOODY P. (ed.), *Spartina anglica in Great Britain*. Focus on Nature Conservation, 5, Nature Conservancy Council, Cambridgeshire, England: 37-40.
- DENNY M. J. H. & ANDERSON G. Q. A. (1998) *Rotoburying Spartina anglica swards at Lindisfarne NNR, Northumberland : the effects on benthic infauna*. English Nature, report, non paginé.
- Department for Environment, Food and Rural Affairs (2000) *Quality status Report of the Marine and Coastal Areas of the Irish Sea and Bristol Channel*. pages web.
- Des ABBAYES H., CLAUSTRE G., CORILLON H. & DUPONT P. (1991) *Flore et végétation du Massif armoricain, flore vasculaire*. Presses universitaires de Bretagne, Saint-Brieuc, t. I, 226 p.
- DESPREZ M., DUHAMEL S., FIORE F., TALLEUX J.-D., MINET J.-P. (1998) *Recherche d'un gisement de coques (Cerastoderma edule) et première évaluation des peuplements benthiques littoraux au large de la Baie de Somme*. Contrat GEMEL/IFREMER pour le comité local des pêches maritimes et des cultures marines de Boulogne-sur-Mer.
- DESPREZ M., OLIVESI R., DUHAMEL S., LOQUET N. & RYBARCZYK H. (1998) L'ensablement de la Baie de Somme. Évolution physique, conséquences et perspectives d'aménagements. *La Baie de Somme en question*, actes du colloque 1998.
- DESPREZ M. & TAILLEUX, J.-D. (1999) *Expérimentation de simulation des peuplements naturels de salicornes en Baie de Somme*. GEMEL, 21 p.
- DETHIER M. N. & HACKER S. (2004) *Improving management practices for invasive cordgrass in the Pacific Northwest: a case study of Spartina anglica*. Rapport, 19 p.
- DHONDT A. A. (1988) Carrying capacity: a confusing concept. *Acta Oecologia*, 9: 337-346.
- DIERSCHKE J. & BAIRLEIN F. (2002) Why granivorous passerines wintering in Wadden Sea salt marshes decline? *Ardea*, 90: 471-477.

- DOLIQUE F. (1998) *Dynamique morphosédimentaire et aménagements induits du littoral picard au Sud de la Baie de Somme*. Thèse de doctorat en géographie physique, université du littoral Côte d'Opale, Dunkerque, 395 p.
- DOODY P. (1984) *Spartina anglica in Great Britain*. A report of a meeting held at Liverpool University on 10th November 1982. Huntingdon, Nature Conservancy Council.
- DOODY P. (1990) *Spartina*- Friend or foe? A conservation viewpoint. In GRAY A. J. & BENHAM P. E. M., *Spartina anglica a research review*. Londres, 2: 7-79.
- DOUAI C. (2001) *La Spartine en baie de Somme : dynamique, problèmes environnementaux et essais de gestion*. Mémoire de maîtrise, université d'Amiens, 78 p.
- DUBOIS C. (1998) *La dynamique sédimentaire en Baie de Somme : le problème de l'ensablement*. Mémoire de maîtrise, université d'Amiens, 170 p.
- DUBY A. & TORUM A. (1996) Wave energy dissipation in kelp vegetation. *Proc. XXVth ICCE*, Orlando, Florida: 2626-2639.
- DUMBAULD B. R., PEOPLES M., HOLCOMB L. & RATCHFORD S. (1997) The potential influence of the aquatic weed *Spartina alterniflora* and control practices on clam resources in Willapa Bay, Washington. In PATTEN K., *Second International Spartina Conference, Proceedings*. March 20-21: 46-56.
- DUPONT J.-P. (1981) *Relations entre Bios et Phénomènes sédimentaires intertidaux : le modèle de la Baie de Somme*. Thèse pour l'obtention du grade de docteur de spécialité, mention géologie, université de Rouen, 268 p.
- DURAND D. (2003). *Conséquences du pâturage ovin et du broyage sur la végétation de la Réserve de chasse maritime de la baie du Mont-Saint-Michel*. Rapport ONCFS/CEBC-CNRS, 19 p., annexes.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. & MCGRORTY S. (2000). Density-dependent mortality in oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis*, 142: 132-138.
- DUTRIEUX E., & GUELORGET O. (1988) Ecological planning : a possible method for the choice of aquacultural sites. *Ocean and Shoreline Management*, 11: 427-447
- DUTTON A., SAENGER P., PERRY T., LUKER G., & WORBOYS G. L. (1993) An integrated approach to management of coastal aquatic resources- a case study from Jervis Bay. *Australia. Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 4: 57-73
- DYE L. (2001) *The Weed that won't die*. Abc, news, sur Internet.
- East Solent Shoreline Management Plan* (1997). 4 vol., Havant Borough Council, ed.
- EBASCO ENVIRONMENTAL (1993) *Noxious Emergent Plant Environmental Impact Statement. Element C - No Action: Efficacy and Impacts*. Final Report, submitted to Washington State Department of Ecology, Olympia.
- English Nature (2001) *Mersey Estuary, European Marine Site*. Doc multicop, 68 p.
- English Nature (2002) *State of Nature, Maritime*. 48 p.
- ENO N. C., CLARK R. A. & SANDERSON W. G. (1997) *Non-native marine species in British waters: a review and directory*. Joint Nature Conservation Committee, 136 p.

- Environmental Impact Statement (EIS) (1993) *Noxious Emergent Plant Management*. Washington State Dept. Of AG, 95 p.
- ESTELLE V. B., MABEE T. J. & FARMER A. H. (1996) Effectiveness of predator enclosures for Pectoral Sandpiper nests in Alaska. *Journal of Field Ornithology*, 67: 447-452.
- EVANS P. R. (1986) Use the herbicide « Dalapon » for control of *Spartina* encroaching on intertidal mudflats: beneficial effects on shorebirds. *Colon. Waterbirds*, 9: 171-175.
- FAGOT C., SOURNIA A., TRIPLET P., URBAN M. & LEPILLIEZ F. (1999) *Expérimentation d'éradication de la Spartine en Baie de Somme, première synthèse des résultats*. SMACOPI, 20 p. + annexes.
- FOSS M. (1992) *Spartina: threat to Washington's saltwater habitat*. Washington State Department of Agriculture Bulletin, Olympia.
- FRENCH D. P. (1991) Quantitative mapping of coastal habitats and nature resource distributions: application to Narragansett Bay, Rhode Island. *Coastal Zone 91, Long Beach, CA*: 407-415
- FRENKLE R. E. & KUNZE L. M. (1994) Introduction and spread of three *Spartina* species in the Pacific Northwest. *Association of American Geographers*, 4: 22-25.
- FRICKER A. & FORBES D. L. (1988) A system for coastal description and classification. *Coastal Management*, 16: 111-137.
- GAO S. & COLLINS M. B. (1994) Analysis of grain size trends, for defining sediment transport Pathways in Marine Environments. *Journal of Coastal Research*, 10: 70-78.
- GÉHU J.-M. (1991) *Livre rouge des phytocénoses terrestres du littoral français*. Centre régional de phytosociologie, Bailleul, 236 p.
- GÉLINAUD G. (2000) communication personnelle, Bretagne Vivante, 186, rue Anatole France, BP 32, 29276 Brest cedex.
- Géomorphologie SAUM du littoral Picard (1978) *Station d'études en Baie de Somme, les courants au large de la Baie de Somme direction, vitesse, avant et après la pleine mer*. 150 p.
- GIBBS H. & PHILIPPS H. (1995) Statement for the Royal Australasian Ornithologists Union. In RASH J. E., WILLIAMSON R. C. & TAYLOR S. J (eds.) *Proceedings of the Australasian Conference on Spartina control*, A Victorian Government Publication, Melbourne, Australia.
- GORDON D. G. (2002) *Know the enemy: Northwest divers can help combat Spartina's Reedy menace*. Northwest Dive News. (sur internet)
- GORDON D. G. (2004) *Citizen-based marine restoration and protection in action. A progress report from the Northwest Straits Initiative*. 14 p.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1987) *Spartina and its impact in wintering bird population (a review of current information)*. Institute of Terrestrial Ecology. report to the Nature Conservancy Council, 21 p.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1993) The effect of migration and scale on the study of bird populations, 1991 Witherby Lecture. *Bird Study*, 40: 81-96.

- GOSS-CUSTARD J. D. (2003) Fitness, demographic rates and managing the coast for shorebird populations. *Wader Study Group Bulletin*, 100: 183-191.
- GOSS-CUSTARD J. D. & CHARMAN K. (1976) Predicting how many wintering waterfowl an area can support. *Wildfowl*, 27: 157-158.
- GOSS-CUSTARD J. D. & MOSER M. E. (1988) Changes in the number of Dunlin, *Calidris alpina*, in British estuaries in relation to the spread of *Spartina anglica*. *Journal of Applied Ecology*, 25: 95-109.
- GOSS-CUSTARD J. D. & STILLMAN R. A. (2008) Individual-based models and the management of shorebird populations. *Natural Resource Modelling*, 21: 3-70.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G. & MCGRORTY S. (2002) Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation*, 105: 27-41.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., WEST A. D. & GUILLEMAIN M. (2003) Carrying capacity in overwintering birds: when are spatial models needed? *Journal of Applied Ecology*, 40: 176-187.
- GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G., TRIPLET P., DURELL S. E. A. LE V. DIT & MCGRORTY S. (2004) When enough is not enough: shorebirds and shellfish. *Proceedings Royal Society, B* 271: 233-237.
- GOSS-CUSTARD J. D., BURTON N. H. K., CLARK N. A., FERNS P. N., MCGRORTY S., READING C. J., REHFISCH M. M., STILLMAN R. A., TOWNEND I., WEST A. D. & WORRALL D. H. (2006) Test of a behaviour-based individual-based model: response of shorebird mortality to habitat loss. *Ecological Applications*, 16: 2205-2222.
- GRAY A. J. (1992) *Saltmarsh plants ecology: zonation and succession revisited*. In ALLEN J. R. L. & PYE K., *Saltmarshes, morphodynamics, conservation and Engineering Significance*. Cambridge University Press: 63-79.
- GRAY A. J. & PEARSON J. M. (1984) *Spartina* marshes in Poole Harbour, Dorset, with particular reference to Holes Bay In DOODY P., *Spartina anglica in Great Britain*. A report of a meeting held at Liverpool University on 10th November 1982. Huntingdon, Nature Conservancy Council: 11-14.
- GRAY A. J., & RAYBOULD A. F. (1997) The biology and natural history of *Spartina*. In PATTEN K., *Second International Spartina Conference*, Proceedings, March, 20-21, 1997: 12-16.
- GRAY A. J., MARSHALL D. F. & RAYBOULD A. F. (1991) A century of evolution dans *Spartina anglica*, *Advances in Ecological Research, Academic press*: 21-51.
- GREVSTAD F., WECHER M., STRONG D., HASTING A., CIVILLE J., GARCIA-ROSSI D., DVIS H. & SAYCE K. (2000) A petition to import *Prokelisia marginata* to Willapa bay, Washington from California for the biological control of *Spartina alterniflora*. 31 p.
- GROENENDIJK A. M. (1985) Establishment of a *Spartina anglica* Population on a tidal mudflat: a field Experiment. *Journal of Environmental Management*, London, 22 : 1-12.
- GROSSINGER R., ALEXANDER J, COHEN A. N. & COLLINS J. (1998) *Introduced tidal marsh plants in the San Francisco estuary*. San Francisco Estuary Institute, 55 p.

- GUÉNEGOU M.-C. & LEVASSEUR J.-E. (1988) Extension de *Spartina anglica* C.E. Hubbard sur les côtes armoricaines. *Bull. Centre de Géomorphologie*, 36 : 89-92.
- GUÉNEGOU M.-C. & LEVASSEUR, J.-E. (1989) Le genre *Spartina* Schreb. dans le Massif armoricain. *Colloques phytosociologiques*, XVIII, Bailleul : 223-226.
- GUÉNEGOU M.-C. & LEVASSEUR J.-E. (1992) Le genre *Spartina* en Bretagne. *Bulletin société botanique du Centre-Ouest*, nouvelle série 23 : 35-38.
- GUÉNEGOU M.-C., Levasseur J.-E. (1993) La nouvelle espèce amphidiploïde *Spartina anglica* C.E. Hubbard : son origine, argumentation et implications. *Biogeographica*, 69 : 125-133.
- GUÉNEGOU M.-C., LEVASSEUR J.-E., BONNOT-COURTOIS C., LAFOND L.-R. & LE RHUN J. (1990) The geomorphological and botanical changes in Kernic bay (Brittany, France). Influence on coastal management. *Journal of Coastal Research*, 7: 331-339.
- GUILCHER A. (1954) *Morphologie littorale et sous-marine*. Presses universitaires de France, Paris, 216 p.
- HACKER S. D., REEDER T. G. & DETHIER M. N. (2003) *Linking control data with basic ecological information to improve the removal efficacy of the invasive Cordgrass, Spartina anglica, in Puget Sound, Washington*. Georgia Basin, Puget Sound Research Conference, 2 p.
- HAINES-YOUNG R., GREEN D. R. & COUSINS S. H. (eds.) (1993) *Landscape ecology and GIS*. Taylor & Francis, London, 288 p
- HAMMOND M. E. R. (2001) *The experimental control of Spartina anglica and Spartina x townsendii. dans Estuarine salt marsh*. PH D thesis, Faculty of Science, Environmental Studies, University of Ulster. 157 p.
- HAMMOND M. E. R., MALVAREZ G. C. & COOPER A. (2002) The distribution of *Spartina anglica* on estuarine mudflats in relation to wave-related hydrodynamic parameters. *Journal of Coastal Research* 36: 325-355.
- HARDY M. A. & COLWELL M. A. (2008) The impact of predator exclosures on Snowy Plover nesting success: A seven-year study. *Wader Study Group Bulletin*, 115: 161-166.
- HAYNES F. N. (1984) *Spartina* in Langstone Harbour, Hampshire. In DOODY P., *Spartina anglica in Great Britain*. A report of a meeting held at Liverpool University on 10th November 1982. Huntingdon, Nature Conservancy Council: 5-10.
- HEDGE P. & KRIWOKEN L. K. (1997) Managing *Spartina* in Victoria and Tasmania, Australia. In *Second International Spartina Conference*, Kim Patten, Washington State University.
- HEDGE P. (1998) *Strategy for the Management of Rice Grass (Spartina anglica) in Tasmania, Australia*. 23 p. + annexes.
- HEDGE P. & DYKE, C. (1998) *Strategy for the management of rice grass (Spartina anglica) in Tasmania, Australie*. Rice Grass Advisory Group, 21p. + annexes.
- HEDGE P. & KRIWOKEN L. K. (2000) Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in Little Swanport estuary, Tasmania. *Austral Ecology*, 25: 150-159.

- HEDGE P. & KRIWOKEN L. K. (2000) Exotic species and estuaries: managing *Spartina anglica* in Tasmania, Australia. *Ocean & Coastal Management*, 43: 573-584.
- HEDGE P., KRIWOKEN L. K. & PATTEN K. (2003) A review of *Spartina* management in Washington State, US. *J. Aquat. Plant. Manage*, 41: 82-90.
- HILL M. I. (1984) Population studies on the Dee Estuary. *Spartina anglica* in Great Britain. *Nature Conservancy Council*: 53-58.
- HODGKIN E. P. (1994) *Estuarine and Coastal lagoon. Marine Biology*. Edited by L. S.
- HUBBARD J. C. E. (1965) *Spartina* marshes in Southern England. VI. Pattern of invasion in Poole Harbour. *Journal of Ecology*, 53: 799-813.
- HUTCHINSON S. E., SKLAR F. H. & ROBERT C. (1995) Short term sediment dynamics in a southeastern U.S.A *Spartina* marsh. *Journal of Coastal Research*, 11: 370-380.
- Invasive Species Specialist Group (2000) *100 of the world's worst invasive alien species, A selection from the global invasive species database*. IUCN, Species Survival Commission, Fondation Total, 12 p.
- ISAKSSON D., WALLANDER J. & LARSSON M. (2007) Managing predation on ground-nesting birds: The effectiveness of nest exclosures. *Biological Conservation*, 136: 136-142.
- ISAKSSON D. (2008) *Predation and shorebirds: predation management, habitat effects, and public opinions*. Thesis, Department of Zoology, University of Gothenburg, Sweden, 45 p.
- JACKSON D. (1985) Invertebrate populations associated with *Spartina anglica* salt-marsh and adjacent intertidal mudflats. *Estuarine and Brackish Water Science, Association Bulletin*, 40 : 8-14.
- JACQUET J. (1949) *Recherches écologiques sur le littoral de la Manche. Les prés salés et la Spartine de Townsen, les estuaires-la tangue*. Paris, 374 p.
- JIMENEZ J. E., CONOVER M. R. & MESSMER T. A. (2001) *Exclusionary methods to reduce predation on ground-nesting birds and their nests*. Berryman Institute Publication No. 20, Utah State University, Logan. 12 p.
- JOHNSON M. & ORING L. W. (2002) Are predator exclosures an effective tool in plover conservation? *Waterbirds*, 25 : 184-190.
- KIRBY R. (1993) Sediments 2-Oysters 0: the case histories of two legal disputes involving fines sediments and Oyster. *Journal of Coastal Research*, 10: 466-487.
- KRIWOKEN L. K. & HEDGE P. (2000) Exotic species and estuaries : managing *Spartina anglica* in Tasmania, Australia. *Ocean & Coastal Management*, 43: 573-584.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN É. & LEFEUVRE J.-C. (1999). Feeding competition between two goby species *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) and *P. minutus* (Pallas), in a macrotidal salt marsh. *Comptes-Rendus de l'Académie des sciences, sciences de la vie*, 322 : 897-906.
- LAFAILLE P., PÉTILLON J., PARLIER E., VALÉRY L., YSNEL F., RADUREAU A., FEUNTEUN É. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65: 739-746.

- LAFITTE R. (1986) *Étude sédimentologique de la Baie de Somme*. Rapp. Lab. Géol. Univ. Haute Normandie, Rouen, 45 p
- LANA P. C. & GUISS C. (1991) Influence of *Spartina alterniflora* on structure and temporal variability of macrozoobenthic associations in a tidal flat of Paranaqua Bay (southeastern Brazil). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 231-244.
- LANDIN M. C. (1991) Growth habits and other considerations of smooth cordgrass, *Spartina alterniflora* Loisel. In MUMFORD T.F., PEYTON P., SAYCE J. R., & Harbell S. (eds.) *Spartina*, Workshop Record, Washington Sea Grant Program, University of Washington, Seattle: 15-20.
- LANGSTON W. J., CHESMAN B. S., BURT G. R., HAWKINS S. J., READMAN J. & WORSFOLD P. (2003) *Site characterisation of the South West European Marine Sites*. Pool Harbour SPA, Environment Agency and English Nature, 177 p.
- LARSONNEUR C. (1977) La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français : méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Rech. Océanogr.*, II : 33-39 p.
- LATTEUX B. (2000) *Synthèse relative au littoral haut-normand et picard, livre 1 : le milieu physique*. Préfecture de la Région Picardie, DDE de la Somme, 93 p + annexes.
- LE GOFF F. (1999) *Stimulation des peuplements de Salicornes en Baie de Somme. Synthèse des recherches 1997-2000 et propositions d'actions appliquées*. INRA, université de Rennes.
- LEBOURGEOIS V. (2001) La Spartine retournée pour mieux lutter contre l'ensablement. *National Geographic*: 12-13.
- LEE W.G. & PARTRIDGE T. R. (1983) Rates of spread of *Spartina anglica* and sediment accretion in New River Estuary, Invercargill, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 21: 231-236.
- LEE W. G. (2001) Negative effects of introduced plants. In LEVIN S. A. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego: 501-515.
- LEFEUVRE J.-C. (2008) La baie du Mont-Saint-Michel : des marais salés en pleine mutation sous l'effet d'une espèce végétale autochtone envahissante. *Zones Humides Infos*, 61 : 23-24.
- LEFEUVRE J.-C. (2010) *Histoire et écologie de la baie du Mont-Saint-Michel*. Rennes, Éd. Ouest-France, 270 p.
- LEFEUVRE J.-C. & FEUNTEN É. (2004) Ten years of a multidisciplinary research on European saltmarshes. In LEFEUVRE J.-C., FEUNTEUN É. & THORIN S. (eds.) (2004) *European Salt Marsh Modelling*, Eurosam. Univ Rennes 1 Ed, vol 1 et 2, 583 p., annexes: p. I-X.
- LEFEUVRE J.-C. et al. (2010) Quand une espèce autochtone devient envahissante. Encadré 2.2. In BARBAULT R. & ATRAMENTOWICZ M. (coord.), *Les Invasions biologiques, une question de nature et de sociétés*. Paris, Éd. Quae : 52.
- LEPORT L., BAUDRY J., RADUREAU A. & BOUCHEREAU A. (2006) Sodium, potassium and nitrogenous osmolyte accumulation in relation to the adaptation to salinity of *Elytrigia pycnantha*, an invasive plant of the Mont-Saint-Michel bay. *Cahiers de Biologie Marine*, 47: 31-37

- LETORT S. (1999) *Extension de la Spartine anglaise dans le golfe du Morbihan : répartition actuelle, tendances d'évolution et impacts potentiels*. mémoire de fin d'études, université de Rennes 1, 56 p + annexes.
- LIEBEZEI J. R. & GEORGE T. L. (2002) *A Summary of Predation by Corvids on Threatened and Endangered Species in California and Management Recommendations to Reduce Corvid Predation*. Calif. Dept. Fish and Game, Species Conservation and Recovery Program Rpt. 2002-02, Sacramento, CA. 103 p.
- LIM P. (2004) *Spartina anglica in Boundary Bay, British Columbia*. Report to the Western Regional Panel, Vancouver, 21 p.
- LONG S. P. & MASON C. F. (1983) *Saltmarsh ecology*. Blackie and sons, New York.
- LONG S. P., MASON C. F., SCAIFE R. G. & EDWARDS R. J. (1999) Pine pollen in intertidal sediments from Poole Harbour, UK: implications for late-Holocene sediment accretion rate and sea-level rise. *Quaternary International*, 55: 3-16.
- LUITING V. T., CORDELL J. R., OLSON A. M., SIMENSTAD C. A. (1997) Does exotic *Spartina alterniflora* change benthic invertebrate assemblage? In PATTEN K., *Second International Spartina Conference*. Proceedings, March 20-21: 43-45.
- MABEE T. J. & ESTELLE V. B. (2000) Assessing the effectiveness of predator exclosures for plovers. *Wilson Bulletin*, 112 : 14-20.
- MCCORRY M. J. & OTTE M. L. (2001) Ecological effects of *Spartina anglica* on the macro-invertebrate infauna on the mudflats at Bull Islands, Dublin Bay, Ireland. *Web Ecology*, 2: 71-73.
- MCGRORTY S. & GOSS-CUSTARD J. D. (1987) *A review of the rehabilitation of areas cleared of Spartina*. Institute of Terrestrial Ecology (Natural Environment Research Council), Dorset, England. 18 p.
- MAGUIRE D. J. (1991) An overview and definition of GIS. In *Geographical Information Systems, principles and applications*. Maguire D. J., GMFRDW, Longman, London, : 9-20.
- MARCHANT C. J. (1967) Evolution in *Spartina* (graminae) I. The history and morphology of the genus in Britain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 40: 1-24.
- MARY M. & VIAL R. (2009) *Documents d'objectifs Natura 2000. La baie du Mont-Saint-Michel*. t. II, *Enjeux et orientations*. Conservatoire du littoral, DIREN Bretagne, DIREN Basse-Normandie, 196 p.
- MAYER P. M. & RYAN M. R. (1991) Electric fences reduce mammalian predation on piping plover nests and chicks. *Wildlife Society Bulletin*, 19 : 59-63.
- MEADEN G. J. (1994) The one that got away ? GIS in marine fisheries. *Mapping awareness*, 8: 20-23
- MEUNIER F. & JOYEUX E. (2003) *Plan de gestion de la baie de l'Aiguillon (2004-2008)*. LPO, ONCFS, 161 p
- MEZIANE T. & RETIERE C. (2002) Croissance de juvéniles de *Nereis diversicolor* nourris avec des détritux d'halophytes. *Oceanologica Acta*, 25 : 119-124
- MILLARD A. V. & EVANS P. R. (1984) Colonization of mudflats by *Spartina anglica*; some effects on invertebrate and shorebirds populations at Lindisfarne. In DOODY P., *Spartina anglica in Great Britain*. National Conservancy Council, Huntingdon, Cambridgeshire: 41-48.

- MINELLO T. J. & ZIMMERMAN R. J. (1983) Fish predation on juvenile brown shrimp, *Penaeus aztecus* (Ives): The effect of simulated *Spartina* structure on predation rates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 72: 211-231.
- MOORE C. (1997) *Spartina* Management in Washington State: Applying Innovation to noxious weed control. *Second international Spartina Conference Proceedings*: 85-88.
- NEUMAN K. K., PAGE G. W., STENZEL L. E., WARRINER J. C. & WARRINER J. S. (2004) Effect of mammalian predator management on Snowy Plover breeding success. *Waterbirds*, 27 : 257-263.
- NEUMEIER U. & AMOS C. L. (2004) Turbulence reduction by the canopy of coastal *Spartina* salt-marshes. *Journal of Coastal Research*, 39 (Proceedings of the 8th International Coastal Symposium).
- NIEHAUS A. C., RUTHRAUFF D. R. & MCCAFFERY B. J. (2004) Response of predators to Western Sandpiper predator exclosures. *Waterbirds*, 27 : 79-82.
- NOL E. & BROOKS R. J. (1982) Effects of predator exclosures on nesting success of Killdeer. *Journal of Field Ornithology*, 53: 263-268.
- NORMAN M. & PATTEN K. (1997) Cost-efficacy of integrated *Spartina* control practices in Willapa Bay, Washington. *Second international Spartina Conference Proceedings*: 27-31.
- O'REGAN P. R. (1996) The use of contemporary information technologies for coastal research and management - a review. *Journal of coastal research*, 12: 92-204
- OLENIN S. (2002) *Baltic Alien Species database*. (on line)
http://www.ku.lt/nemo/intro_contents.htm
- OSENGA G.A. & COULL B. C. (1983) *Spartina alterniflora* (Loisel) root structure and meiofaunal abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 67: 221-225.
- PARKINSON S. (2002) *Strategy for the management of Rice Grass Spartina anglica in Tasmania, Australia*. Natural Heritage Trust, 37 p.
- PARTRIDGE T. R. (1987) *Spartina* in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 567-575
- PATTEN K. (2002) Nothin' could be fina' than the killin' o' *Spartina*. *Agrichemical and Environmental News*, 196, site internet
- PATTEN K. (2002) Smooth Cordgrass *Spartina alterniflora* control with Imazapyr. *Weed Technology*, 16: 826-832.
- PATTEN K. & STENVALL C. (2002) Control of Smooth Cordgrass *Spartina alterniflora*: a comparison between mechanical and chemical control methods for efficacy, cost and aquatic toxicity. *In 11th International Conference on aquatic invasive species; proceedings.*: 350-360
- PATTEN K. (2002) *The efficacy of mechanical treatment efforts in 2001 on the control of Spartina in Willapa Bay in 2002*. doc multicop. The Willapa National Wildlife Refuge, 20 p.
- PATTEN K. (2003) *Shorebird, waterfowl and birds of prey usage in Willapa Bay in response to Spartina control efforts*. Progress Report to the USFW – Willapa Wildlife Refuge, 24 p.

- PATTEN K. (2003) Shorebirds respond to *Spartina* control efforts. *Willapa tidings*, p. 3.
- PATTEN K. (2004) *The efficacy of chemical and mechanical treatment efforts in 2002 on the control of Spartina in Willapa Bay in 2003*. Doc multicop. Willapa National Wildlife Refuge 31
- PERKINS J. H. (1997) Political Ecology of *Spartina* and Glyphosate. *Second international Spartina Conference Proceedings*: 82.
- PÉTILLON J., YSNEL F., CANARD A. & LEFEUVRE J.-C. (2005) Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: responses of spider populations. *Biological Conservation*, 126: 103-117
- PÉTILLON J., GEORGES A., CANARD A., LEFEUVRE J.-C., BAKKER J. P. & YSNEL F. (2008) Influence of abiotic factors on spider and ground beetles communities in different salt-marsh systems. *Basic and Applied Ecology*, 126: 743-751.
- PEUQUET D., DAVIS J. R. & CUDDY S. (1993) GIS and environmental modelling. In JAKEMAN A. J., BECK M. B. & MCALEER M. J., *Modelling change in environmental system*. Wiley & Sons, New York: 543-556
- PFAUTH M., SYTSMA M. & ISAACSON D. (2003) *Oregon Spartina Response Plan*. Center for Lakes and Reservoirs, Portland State University, 69 p
- PRINGLE A. W. (1993) *Spartina anglica* colonisation and physical effects on Tamar Estuary, Tasmania, 1971-1991. *Paper proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 127: 1-10.
- PRITCHARD G. H. (1996) Control of *Spartina* with Fluazifop-P and Clethodim. *Eleventh Australian Weeds Conference Proceedings*: 446-449.
- QIN P., XIE M. & JIANG Y. (1998) *Spartina* green food ecological engineering. *Ecological Engineering*, 11: 147-156.
- QIN P., XIE M., JIANG Y. & CHUNG C.-H. (1998) Estimation of the ecological economic benefits of two *Spartina alterniflora* plantations in North Jiangsu, China. *Ecological Engineering*, 8: 5-17.
- RADUREAU A. (2007) *Utilisation pastorale des herbues de la Baie du Mont-Saint-Michel et gestion de la biodiversité*. Rapport DIREN Basse-Normandie, 27 p., annexes, cahier cartographique.
- RANWELL D. S. (1964) *Spartina* saltmarshes in Southern England, III: rates of Establishment, succession and nutrient supply at Bridgewater Bay Somerset. *J. Ecol.*, 52: 95-105.
- RANWELL D. S. (1964) *Spartina* saltmarshes in Southern England, II: Rate and seasonal pattern of sediment accretion. *J. Ecol.*, 52: 79-94.
- RANWELL D. S. (1967) World resources of *Spartina townsendii* (*sensus lato*) and economic use of *Spartina* marshland. *J. Appl. Ecol.*, 4: 239-256.
- RAUSS I. (2003) *Spartina anglica* C.E. Hubbard Poaceae, a structural and functional species of salt marsh ecosystem (Bay des Veys, Baie de Seine, Manche Orientale). thèse université Rennes 1, 183 p.
- RAUSS I., SYLVAND B. & LEFEUVRE J.-C. (2004) A Century of *Spartina anglica* in the Bay of Veys. *Still invasive?* Poster, 38^{ième} symposium de l'ECSA-Colloque Seine Aval 2.

- RAYBOULD A. F. (2000) British saltmarshes. Hydrographical, ecological and evolutionary change associated with *Spartina anglica* in Poole Harbour. In SHERWOOD B. R., GARDINER B. G., HARRIS T., *Linnean Society of London*: 129-142.
- RAYBOULT A. F., GRAY A. J., LAWRENCE M. J., MARSHALL D. F. (1991) The evolution of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Gramineae): the origin and genetic variability. *Biological Journal of the Linnean Society*, 43: 111-126.
- REEDER T. G. & HACKER S. D. (2004) Factors contributing to the removal of marine grass invader (*Spartina anglica*) and subsequent potential for habitat restoration. *Estuaries*, 27: 244-252.
- REGRAIN R. (1971) *Étude géographique Essai de géomorphologie statique, cinématique et dynamique du littoral Picard*. CRDP, Amiens.
- RICKETTS P. J. (1992) Current approach in GIS for coastal management. *Mar. Poll. Bull.*, 25: 82-87
- ROGERS P. (2002) *Salt marsh plant development with relation of the construction of Ramsgate Harbour, Isle of Thanet*. UK, Society for Conservation Biology, annual meeting.
- SARGEANT A. B., KRUSE A. D. & AFTON A. D. (1974) Use of small fences to protect ground bird nests from mammalian predators. *Prairie Naturalist*, 6 : 60-63.
- SCHRICKE V. (2004) Les aménagements de la réserve de chasse maritime de la baie du Mont-Saint-Michel : bilan du suivi ornithologique et botanique. In *Rapport Scientifique 2004*, ONCFS : 60-64.
- SCHRICKE V. (2010) La gestion des herbues de la baie du Mont-Saint-Michel. In *Actes du colloque zones humides, chasse et conservation de la nature*, Maison de la baie de Somme et de l'Oiseau, 17-19 juin 2009, *Aestuaria* : 97-110.
- SCHRICKE V. & DESMIDT Y. (1994) L'aménagement de l'herbu de la Réserve de chasse du Mont-Saint-Michel pour les Canards siffleurs (un projet en voie de réalisation). *Bull. ONC*, 187 : 29-35.
- SCHRICKE V., DESMIDT Y. & GUERIN D. (1999) Aménagements de l'herbu de la Réserve de chasse maritime du Mont-Saint-Michel. Impact sur l'avifaune. *Bull. ONC*, 248 : 22-29.
- SHAW W.B. (1999) Petition for *Spartina* control in Northland. *Conservation Advisory Sciences Notes n° 253*, Department of Conservation, Wellington, 10 p.
- SHAW W. B. & Gosling, D. S. (1997) *Spartina* ecology, control and eradication – Recent New Zealand Experience, *Second International Spartina Conference Proceedings*: 32-38.
- SHAW W. B., GROVE P. B. & HOSKING M. A. (1998) *Spartina in the Makety estuary*. Environment Bop, 27 p
- SHAW W. B. & ALLEN R. B. (2003) *Ecological impacts of sea couch and saltwater paspalum in Bay of Plenty estuaries*. DOC Science Internal Series, 113. Department of Conservation, Wellington, 18 p.
- SHERWOOD B. R., GARDINER B. G. & HARRIS T. (2000) *British Saltmarshes*. Cardigan, UK, 417 p.
- SIMPSON J. (1995) Wading birds of Anderson Inlet and the work of the Victorian Wader Study Group. In RASH J. E., WILLIAMSON R. C. & TAYLOR S. J. (eds.) *Proceedings of the Australian Conference of Spartina control*. A Victorian Government Publication, Melbourne Australia.

- SMITH C. R. & EVANS P. R. (1973) Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. 1. Feeding ecology and behavior of the bar-tailed godwit. *Wildfowl*, 24: 135-139.
- SOURNIA A., FAGOT C., TRIPLET P. & DESPREZ M. (2000) *Contrôle de la Spartine en Baie de Somme : contribution à la réflexion*. SMACOPI, 46 p + annexes.
- SPICHER D. P. & JOSSELYN M. (1985) *Spartina* (Gramineae) in Northern California: distribution and taxonomic notes. *Madrona*, 32: 158-167.
- STENVALL C. (1999) *The Quality Machine in Proceedings from the 1999 Spartina eradication Post-Season Review*. Natural Resource Building Olympia, Washington.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D. & CALDOW R. W. G. (1997). Modelling interference from basic foraging behaviour. *Journal Animal Ecology*, 66: 692-703.
- STRALBERG D., TONIOLO V., PAGE G. W. & STENZEL L. E. (2004) *Potential impacts of non-native Spartina spread on Shorebird populations in South San Francisco Bay*. Final report to Coastal Conservancy Invasive *Spartina* project. 63 p.
- SULLIVAN A. J. (2001) *A comparison between fish assemblages in Rice grass Spartina anglica and adjacent mudflats habitats in the Tamar estuary, Tasmania*. B. Appl. Science (Honours) thesis, Australian Marine College.
- SWALES A. (2000) *Spartina* – an alien sediment accumulator in our estuaries. *Coastal news*, 15: 1-3.
- SWALES A., OVENDEN R., McDONALD I. T., BURT L. K. & HAWKEN J. (2003) *Effects of Gallant herbicide for Spartina control: Spartina decomposition and sediment remobilisation*. National Institute of Water & Atmospheric Research, 79 p.
- SWALES A., McDONALD I. T. & GREEN M. O. (2004) Influence of wave and sediment dynamics of Cordgrass *Spartina anglica* growth and Sediment accumulation on an exposed intertidal flat. *Estuaries*, 27: 225-243.
- TEAL J. M & WIESER W. (1966) The distribution and ecology of nematodes in a Georgia saltmarsh. *Limnol. Ocean*, 11: 217-222.
- TESSIER M. (1998) *Conséquences sur la végétation des aménagements réalisés dans la Réserve de chasse maritime de la baie du Mont-Saint-Michel*. Rapport ONC/Université Rennes 1, 18 p., annexes.
- THOM R. M. (1992) Accretion rates of low intertidal salt marshes in the Pacific Northwest. *Wetlands*, 12: 147-156.
- THOMPSON J. D. (1991) The biology of an invasive plant: What makes *Spartina anglica* so successful?. *BioScience*, 41: 393-401.
- THOMPSON J. D., MCNEILLY T. & GRAY A. J. (1991) Population variation in *Spartina anglica* C.E. Hubbard. II. Reciprocal transplants among three successional populations. *New Phytol.*, 117: 129-139.
- TRIPLET P., FAGOT C., VAN IMBECK S., SOURNIA A. & SUEUR F. (2002) Rôle de la végétation dans l'utilisation de l'estran par les limicoles. *Alauda*, 70 : 445-449.
- TUBBS C. R., TUBBS J. R., KIRBY J. S. (1992) Dulin *Calidris alpina alpina* in the Solent, southern England. *Biological Conservation*, 60: 15-24.

- TYLER C. & ZIEMAN J. (1996) *The role of tidal creeks in the development of a barrier island Spartina alterniflora marsh*. University of Virginia, VCR-LTRE Student Conference.
- VALÉRY L. (2001) *Progression d'Elytrigia atherica dans un marais salé : incidence sur les flux de matière organique*. Mémoire de DEA, rapport MNHN/Université Rennes I, 38 p.
- VALÉRY L. (2006) *Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive : le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation*. Thèse de doctorat du MNHN, Paris, 261 p.
- VALÉRY L., BOUCHARD V. & LEFEUVRE J.-C. (2004). Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands*, 24: 268-276.
- VALÉRY L., SCHRICKE V., FRITZ H & LEFEUVRE J.-C. (2008). A synthetic method to assess the quality of wintering sites for the Dark-bellied Brent Goose *Branta bernicla bernicla*—The case study of the salt marsh of Vains in the Mont-Saint-Michel Bay, France. *Vogelwelt*, 129: 221-225.
- VAN WIJNEN H. J., BAKKER J. P. & DE VRIES Y. (1997) Twenty years of salt marsh succession on a Dutch coastal barrier island. *Journal of Coastal Conservation*, 3: 9-18
- VASKE J. J., RIMMER D. W. & DEBLINGER R. D. (1994) The impact of different predator exclosures on Piping Plover nest abandonment. *Journal of Field Ornithology*, 65: 201-209.
- VAUGHAN D. (2000) *Sandbanks, saltmarshes and Spartina in Morecambe Bay: an information and study guide for students*. doc multicop, 49 p.
- VERGER F. (1968) *Marais et wadden du littoral français*. thèse de doctorat, université de Bordeaux, 541 p.
- VINTHER N., CHRISTIANSEN C. & BARTHOLDY J. (2001) Colonisation of *Spartina* on a tidal water divide, Danish Wadden Sea. *Danish Journal of Geography*, 101: 11-20
- WALLINGFORD H. R. (1994) *Chichester Harbour. Assessment of the fate of mud eroded from intertidal areas*. Report EX 3094.
- Washington State Department of Agriculture, North Puget Sound Spartina Task Force (1999-2000) *Spartina management plan for North Puget Sound*. 30 p.
- Washington State Department of Agriculture (2000) *Spartina management plan for hood canal*. Washington State Department of Agriculture, 75 p.
- WELLS A. (1995) Rice Grass in Tasmania: an overview. *Proceedings of the Australian Conference on Spartina control*. In RASH J. E., WILLIAMSON R. C., TAYLOR S. J. (eds.) Victorian Government Publication, Melbourne, Australia.
- WHITEHOUSE R. J. S. & ROBERTS W. (1999) *Intertidal Mudflats*. Final Report, Predicting the morphological evolution of intertidal mudflats, Report SR 538, Environment Agency R&D Technical Report W191, 34 p + annexes.
- Willapa National Wildlife Refuge (1997) *Control of Smooth Cordgrass Spartina alterniflora on Willapa National Wildlife Refuge, Environmental Assessment*. doc. Multicop. 126 p.
- WILLIAMS G. (2004) Discovery of a new salt marsh invasive to British Columbia, English Cord Grass (*Spartina anglica* C.E. Hubb) and management initiatives in 2003. *Botanical electronic news*, 324.

- WILLIAMSON M. & FITTER A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, 77: 1661-1666.
- WU M.-Y., HACKER S., AYRES D., STRONG D. R. (1999) Potential of *Prokelisia spp* as biological control Agents of English Cordgrass, *Spartina anglica*. *Biological control*, 16: 267-273.
- ZHANG M., USTIN S. L., REJMANKOVA E., SANDERSON E. W. (1996) Monitoring Pacific coast salt marsh using remote sensing. *Ecological applications*, 7 : 1039-1053.
- ZIPPERER V. T. (1996) *Ecological effects of the introduced cordgrass, Spartina alterniflora, on benthic community structure in Willapa Bay*. Washington. Mstrs thesis. University of Washington, Seattle, Wa, 119 p.

Chapitre IX : Menaces et risques sur les oiseaux et leurs habitats

Introduction	633
Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Pollutions aiguës et chroniques : zones à risques, gestion	637
Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Impact des parasites sur les oiseaux	645
Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Méthodes d'études des parasites et de leurs impacts	655
Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Epizooties : quels risques, prévention, gestion	659
Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	
Portage latent d'agents pathogènes par les oiseaux d'eau	669
Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	

Introduction

Sophie LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU

L'état sanitaire des oiseaux sauvages est important à connaître pour plusieurs raisons. En premier lieu, il y a un intérêt fondamental à inventorier les différents parasites (au sens anglo-saxon, c'est-à-dire englobant les bactéries et les virus) présents chez les espèces de la faune sauvage. Toujours en termes de recherche, il apparaît clairement que la relation hôtes-parasites est un facteur d'équilibre des populations et ce même si la prévalence apparente de ces parasites est faible (Tompkins *et al.*, 2002). En termes plus appliqués, une des premières raisons de suivre l'état sanitaire de la faune sauvage, et plus particulièrement des oiseaux, est de considérer la faune sauvage comme sentinelle de l'environnement, des pollutions ou des risques d'épizooties (Moutou, 2000). En effet, des animaux de la faune sauvage peuvent être plus sensibles à des maladies et permettre donc le déclenchement d'une alerte précoce. Mais les agents pathogènes véhiculés par les oiseaux sauvages peuvent aussi se transmettre à la faune domestique et poser des problèmes d'ordre économique (un exemple peut être la peste aviaire). Certains peuvent également se transmettre à l'homme et poser des problèmes de santé publique (un exemple, pour les oiseaux est le virus West Nile). Enfin, les maladies de la faune sauvage peuvent avoir des conséquences sur les populations animales en affectant les populations : certaines intoxications peuvent compromettre la reproduction et donc limiter les populations d'espèces menacées.

D'autre part, tout comme la faune domestique peut être contaminée par la faune sauvage, celle-ci peut être contaminée par celle-là ou par l'homme, si des espèces sauvages « naïves » se retrouvent en contact d'organismes contaminés « sains » : c'est ce qui a été montré, par exemple, avec une contamination de Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* en Antarctique par des salmonelles (Olsen *et al.*, 1996).

Dans la prévision du danger de maladies émergentes, Artois (2003) insiste également sur la nécessité d'étudier la faune sauvage comme facteur de risque (dans le cas de la faune sauvage en tant que réservoir naturel), et particulièrement la faune sauvage affectée par les changements globaux (changements climatiques, déforestation...). Selon cet auteur, la prévention de ces risques passe par une meilleure connaissance de la prévalence des maladies de la faune sauvage et par une analyse spatiale de cette prévalence : il est nécessaire d'utiliser comme indica-

teurs de risques des espèces faciles à échantillonner, présentant des marqueurs d'infection identiques à ceux utilisés en routine pour la faune domestique ou l'homme, et exposés à la source d'infection de manière régulière. Si les espèces sont non sensibles à la maladie étudiée, ce sont des traceurs de l'infection ; s'ils sont sensibles ce sont des sentinelles (figure 1).

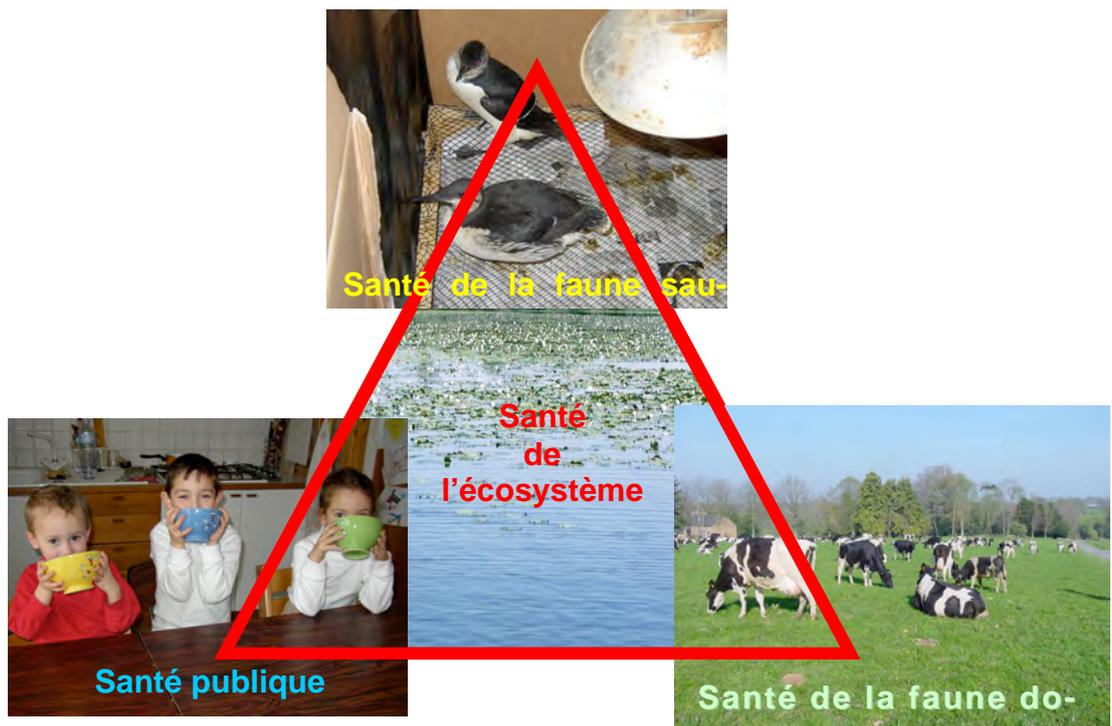


Figure 1 : interrelations entre la santé des différents composants des écosystèmes

Une dernière raison justifiant l'étude de l'état sanitaire se rapproche de l'intérêt de la recherche fondamentale. Lors de grandes catastrophes écologiques comme les déversements accidentels d'hydrocarbures ou des épizooties de la faune sauvage, les vétérinaires impliqués dans la réhabilitation de la faune sauvage sont confrontés aux problèmes du manque de normes médicales des espèces sauvages : l'acquisition de données concernant les parasites, bactéries, virus, habituellement présents chez les espèces sauvages permet de prévoir des mesures appropriées, à la fois pour protéger les personnes s'occupant des animaux en détresse et les élevages d'animaux domestiques voisins, mais également de mieux adapter les traitements (certains virus ou bactéries peuvent être non pathogènes pour les animaux de la

faune sauvage mais fortement pathogènes pour des animaux de la faune domestique et *vice versa*).

Dans ce chapitre, on traitera de l'aspect fondamental en abordant les relations hôtes-parasites et leurs implications sur l'écologie des oiseaux d'eau. On traitera ensuite des aspects appliqués en abordant l'impact des pollutions puis des agents infectieux sur les oiseaux d'eau avec des implications sur la gestion des zones d'accueil en cas de mortalité massive d'oiseaux. Enfin, on traitera des oiseaux d'eau comme vecteur d'agents infectieux et donc leur impact sur la santé publique et sur la santé des animaux domestiques.

Pollutions aiguës et chroniques : zones à risques, gestion

Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU

L'attention sur les pollutions des zones côtières se focalise principalement sur les déversements dus à l'homme. On exclut ici les suintements naturels d'hydrocarbures, les éruptions au fonds des mers, les apports de sédiments par les fleuves. La grande majorité des déversements entraîne des pollutions chroniques : rejets permanents ou semi-permanents, autorisés ou illicites. Les rejets autorisés obéissent à des normes conçues pour limiter leur impact sur des zones prédéfinies et à des niveaux jugés acceptables par des autorités nationales ou des commissions internationales. Les rejets illicites peuvent prendre des formes diverses : dépassement des normes, adjonction d'un produit, déversement en un lieu non autorisé (dégazage et déballastage notamment). Les pollutions aiguës sont liées à des accidents lors du transport, notamment, mais également au niveau des plateformes de production. Les zones littorales françaises sont donc particulièrement exposées en raison de l'importance du trafic maritime, notamment au niveau de certains passages « clés » comme le rail d'Ouessant¹ pour la zone Manche-Atlantique ou le sud de la Corse pour la Méditerranée.

Les impacts les mieux documentés de ces pollutions sur les zones littorales sont les pollutions accidentelles par les hydrocarbures mais les pollutions par d'autres produits chimiques peuvent également se produire et avoir des effets non négligeables. Dans ce chapitre sont traitées essentiellement des pollutions par les hydrocarbures en essayant d'extrapoler, au moins pour la partie gestion aux autres pollutions chimiques.

On se reportera pour plus de détails aux sites internet du Centre de documentation, de recherche et d'expérimentations sur les pollutions accidentelles des eaux (CEDRE, www.cedre.fr), responsable, au niveau national, de la documentation, de la recherche et des expérimentations concernant les produits polluants, leurs effets, et les méthodes et moyens spécialisés utilisés pour les combattre, et de l'International Petroleum Industry Environmental

¹ Chaque jour, plus de 300 navires passent dans un sens ou un autre à la pointe de la Bretagne transportant plus de 600 000 tonnes de produits dangereux (hydrocarbures, produits chimiques, radioactifs ou explosifs).

Conservation Association (IPIECA, www.ipieca.org), association internationale des industries pétrolières et gazières ayant des objectifs environnementaux et sociaux.

Impact de la pollution par les hydrocarbures sur les zones littorales

Lorsqu'une marée noire atteint le littoral, ou lorsqu'elle a lieu directement à proximité de la côte, les phénomènes de souillure et d'engluement touchent les peuplements de la zone de balancement des marées. Les oiseaux et mammifères marins sont des victimes évidentes, qu'il s'agisse des multiples espèces d'oiseaux se nourrissant sur l'estran à marée basse et nichant en bordure de mer, ou des mammifères marins se reposant sur le rivage. Mais les algues, les poissons, les coquillages, les crustacés qui vivent dans les mares littorales, sur les rochers et dans le sable des plages ou les vasières, sont inévitablement touchés.

Suivant la nature du littoral, l'impact peut être relativement variable : les côtes rocheuses, les plages de galets, les graviers, le sable grossier, le sable fin, les zones marécageuses, ont des sensibilités très différentes face à une marée noire.

Un certain nombre de processus naturels éliminent les hydrocarbures du littoral grâce, notamment, à l'action des vagues. Le nettoyage naturel est normalement plus rapide sur les plages de sédiments grossiers relativement exposées que sur les vases abritées (IPIECA, 1999). La floculation d'argiles et d'hydrocarbures favorise le nettoyage naturel en réduisant l'adhérence des hydrocarbures aux galets. Les hydrocarbures persistent longtemps s'ils sont recouverts de sédiments par l'action du vent et de l'eau. Leur pénétration en profondeur dans les sédiments favorise la formation de chaussées asphaltiques. D'autre part, la profondeur de la pénétration est dictée notamment par la taille des particules (la pénétration de la vase est moins importante que celle des sédiments plus grossiers), la viscosité des hydrocarbures (les hydrocarbures visqueux ont tendance à pénétrer moins profondément que les hydrocarbures de faible viscosité comme un brut léger ou le gasoil), l'écoulement de l'eau (dans le cas des vasières intertidales, loin des chenaux, la teneur en eau empêche les hydrocarbures de pénétrer le substrat). La dégradation par les micro-organismes (biodégradation) n'intervient pas avant que la plupart des hydrocarbures aient été éliminés par des processus physiques. La biodégradation joue un rôle important en réduisant la toxicité des hydrocarbures. Elle s'inscrit dans la durée lorsque la teneur en oxygène est limitée dans les sédiments fins mal drainés ou à l'intérieur de couches

épaisses d'hydrocarbures. Du point de vue écologique, les effets des hydrocarbures sur les sédiments abrités sont les plus problématiques parce que ces derniers sont davantage susceptibles de retenir les hydrocarbures, et parce qu'ils sont plus productifs en macrofaune benthique, source de nourriture pour de nombreuses espèces dont les oiseaux d'eau. Par exemple, à la suite du déversement du *Sea Empress* à l'ouest du Pays de Galles en 1996, de nombreux amphipodes, coques et solens ont disparu.

Par ailleurs, toutes les espèces d'invertébrés n'ont pas la même sensibilité. Ainsi, dans le cas de la marée noire du *Sea Empress*, les populations de gastéropodes ont récupéré en quelques mois alors que populations d'amphipodes n'étaient toujours pas revenues à leur état initial au bout d'un an.

Impact de la pollution par les hydrocarbures sur les oiseaux

Dans ce paragraphe, sont décrits les impacts d'une façon générale, ceux-ci étant variables en fonction du type d'hydrocarbures ou du polluant chimique en cause mais également en fonction de la sensibilité des espèces (notamment en fonction de la portion d'estran/mer qu'elles fréquentent), du temps de contact avec le polluant. Les effets du polluant sont en rapport avec la toxicité propre du produit et également avec ses effets physiques. L'ingestion, soit directement avec des proies ou avec de l'eau soit lors du lissage des plumes, peut occasionner des lésions plus ou moins graves du système gastro-intestinal (avec notamment des ulcères gastro-intestinaux), une diminution des défenses immunitaires accompagnée, par exemple, d'atteintes organiques au foie et aux reins. Ces atteintes se rencontrent dans des cas de consommations prolongées (toxicité chronique du produit), c'est-à-dire plutôt sur des oiseaux faiblement englués qui n'ont pas pu être récupérés pour les soins. C'est le cas en général des limicoles et des laridés. L'inhalation peut conduire à des atteintes ou à des insuffisances respiratoires et neurologiques. Chez les oiseaux marins qui passent une partie de leur vie sur l'eau, le premier effet, et souvent le plus important, est la présence d'hydrocarbures sur les plumes qui peut perturber la structure du plumage dont la fonction est de piéger l'air chaud près du corps tout en éloignant de la peau l'air froid et l'eau, permettant ainsi le maintien de la température corporelle et de la flottabilité. Ainsi les oiseaux marins mazoutés, souffrant d'hypothermie et s'affaiblissant rapidement en essayant de rester hors de l'eau peuvent arriver sur la côte très affaiblis et déshydratés. Cette déshydratation et cette cachexie des oiseaux s'échouant sont d'autant plus importantes, et donc d'autant plus difficiles à traiter que les oiseaux se sont conta-

minés loin du rivage (cas lors de la marée noire de l'*Erika* en 1999 sur les côtes françaises).

L'impact d'une pollution aiguë ou chronique par les hydrocarbures ou d'autres produits chimiques peut être indirect (Deceuninck, 2002). D'une part, la présence d'hydrocarbures, de façon aiguë ou chronique peut modifier la répartition de la flore et de la faune de l'estran modifiant donc la ressource alimentaire mais également l'habitat des oiseaux. D'autre part, les opérations de nettoyage des côtes lors d'accidents peuvent entraîner des dérangements non négligeables sur les zones de repos et d'alimentation. Par exemple, lors du naufrage de l'*Erika*, les opérations de nettoyage ont impliqué plus de 5 000 personnes à terre du 24 décembre 1999, date du déclenchement du plan POLMAR terre² jusqu'en avril 2000, date de la fin du nettoyage grossier et du passage au nettoyage fin, c'est-à-dire pendant la majeure partie de la saison d'hivernage et le début de la saison de reproduction. Toutefois, dans le cas de l'*Erika* comme dans le cas d'autres marées noires similaires, ces perturbations des populations d'oiseaux côtiers semblent temporaires avec un retour à la normale de la fréquentation des principales zones d'hivernage deux à trois ans après l'accident (Deceuninck, 2002) pour les limicoles et les anatidés côtiers.

La gestion d'une pollution aiguë sur une zone côtière

Aucune zone du littoral français n'est à l'abri d'une pollution par les hydrocarbures ou par d'autres produits chimiques et la prévision de plans d'intervention est indispensable. Tous les échecs majeurs, notamment dans la prise en charge des oiseaux, sont venus d'un manque de préparation et de l'absence de plans d'intervention valides.

Les plans POLMAR n'intègrent pas les oiseaux *a priori* et il peut donc être nécessaire soit d'intégrer les commissions d'élaboration de ces plans au niveau départemental (préfecture), soit d'élaborer son plan « oiseaux ».

Les conditions d'une bonne planification sont reprises du *Guide de l'IPIECA*, n 13. Elles comprennent :

- 1. Les conditions de travail sécurisées pour les intervenants,

² Plan POLMAR : plan local d'intervention d'urgence en cas de pollution marine. Il est décliné en un plan POLMAR mer et un plan POLMAR terre en fonction de la localisation de la pollution. Les plans POLMAR sont élaborés au niveau de chaque département.

- 2. Les co-objectifs premiers de l'intervention visant à réduire l'impact sur la santé de la faune sauvage et les fonctions écologiques menacées ou atteintes par le déversement,
- 3. La collecte objective et systématique des données afin de faciliter les études d'impact là où la législation et le régime d'indemnisation imposent de telles évaluations,
- 4. L'utilisation responsable des moyens, la vérification de la documentation des coûts,
- 5. L'intégration des parties prenantes défendant la faune sauvage et l'environnement dans la planification et la conduite de la lutte afin de favoriser la coopération et la collaboration,
- 6. L'utilisation de protocoles et de pratiques internationalement acceptés,
- 7. La réduction au minimum de l'impact environnemental des activités de prise en charge de la faune sauvage,
- 8. Le respect des dispositions légales permettant le contact rapproché avec la faune sauvage et notamment sa capture, sa détention, son identification et sa remise en liberté,
- 9. La prise en charge de la faune sauvage intégrée au sein de l'activité de lutte.

Une « réponse faune sauvage professionnelle » (*Guide* de l'IPIECA, 2004) est une action rationnellement planifiée et exécutée dont l'objectif est de :

- minimiser les impacts de la marée noire sur la faune sauvage,
- collecter systématiquement des données qui peuvent permettre d'évaluer l'impact de la marée noire sur la faune sauvage,
- s'assurer que tous les animaux mazoutés vivants sont traités « humainement »,
- décrire clairement une hiérarchisation où tous les postes clé sont identifiés et compris,
- contrôler les coûts et être en concordance avec les critères internationaux de compensation,
- maximiser la sécurité et la santé humaine et de l'environnement.

Une fois la réponse définie et les conditions de captures des oiseaux mazoutés réunies, il faut se poser la question de la réhabilitation ou de l'euthanasie de ces oiseaux (*tableau I*), l'intérêt étant discutable en fonction des moyens disponibles notamment mais également en fonction d'arguments

éthiques. Il est important de s'être posé la question et d'avoir des arguments, car la question sera posée dans tous les cas.

Tableau I : arguments en faveur et contre la réhabilitation de la faune mazoutée

arguments pour	arguments contre
philosophiques-éthiques	
Les marées noires sont causées par l'activité humaine et il est donc de la responsabilité humaine de limiter les dommages à l'environnement ainsi que l'impact sur les animaux	La réhabilitation de la faune sauvage mazoutée est source de stress et de souffrance : il est préférable d'euthanasier ces animaux.
La réhabilitation et la limitation des souffrances sont techniquement possibles. Si cette possibilité technique existe, elle doit être employée.	
biologiques	
Quand une proportion significative d'une population menacée ou en danger est mazoutée, une réhabilitation bien conduite peut augmenter les chances de survie de cette population.	La réhabilitation de la faune sauvage mazoutée n'a pas d'impact sur les populations.
Les techniques développées avec des espèces mazoutées communes sont applicables sur les espèces rares.	Les oiseaux ayant été mazoutés et réhabilités ne se reproduisent pas.
efficacité	
Les données de survie post-relâchers sont encourageantes pour de nombreuses espèces	Tous les animaux meurent dans tous les cas.
sociaux	
Le public attend une prise en charge des oiseaux mazoutés et si rien n'est organisé, de nombreuses personnes le font chez elles.	Réhabiliter des animaux mazoutés laisse penser que les marées noires ne sont pas un problème.
financiers	
Le coût de la réhabilitation de la faune sauvage mazoutée représente un faible pourcentage du coût global de la réponse « marée noire ».	La réhabilitation de la faune sauvage mazoutée est trop chère.

Globalement en France, les arguments en faveur de la réhabilitation l'emportent et sont défendus par la plupart des associations naturalistes nationales et régionales, ainsi que par le réseau des vétérinaires praticiens pour la faune sauvage.

Une fois prise la décision de soigner, il est important de se mettre en contact avec les centres de sauvegarde les plus proches, les vétérinaires du réseau afin d'établir la meilleure alternative en cas d'afflux massif d'oiseaux : expédition dans un centre permanent sans tri préalable, tri et

soins sur place dans un centre temporaire ou tri sur place et expédition dans un centre permanent. Le tri sur place offre l'avantage d'une meilleure efficacité dans les centres de sauvegarde et de collecter des données pour les études d'impacts de la marée noire. L'ensemble des éléments pour la création d'un centre de tri, d'un centre de sauvegarde temporaire et pour les soins aux oiseaux mazoutés sont disponibles dans Rigaudeau *et al.* (2002) et dans le *Guide sea-alarm* (Nijkampf, 2006). En l'absence de contact avec des personnes susceptibles d'organiser la réhabilitation de la faune sauvage, l'association européenne sea-alarm peut être contactée (www.sea-alarm.org ou www.oiledwildlife.eu).

Impact des parasites sur les oiseaux

Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU

Les populations animales qui vivent à l'état sauvage sont régulées par plusieurs facteurs complexes, biotiques et abiotiques. Les parasites représentent un de ces facteurs biotiques. Des théories sur les relations hôte-parasite émergent aujourd'hui à la faveur du très beau modèle expérimental que représente l'hôte « oiseau », Bush *et al.* (1990) ayant montré que les oiseaux figuraient parmi les hôtes les plus parasités. L'impact du parasite sur la santé, la dynamique démographique et sur le comportement de l'hôte oiseau motive actuellement la plupart des travaux menés conjointement par les biologistes, les parasitologues et les ornithologues. Les études portant sur le système « hôte-parasite » tentent de faire la synthèse des théories actuelles, des concepts théoriques et des observations de base.

Notions d'écologie parasitaire

Van Beneden (1878) définit ainsi le parasite :

« Le parasite est celui qui fait profession de vivre aux dépens de son voisin, et dont toute l'industrie consiste à l'exploiter avec économie, sans mettre sa vie en danger. C'est un pauvre qui a besoin de secours pour ne pas mourir sur la voie publique, mais qui pratique le précepte de ne pas tuer la poule pour avoir les œufs. On voit qu'il se distingue essentiellement du commensal qui est simplement un compagnon de table. Le carnassier tue sa proie pour s'en repaître ; le parasite ne la tue pas, il profite au contraire de tous les avantages dont jouit l'hôte auquel il s'impose ».

Aujourd'hui, les scientifiques ne voient plus seulement le parasite comme un « profiteur » mais le considèrent et surtout l'association hôte-parasite d'un point de vue évolutionniste. L'être vivant n'est pas l'expression d'un phénotype isolé et autonome : c'est le résultat du génome d'un individu-hôte modifié par de multiples génomes d'individus-parasites. Ce « phénotype étendu » peut masquer le phénotype de l'individu-hôte, comme le montrent certains hôtes intermédiaires dont toutes les ressources, toute la physiologie, tous les comportements sont manipulés en vue de produire des

descendants du parasite, au détriment des descendants de l'hôte (Combes, 1995).

On distingue les ectoparasites (en contact avec le milieu extérieur), les endoparasites (dans un organe, un tissu ou une cellule sans communication avec le milieu extérieur) et les mésoparasites (dans un organe ayant un contact avec le milieu extérieur) (Combes, 1995).

Plusieurs espèces d'hôtes, le plus souvent non apparentées, peuvent être successivement exploitées au cours du développement du parasite ; c'est le cycle biologique. Les hôtes en succession dans le cycle constituent la séquence d'hôte. La séquence d'hôte obligatoire la plus simple comprend un seul type d'hôte, les plus complexes jusqu'à quatre. L'hôte définitif est celui où le parasite adulte se reproduit sexuellement, tandis que l'hôte intermédiaire est un hôte obligatoire qui abrite un stade du cycle qui ne se multiplie pas ou bien se multiplie de manière asexuée. Quand le parasite pénètre dans un organisme sans s'y multiplier, on parle d'infestation, s'il se multiplie, on parle d'infection. Dans certains cas, le parasite est transmis à l'hôte définitif par un hôte intermédiaire appelé vecteur. Il s'agit soit d'arthropodes qui transmettent le parasite par dépôt ou injection du stade infestant, soit de proies qui transmettent le parasite lorsqu'elles sont ingérées. Parfois, le parasite peut utiliser un hôte non obligatoire, l'hôte paraténique, à l'intérieur duquel il y a généralement concentration des parasites (Combes, 1995).

Les espèces hôtes sont composées d'individus divers, hétérogènes, qui, par conséquent, n'offrent pas au parasite des opportunités de colonisation identiques. Dans une population d'hôtes subissant une infestation parasitaire, tous les individus hôtes potentiels ne sont pas parasités. Parmi les individus parasités, on peut déterminer l'intensité parasitaire individuelle ou l'abondance individuelle : c'est le nombre de parasites se trouvant dans un individu déterminé. L'intensité moyenne ou abondance moyenne est le nombre moyen de parasites par individu parasité ; elle est obtenue en faisant la moyenne des intensités individuelles. La prévalence ou taux parasitaire est le rapport entre le nombre d'individus parasités et le nombre total d'individus de la population. L'incidence est le nombre d'individus qui s'infestent pendant un intervalle de temps déterminé (Combes 1995).

Impact des parasites sur la démographie des populations d'oiseaux sauvages

Une étude en laboratoire sur des souris (Scott & Dobson, 1989) montre qu'un parasite peut réguler à lui seul la démographie d'une population hôte. Dans cette étude, la mortalité induite par le parasite peut être qualifiée de « mortalité additive » ; la diminution de la population de souris ne se serait pas produite en l'absence du parasite. La mortalité est dite additive quand elle vient s'ajouter aux autres causes de mortalité dans la population hôte. Or, dans les conditions naturelles, le caractère additif de la mortalité induite par le parasite n'est ni évident ni facilement démontrable. Certes, l'individu parasité est affaibli, peut mourir parce qu'il est confronté à des conditions défavorables (par exemple, climatiques), ou parce qu'il est plus facilement capturé par un prédateur. Mais ne prend-il pas simplement la place d'un autre individu qui aurait été de toute manière éliminé de la population ? Si tel était le cas, le bilan serait nul ; le parasitisme n'ajouterait pas de mortalité à la population hôte mais orienterait seulement la mortalité vers certains individus. Ce type de mortalité peut être qualifié de « mortalité compensatoire ». Dans la nature, une mortalité induite par le parasitisme n'est donc pas forcément synonyme de rôle régulateur des parasites (Combes, 1995).

D'autre part, les parasites des oiseaux sauvages ont vraisemblablement un impact plus faible sur la démographie de leur population hôte ; beaucoup de parasites n'entraînent pas de mortalité directe mais diminueraient seulement la fécondité de leur hôte (Toft, 1991 ; Loye & Zuk, 1991 ; May, 1994). Ainsi, Hudson *et al.* (1992a) et Hudson (1994) ont pu démontrer qu'un Nématode *Trichostrongylus tenuis* peut avoir un impact démographique important sur une population de Lagopède d'Écosse *Lagopus lagopus scoticus*. En effet, l'utilisation d'un anthelminthique multiplie le succès reproducteur (défini comme le nombre de jeunes à l'envol) de ces Lagopèdes par quatre. De plus, les populations de Lagopèdes ont fluctué d'une manière négativement corrélée avec l'abondance des parasites sur une période de plus de dix ans. Les années où les parasites sont très abondants coïncident avec une diminution de la taille de la population de Lagopèdes.

Les modèles mathématiques démontrent que l'une des deux conditions suivantes doit être satisfaite pour qu'un parasite régule la population hôte (Combes 1995) :

- la distribution des parasites dans la population hôte est agrégée ; la charge parasitaire chez quelques hôtes est suffisante pour provoquer une mortalité,

- l'effet pathogène doit s'accroître plus vite que la charge parasitaire ; les charges parasitaires les plus fortes provoquent une mortalité même en l'absence de distribution agrégée.

De plus, l'effet pathogène semble étroitement corrélé à la densité de la population hôte. Quand la densité de la population hôte augmente, le nombre d'espèces parasites capables de s'établir dans cette population augmente également ; il est donc plus probable de rencontrer des espèces hautement pathogènes (Skorping, 1996).

L'effet léthal du parasite a été observé dans certains cas (Hudson, 1994). Mais la plupart du temps, il s'agit d'un processus de favorisation qui vise à faciliter la transmission des stades infestants en tuant l'hôte intermédiaire pour faciliter sa consommation par l'hôte définitif (Combes, 1995). Certains auteurs (Crofton, 1971 ; Anderson & May, 1978 ; Hudson & Dobson, 1994) insistent davantage sur l'effet sublétal du parasitisme dont le plus évident est la spoliation directe exercée par le parasite sur son hôte. Hillgarth & Osborne (1991) montrent que des faisans infestés par le Nématode *Heterakis* sp. présentaient des réserves graisseuses significativement moins importantes que les oiseaux non infestés. Mais l'effet principal du parasitisme chez les oiseaux est la diminution des défenses immunitaires face aux éléments défavorables du milieu extérieur (Galaktionov, 1996). Du point de vue du parasite, chaque hôte potentiel existe comme un écosystème, comprenant des facteurs biotiques et abiotiques. Si les limites de tolérance du parasite ne sont pas dépassées dans l'environnement « hôte », le parasite peut s'établir (Wasson, 1993). L'hôte, quant à lui, va réagir. Toutefois, un oiseau peut héberger des parasites mais peut ne pas être atteint de maladie parasitaire parce qu'il existe un équilibre entre son système immunitaire et le pouvoir pathogène du parasite. Cet équilibre peut être rompu après un stress pathologique, physiologique ou environnemental. Par ces effets pathogènes, le parasitisme peut agir principalement à trois niveaux :

- diminution des capacités de survie,
- diminution des capacités de reproduction,
- diminution des capacités de compétition.

Impact en période inter-nuptiale

Le parasite influe sur la capacité de survie par plusieurs biais :

- les réserves alimentaires de l'hôte sont en partie détournées pour sa propre survie et pour sa reproduction,
- la réponse immunitaire de l'hôte induite par la présence du parasite est coûteuse en énergie et stressante,
- l'hôte peut souffrir de dommages mécaniques dont le parasite est directement responsable,
- l'hôte enfin peut être la victime d'un stress chimique provoqué par les déchets métaboliques libérés par le parasite (Atkinson & Van Ripper, 1991 ; Clark, 1991).

Le parasite peut avoir un impact sur le comportement de l'hôte intermédiaire « proie » ou sur le comportement et le régime alimentaire de l'hôte définitif « oiseau ».

Les parasites qui sont transmis des proies aux prédateurs sont souvent associés à une altération comportementale de la proie. Ces modifications comportementales sont une stratégie du parasite pour favoriser sa consommation par l'hôte final. Un exemple est fourni par un Cestode cyclophylididé *Flamingolepsis liguloides*. Son hôte intermédiaire est un crustacé *Artemia* sp. et son hôte définitif est le Flamant rose *Phoenicopterus ruber*. Le Flamant s'infeste en consommant les crustacés. Alors que les femelles d'*Artemia* indemnes sont incolores et occupent toute la colonne d'eau, les femelles parasitées sont colorées et se déplacent en surface. Ce comportement et cette modification morphologique seraient de nature à faciliter leur repérage et leur capture par les Flamants (Robert & Gabrion, 1991).

Au contraire, l'hôte définitif peut chercher à éviter des proies parasitées. Ainsi certaines proies, intéressantes au niveau énergétique mais potentiellement parasitées, seraient écartées du régime alimentaire de l'oiseau ; beaucoup d'invertébrés du littoral sont parasités par divers helminthes et beaucoup de ces parasites sont dangereux pour les oiseaux d'eau et marins (Galaktionov & Butsnes, 1996). Hulscher (1982) montre que les Huîtres pies *Haematopus ostralegus* captifs et libres de la mer des Wadden (Pays-Bas) rejettent activement les *Macoma balthica* parasités par les métacercaires de *Parvatrema affinitis* après les avoir ouvertes. La consistance granuleuse de la chair du bivalve parasité par les métacercaires inciterait l'oiseau à ne pas le consommer. Goss-Custard (1984) suppose que la fréquence d'infestation des proies des Huîtres pies peut également affecter leur taux

de consommation alimentaire (nombre de proies prélevées) du fait de la perte de temps entraînée par le rejet des proies parasitées.

Dans le choix de ses proies, l'oiseau essaie de minimiser les coûts (de recherche, de préhension...) et de maximiser le gain énergétique. Le risque parasitaire apparaît ainsi comme un coût qui peut ne pas être négligeable.

Le comportement de défense le plus évident des oiseaux vis-à-vis des ectoparasites est le lissage du plumage par le bec. Ce comportement peut représenter une part importante du budget-temps d'un oiseau. Coatgreave & Clayton (1994), étudiant le budget-temps de 62 espèces d'oiseaux, montrent que ceux-ci passent en moyenne 9,2 % de leur temps en activité de maintenance, 92,6 % de ce temps étant consacré au nettoyage des plumes. Ainsi, les Huîtres pies, pour compenser du temps perdu pour l'alimentation – en captivité par réduction artificielle du temps de marée basse (Swennen *et al.* 1989), en liberté par augmentation des interférences intra-spécifiques ou du dérangement – ne diminuent pas ces activités de nettoyage de plumes, ce qui indique que ces activités ont une signification adaptative importante (Urfi *et al.*, 1996). Les oiseaux présentant un bec ou des pattes déformés ont souvent une forte charge en ectoparasites. Cependant, ceci pourrait simplement s'expliquer par une détérioration de leur état général (Clayton, 1991a).

Impact sur la migration et sur la mue

Pourquoi certains oiseaux estivent-ils sur les zones d'hivernage alors que d'autres du même âge migrent au printemps vers leurs zones de reproduction nordique ? Il était habituellement admis que les limicoles estivants étaient des juvéniles (Cramp & Simmons, 1983 ; Evans & Pienkowski, 1984). Les juvéniles représentent en effet, en général, la majeure partie de la population estivante mais pas la totalité. McNeil *et al.* (1994) ont émis l'hypothèse d'une relation de cause à effet avec le parasitisme. Ils ont testé cette hypothèse avec le Chevalier à pattes jaunes *Tringa melanoleuca*. L'étude a porté sur l'évaluation du taux de graisse de réserve et sur le comptage des parasites. Les adultes (>13 mois) ont été distingués des juvéniles (<13 mois). Sur 99 oiseaux (59 adultes et 49 juvéniles) collectés, 57,6 % sont infectés avec de une à quatre espèces de trématodes. Les espèces de trématodes qui parasitent les juvéniles sont plus nombreuses que celles qui parasitent les adultes (dix espèces contre cinq). Certaines espèces de parasites n'infestent que les juvéniles. McNeil *et al.* (1996) observent que les oiseaux les plus parasités sont aussi ceux qui possèdent le moins de graisse

de réserve. Ils observent même une relation exponentiellement décroissante entre la charge parasitaire et le taux de graisse de réserve.

Il est donc très possible que les parasites retardent ou empêchent la migration ; les oiseaux n'ayant pas accumulé suffisamment de graisse n'ont pas l'énergie nécessaire à la migration. Or, les oiseaux d'eau développent un certain degré de résistance à la ré-infestation (McNeil *et al.*, 1994). Ceci expliquerait, en partie, pourquoi les jeunes, plus infestés que les adultes estivent. De même Underhill *et al.* (1994) décrivent l'infestation de deux Bécasseaux maubèche *Calidris canutus* avec le Trématode *Cyclocoelum mutabile*. Ces deux oiseaux présentaient des retards de mue due à un défaut de réserve graisseuse.

Impact en période nuptiale

Les impacts ont surtout été montrés pour les passereaux (pour synthèse voir Le Dréan-Quénech'hdu, 1999). L'expression des caractères sexuels secondaires arborés par les oiseaux mâles serait largement influencée par la charge parasitaire. En s'accouplant de préférence avec les mâles présentant des caractères sexuels secondaires les plus attractifs, les femelles sélectionneraient donc les mâles les plus résistants aux parasites (Hamilton & Zuk, 1982).

Le parasite peut avoir un impact sur le succès reproducteur aussi bien par l'intermédiaire des adultes en agissant sur leur état de préparation avant et après la couvée que directement sur les jeunes.

Toutefois, les premières études expérimentales de l'impact des parasites sur le succès reproducteur de populations d'oiseaux sauvages ont été effectuées sur le Lagopède d'Écosse. En 1986, Hudson étudie plusieurs paramètres du succès reproducteur (taille de la ponte, succès à l'éclosion, nombre de poussins à dix jours ou à six semaines). Pour évaluer l'impact du parasite *Trichostrongylus tenuis* il traite un lot d'oiseaux avec un anthelminthique et le compare avec un lot non traité. Le succès reproducteur montre une corrélation significativement négative avec la charge parasitaire des adultes. Skorpning (1996) a étudié l'impact du parasitisme sur la reproduction des Eiders à duvet *Somateria mollissima*. Cet oiseau ne s'alimente pas pendant la période d'incubation. Il passe donc une grande partie du temps précédant la ponte à s'alimenter. De ce fait, il est très vulnérable aux parasites qui se transmettent par l'alimentation. De manière à quantifier le taux d'infestation parasitaire, 34 femelles ont été capturées juste avant la période de couvaison. L'auteur montre qu'il existe une corrélation négative entre le

taux d'engraissement et le taux d'infestation. Il conclut que c'est la capacité d'un individu à supporter l'infestation parasitaire qui détermine le succès de reproduction ; un oiseau capable d'accumuler suffisamment de graisse malgré la présence de parasites aura de meilleures chances de mener à bien sa couvaison et donc sa reproduction. C'est à cette population qu'appartiennent les reproducteurs précoces.

Galaktionov (1996) montre que le nombre d'espèces parasitaires infectant les oisillons d'Eider à duvet morts varie d'une année sur l'autre. Ceci est probablement corrélé avec les différents niveaux d'infestation des hôtes intermédiaires d'une année sur l'autre. Il apparaît néanmoins que le parasitisme représente l'élément de régulation majeur du taux de survie des oisillons pendant les deux premières semaines de vie ; les oisillons se nourrissent, durant cette période, exclusivement d'invertébrés benthiques.

Prédation et parasitisme

Hudson *et al.* (1992b) ont testé l'hypothèse d'une relation entre le parasitisme et la prédation : les parasites peuvent-ils fragiliser leurs hôtes et par là les rendre vulnérables à leurs prédateurs? L'étude porte sur les Lagopèdes d'Écosse dont le Renard *Vulpes vulpes* est leur seul prédateur naturel. Il repère ses proies grâce aux odeurs que les femelles en incubation émettent alors que les chasseurs abattent les oiseaux au hasard. Les oiseaux capturés par les Renards sont en moyenne plus parasités que les oiseaux abattus par les chasseurs. Plusieurs facteurs peuvent expliquer cela :

- les oiseaux parasités sont plus faibles et se laissent capturer plus facilement,
- les oiseaux parasités se nourrissent plus souvent et passent plus de temps en position vulnérable,
- les oiseaux parasités ont un comportement social différent.

Un quatrième facteur, plus original, explique cette disproportion. À partir de l'exploitation des résultats d'une étude de terrain, Hudson *et al.* (1992) ont constaté que pendant la plus grande partie de l'année, les Lagopèdes émettent des odeurs qui peuvent être détectées par un chien à plus de 50 m. Au printemps, pendant la couvaison, les femelles stoppent leur production d'excréments ; les chiens ne peuvent plus détecter les femelles qui couvent qu'à une distance inférieure à 5 mètres. Or, le Nématode *Trichostrongylus tenuis* parasite à l'état larvaire la muqueuse caecale des Lago-

pèdes et entraîne une perturbation de l'émission d'odeur : il augmente donc la détection des femelles par les prédateurs.

L'importance relative de la prédation et du parasitisme comme phénomène régulateur de populations d'oiseaux est souvent difficile à clarifier. Monnat (communication personnelle) montre que les effectifs de Mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* dans les colonies du cap Sizun sont variables selon les années. Sur les colonies d'effectifs réduits, la charge parasitaire en ectoparasites *Ixodes uriae* est très élevée en comparaison avec la charge moyenne des colonies importantes (Boulinier, 1992). Monnat (communication personnelle) pense que le lien entre l'important portage parasitaire et l'effectif de la colonie n'est pas direct. En effet, les colonies « faibles » ont subi une prédation importante par le Grand Corbeau *Corvus corax* ou le Goéland argenté *Larus argentatus* qui a fait chuter leurs effectifs. Les ectoparasites présents sur le site se sont ensuite concentrés sur les nids restants, augmentant leur charge moyenne. Cet exemple illustre bien que les parasites n'agissent pas indépendamment des autres paramètres de régulation des populations mais en synergie avec ceux-ci.

D'autre part, certains comportements, tels la formation de groupes, sont reconnus pour avoir comme fonction principale la protection contre la prédation (voir, par exemple, Barnard & Thompson, 1985). En effet, un groupe d'oiseaux est moins vulnérable face aux prédateurs car les fonctions de surveillance sont mieux assurées. De plus, un prédateur s'attaque préférentiellement à un oiseau isolé, les groupes adoptant des stratégies de fuite déroutant le prédateur. McLure & Poulin (1991) montrent que, chez les passereaux (45 espèces étudiées), la prévalence de l'infection par les ectoparasites des plumes est significativement plus importante chez les espèces vivant en groupe que chez les espèces solitaires. Les autres paramètres étudiés (taille de l'oiseau, habitude migratoire) n'ont pas d'impact significatif sur les taux d'infection. Ces résultats suggèrent que les individus d'une espèce vivant en groupe ont un risque plus important d'acquérir des parasites plumicoles que les individus d'espèces solitaires. Ce risque peut constituer un coût non négligeable à la formation de groupe.

Conclusion

Le parasitisme peut donc conditionner fortement la biologie des oiseaux : il influence leur comportement de nutrition, de migration et leur vulnérabilité vis-à-vis des prédateurs et des conditions défavorables. La reproduction dans toutes ses modalités et ses conséquences peut être profondé-

ment marquée par la présence des parasites. Dans certains cas, toutes ces interactions permettent aux parasites de réguler, à eux seuls, la démographie des populations d'oiseaux sauvages.

L'idée que les parasites jouent un rôle important dans tous les aspects de l'évolution biologique des oiseaux est restée durant de nombreuses années à l'état embryonnaire. Pourtant, elle correspond à une réalité et elle peut s'extrapoler à l'ensemble des vertébrés (Anderson, 1995). Cependant, beaucoup de travail reste encore à faire : de nombreux articles sont très spéculatifs. En effet, l'étude de l'impact des parasites sur leurs hôtes n'est pas aisée : ces travaux doivent se dérouler sur de longues périodes (plusieurs années) et les parasites ne sont pas les seuls facteurs influençant la biologie des oiseaux. Il est souvent difficile de faire la part des choses entre l'action du milieu et l'action du parasite lui-même. Car, contrairement à ce qui est connu depuis de nombreuses années chez les oiseaux domestiques, très peu d'articles établissent le lien entre la présence de parasites, les lésions, les symptômes ou les signes sub-cliniques (baisse de production par exemple).

Les études sur l'écologie des oiseaux et en particulier l'écologie alimentaire intégrant le facteur parasite dans les coûts liés à l'alimentation sont très peu nombreuses. Pourtant, elles pourraient se révéler utiles pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes comprenant des populations d'oiseaux.

Méthodes d'étude des parasites et de leur impact

Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU

Pour étudier les parasites (au sens européen du terme c'est-à-dire en excluant les bactéries, les virus et les champignons), on peut chercher, soit directement le parasite ou un indice de sa présence, soit l'impact du parasite chez l'hôte (études *in vivo*). Ces dernières études sont généralement appelées à l'utilisation d'antiparasitaires, puis à la comparaison du lot d'animaux traités avec le lot non traité. Il est nécessaire d'utiliser un antiparasitaire rémanent sur une durée assez longue.

Dans les méthodes de recherche du parasite ou d'indices de parasite, une question fondamentale doit d'abord être posée : chez combien d'oiseaux doit-on chercher ce parasite pour être sûr de le trouver ? En effet, on comprend bien que plus la prévalence de l'infestation ou de l'infection est faible, plus l'échantillon doit être grand, d'autant plus que la distribution des parasites chez leur hôte est rarement une distribution aléatoire mais plus fréquemment une distribution agrégée.

Que ce soit pour étudier les parasites chez les oiseaux ou chez leur proie, on pourra se rapporter à Eloit & Koutchoukali (1984) qui déterminent le nombre d'hôtes nécessaires (suivant une loi binomiale) à échantillonner pour évaluer le taux d'infestation d'une population en fonction de la taille de la population et du taux minimal d'infestation recherché (*figure 2*). La *figure 2* montre, par exemple, que l'analyse d'au moins 90 individus permet de détecter une très faible prévalence au seuil de risque 5 %.

Étude des ectoparasites (Doby 1996)

La méthode la plus simple consiste à rechercher les parasites à la loupe sur des oiseaux vivants venant d'être capturés au filet, par exemple. Cette méthode permet de travailler dans des conditions naturelles mais elle est peu efficace : la totalité des parasites ne peut pas être collectée. On peut anesthésier légèrement les oiseaux de façon à procéder à un arrachage systématique des tiques, par exemple. Des « pinces à tiques » existent qui permettent de les collecter sans les endommager (notamment le rostre) pour pouvoir les identifier. La dernière solution est de sacrifier l'oiseau et de le mettre aussitôt après sa mort dans un sac plastique : les ectoparasites se déta-

chent et peuvent être comptés et identifiés. Cette méthode permet de collecter la quasi-totalité des tiques y compris les formes plus petites comme les larves non gorgées de sang. La solution alternative consiste à utiliser des oiseaux venant d'être tués à la chasse, s'il s'agit d'espèces non protégées.

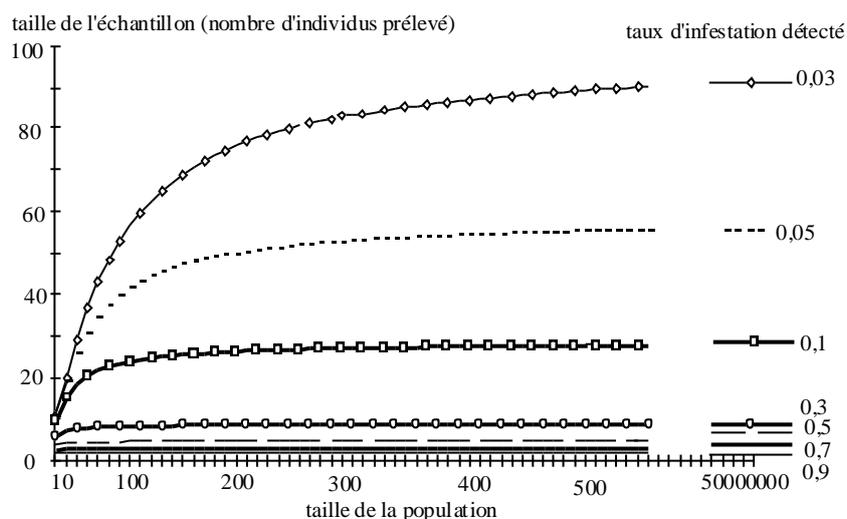


Figure 2 : nombre d'individus hôtes à prélever dans une population pour détecter un taux d'infestation donné au risque 5 % (d'après Eloit & Koutchoukali, 1984)

Étude des endoparasites

La méthode la moins invasive est la coprologie (Thienpont *et al.*, 1979) qui consiste en l'examen des fientes et qui permet donc la recherche d'éléments parasitaires : œufs, larves, fragments de parasites. Elle met en évidence le parasitisme intestinal et éventuellement respiratoire, les éléments éliminés de l'arbre respiratoire pouvant être déglutis.

La première étape est l'examen macroscopique qui permet un diagnostic d'orientation en identifiant des vers entiers ou des fragments de vers : on peut différencier les nématodes des cestodes. Les espèces plus petites peuvent être isolées par tamisage.

L'examen microscopique peut se faire d'abord sans préparation. Une quantité équivalente à une tête d'épingle est diluée dans une goutte de liquide physiologique sur une lame porte-objet. Il est possible de mesurer les œufs observés avec un micromètre oculaire. Cette méthode simple et rapide

permet de reconnaître les œufs, les petits vers *Capillaria spp.* *Strongyloides* spp. ainsi que les larves de nématodes. En revanche, on n'obtient pas de résultats quantitatifs.

L'examen microscopique peut également se faire après enrichissement. Le principe est de concentrer les œufs ou les larves grâce à un liquide de densité supérieure à celle des œufs. On peut ainsi utiliser pour les nématodes et les cestodes qui sont peu denses une solution saturée de sel de cuisine (densité = 1,19) de sulfate de magnésium (d = 1,28). Pour les œufs plus denses de trématodes, il est nécessaire d'utiliser du iodo-mercurate de potassium (d = 1,44) voire une solution de chlorure de zinc (d = 1,53). Deux à cinq grammes de fientes sont délayés avec le liquide d'enrichissement de manière à obtenir une solution homogène. L'enrichissement peut se faire par centrifugation ou ascension simple. L'ascension simple consiste à remplir jusqu'au sommet la solution homogène dans un tube de façon à obtenir à l'ouverture du tube un ménisque liquide convexe. Sur ce ménisque une lamelle est déposée : au bout de 10 à 15 minutes, les œufs flottants de vers vont se coller à la lamelle. On peut alors procéder à l'examen.

Pour compter les œufs, on peut prélever une quantité de liquide d'enrichissement et le placer dans une cellule de Mac Master. C'est la méthode la plus utilisée car la plus rapide. On peut également procéder à une flottation totale. Le tube d'enrichissement doit contenir 90 % de liquide de flottation et les excréments. Les lamelles sont examinées toutes les demi-heures jusqu'à ce qu'on ne trouve plus d'œufs. Le nombre d'œufs est ensuite rapporté à la quantité de fiente diluée.

La coprologie est une méthode simple et rapide, reproductible et qui ne nécessite pas de sacrifier d'oiseaux, ce qui représente un avantage important pour le suivi à long terme en plus de l'avantage éthique. C'est la méthode utilisée par Le Dréan-Quénez'hdu (1999) pour suivre le portage parasite des Huîtriers pies *Haematopus ostralegus* dans l'estuaire de l'Exe (Royaume-Uni). Il existe toutefois un certain nombre d'inconvénients qu'il est nécessaire de garder à l'esprit pour l'interprétation des résultats. Tout d'abord, cette méthode ne permet pas de mettre en évidence la présence de stades immatures. Or, certaines de ces formes peuvent être pathogènes. D'autre part, le nombre d'œufs donne une idée de l'état de reproduction des parasites présents mais pas nécessairement de l'importance de l'infestation. Pour les diagnostics individuels, seuls les résultats positifs peuvent être interprétés : un résultat peut être négatif car l'oiseau n'est pas parasité mais également parce qu'il est parasité par des parasites immatures ou par des

parasites matures qui ne pondent pas au moment de l'émission des fientes. Ce problème de faux positif peut être résolu en multipliant les prélèvements sur un même individu, ce qui n'est pas toujours faisable dans les conditions de terrain. On peut également mélanger les fèces de plusieurs individus pour faire un diagnostic de groupe. Enfin, la coprologie ne permet l'identification que de parasites connus et ne permet pas toujours le diagnostic jusqu'au stade de l'espèce. Des autopsies préalables sont souvent, voire toujours, nécessaires pour avoir une idée de la population parasitaire. La technique de l'autopsie parasitaire est décrite, par exemple, par Crespeau (1984). C'est une technique longue et fastidieuse. Il est nécessaire d'examiner non seulement le contenu digestif mais également de bien étirer tous les plis. Les intestins peuvent être placés dans de l'eau à 40°C pour que les parasites relâchent leur fixation. La filtration du contenu digestif peut permettre de séparer les helminthes du contenu digestif. L'autopsie présente l'avantage, en plus d'être exhaustive et quantitative, de pouvoir repérer d'éventuelles lésions associées à la présence de parasites.

Épizooties : risques, prévention et gestion

Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU

Dans cette partie, on parlera des maladies infectieuses susceptibles d'entraîner une mortalité massive (=épizootie³) chez les oiseaux d'eau fréquentant les zones côtières françaises. On exclut ici toutes les intoxications qui se rapprocheraient plus de ce qui a été traité dans l'article consacré aux pollutions aiguës et chroniques. Sont présentées tout d'abord les principales maladies susceptibles de provoquer des épizooties en zones côtières, puis les zones et les périodes à risque en fonction des maladies. Enfin, sont présentées les modalités de gestion et éventuellement de prévention d'une épizootie.

Les principales maladies rencontrées

Nous ne traitons que des principales maladies susceptibles d'engendrer des mortalités massives chez les oiseaux d'eau. Pour autant, il faut garder à l'esprit que les oiseaux peuvent être porteurs d'autres maladies potentiellement dangereuses pour la santé humaine ou pour la santé des animaux domestiques mais qui n'engendrent pas nécessairement de mortalités massives (*tableau II*). Ces autres maladies, comme la tuberculose aviaire ou les salmonelloses seront vues dans la dernière partie de cet article.

Botulisme

Le botulisme est une affection nerveuse, caractérisée par des paralysies flasques provoquées par l'ingestion de la toxine de *Clostridium botulinum*, une bactérie tellurique qui a la particularité de produire des formes de résistance, des spores, capables de persister dans l'environnement pendant des années.

La présence à la fois de la bactérie *Clostridium botulinum* et des conditions favorables à la production de la toxine – la toxinogénèse – sont donc nécessaires pour la déclencher. Toutes les espèces animales ne sont pas sensibles à tous les toxinotypes.

³ Le mot épizootie décrit une maladie qui frappe simultanément un grand nombre d'animaux de même espèce ou d'espèces différentes.

En France, le botulisme humain le plus fréquent est le botulisme de type B (12 cas sur 14 en 2000 [Carlier *et al.*, 2001]). Le botulisme de type E est plus rare, de même que le type A.

Chez les volailles domestiques (dinde, poulet, canard, faisan) on observe surtout le type C, plus rarement le type D. La source la plus probable de contamination est les farines de viande. Les volailles domestiques sont sensibles aux types A et B (Dohms, 1997). Le botulisme de type E est détecté en France dans les élevages industriels de poulets depuis 1998 (Carlier *et al.*, 2001) : ces cas posent évidemment le problème de la transmission potentielle à l'homme.

Toutes les espèces sauvages d'oiseaux, tous les prédateurs et charognards mammaliens et aviaires sont potentiellement sensibles au botulisme de type C (Dohms, 1997). Les familles les plus sensibles seraient, par ordre de sensibilité décroissante, les anatidés, les échassiers (gruiformes, ciconiiformes et charadriiformes) et les laridés. Les ardéidés seraient affectés plus occasionnellement, les rapaces, les galliformes et les passereaux plus rarement. En France, le Canard colvert *Anas platyrhynchos* serait touché principalement, puis le Canard souchet *Anas chrypeata*, la Foulque macroule *Fulica atra* et la Mouette rieuse *Larus ridibundus* (Pouant, 1997 ; Jubilo et Lamarque, 1999).

Chez les espèces sauvages, la sensibilité serait en relation avec le mode d'alimentation et les milieux fréquentés (Galvin *et al.*, 1985). Toutefois, il existe des espèces résistantes malgré leur exposition, comme les vautours (Jubilo et Lamarque, 1999).

On observe également des épisodes à type E chez des Plongeurs *Gavia immer* aux États-Unis (Brand *et al.*, 1988) ou en France chez les laridés (Gourreau, 2000 ; Carlier *et al.*, 2001).

La bactérie est tellurique donc normalement présente dans le sédiment. Toutefois, certaines conditions favorisent son développement et surtout la production de la neurotoxine qui provoque la maladie. D'une façon générale, l'apparition d'une flambée de botulisme doit toujours être interprétée comme révélatrice du déséquilibre du milieu, la mort massive d'oiseaux d'eau étant souvent en relation avec une pollution du milieu (Moutou, 1993 ; Lamarque, 1995). L'enrichissement en matière organique, qui provoque l'eutrophisation du site, est pratiquement toujours observé sur les sites à botulisme. Il peut être en relation avec des apports de nutriments comme les

nitrate et les phosphates qui provoquent une augmentation des productivités primaire et secondaire. Ainsi, l'envasement et la prolifération de micro et macrophytes sont-ils souvent observés dans les sites à épizootie (Galvin *et al.*, 1985 ; Pouant, 1997). La présence de cadavres contribue ensuite à cet enrichissement car elle entraîne une anoxie de l'écosystème (Borland *et al.*, 1977 ; Gourreau *et al.*, 1986), particulièrement en profondeur, c'est-à-dire à l'interface eau/sédiment où les *Clostridium botulinum* se trouvent potentiellement. La température de l'eau et du sédiment ont également une influence sur le risque botulinique. La faible salinité de l'eau (Wobeser, 1988 ; Roche et Samuel, 1999), une concentration importante en fer (Pecelunas *et al.*, 1999) augmentent également le risque botulinique.

Donc, *a priori*, les zones intertidales ne sont pas favorables à des épizooties de botulisme de type C. En revanche, il faut garder à l'esprit que les oiseaux peuvent aller se nourrir et se contaminer sur des sites plus continentaux.

Les épizooties de type E sont toujours en relation avec une accumulation de cadavres de poissons, soit sur des décharges sauvages soit en raison de mortalité massive de poissons. Elles touchent des espèces piscivores.

Pasteurellose

Le genre *Pasteurella* ou *Mannheimia* est largement répandu dans le monde chez tous les animaux. Au moins 23 espèces auraient été décrites comme étant affectées, mais seulement trois auraient été associées avec des épizooties chez les animaux sauvages (Miller, 2001).

A priori toutes les espèces de vertébrés sont susceptibles d'héberger des *Pasteurella* mais peu de grandes épizooties dues à cette bactérie ont été observées. En effet, ces bactéries sont relativement vulnérables dans l'environnement et sont souvent des commensales du tube digestif. La transmission de la maladie peut se faire par les arthropodes piqueurs. En fait, *Pasteurella* est plutôt un agent pathogène opportuniste. Des événements climatiques sévères et tous les stress environnementaux peuvent être à l'origine d'épizooties importantes, avec pneumonie et septicémie.

Pasteurella multocida est responsable de la pasteurellose ou choléra aviaire. De nombreuses espèces d'oiseaux domestiques et sauvages peuvent être infectées. Bien qu'elle soit moins fréquente en Europe qu'en Amérique du Nord, elle a entraîné une mortalité importante chez les Eiders à duvet

Somateria molissima pendant les périodes hivernales et de reproduction aux Pays-Bas (Brown et Cromie, 1996).

Grippes

Les gripes aviaires sont des maladies hautement contagieuses affectant de nombreuses espèces d'oiseaux domestiques et sauvages, dont la cause est des virus de la famille des *orthomyxoviridae*, dont la déclaration est obligatoire en France. Les virus grippaux aviaires sont des virus Influenza de même type A que ceux des gripes humaines équine et porcine. Ils portent des antigènes de surface : les hémagglutinines H et les neuraminidases N. Pour les virus influenza de type A, 16 sous-types d'hémagglutinine ont été répertoriés (H1 à H16) et 9 sous-types de neuraminidase (N1 à N9). Chaque sous-type de virus influenza A est caractérisé par l'association d'une hémagglutinine et d'une neuraminidase.

Les formes graves se caractérisent par une atteinte importante de l'état général et des symptômes respiratoires, digestifs, et/ou nerveux diversement associés. Les lésions les plus significatives sont celles d'une septicémie hémorragique (Ganière *et al.*, 1992). Toutes les espèces aviaires peuvent être infectées. Il s'agit le plus souvent d'infections inapparentes. Chez les espèces sauvages, le portage est particulièrement bien documenté pour les anatidés, peu pour les oiseaux marins (voir, par exemple, Hannoun et Devaux, 1980 ; Deibel *et al.*, 1985 ; Graves, 1992 ; 1996). Les virus ont été mis en évidence chez des procellariiformes, des laridés, des pélicaniformes, et notamment des types H5 et H3 à l'origine de gripes humaines (Manuguerra, 2001 a).

Les formes cliniques sont connues principalement chez les espèces domestiques avec des conséquences médicales et économiques importantes (restrictions commerciales par déclaration de foyer).

Étant donné les conséquences économiques et sanitaires que peut avoir la maladie chez les oiseaux domestiques et chez les mammifères, y compris l'homme, des réseaux de surveillance sont mis en place également chez les espèces sauvages (Jestin, 2000 ; Manuguerra, 2000) : il est important de pouvoir y contribuer dans la mesure du possible. Concernant les modalités de transmission entre les oiseaux d'eau sauvages, les oiseaux domestiques et l'homme, l'épisode de Hong Kong, dû à un virus H5N1, a montré que les pratiques d'élevage pouvaient influencer la transmission interspécifique des virus influenza (Webster, 2002). Selon Manuguerra (2001b), le

poulet et le porc pourraient servir d'intermédiaire entre les oiseaux migrateurs et l'homme.

Maladie de Newcastle

La maladie de Newcastle est une maladie virale hautement contagieuse, affectant de manière sélective les oiseaux et dont la déclaration est obligatoire en France. Elle est due à une souche vélogène d'un paramyxovirus aviaire de type 1. Chez les oiseaux, elle est caractérisée par la diversité de ses formes cliniques : elle associe classiquement une atteinte de l'état général et des troubles digestifs, respiratoires et/ou nerveux ; les formes les plus graves évoluant rapidement vers la mort avec des lésions de type congestif ou hémorragique (Ganière *et al.*, 1992). Les PMV1 ont été isolés chez de nombreuses espèces comme chez les guillemots *Uria* sp., les puffins *Puffinus* sp., ou les cormorans *Phalacrocorax* sp., mais tous ne sont pas pathogènes (Robinson, 2000). Toutes les espèces d'oiseaux sont sensibles, en particulier les gallinacés, mais elle reste rare chez les anatidés sauvages (Brown et Forbes, 1996 ; Robinson, 2000).

Elle revêt une importance considérable en matière d'épidémiologie-surveillance car c'est une maladie commune à l'avifaune sauvage et domestique. Elle peut avoir des conséquences médicales et économiques importantes chez les volailles du fait de sa forte contagiosité et de sa résistance : deux à trois mois dans les litières et un mois dans le milieu extérieur (Amand *et al.*, 2000). De nombreuses études épidémiologiques ont en effet montré le rôle des différentes espèces d'oiseaux sauvages dans la transmission aux espèces domestiques, sans toutefois que les relations soient clairement démontrées (Belloc, 2000).

La maladie de Newcastle se caractérise chez les oiseaux par des formes cliniques diverses : elle associe classiquement une atteinte de l'état général et des troubles digestifs, respiratoires et/ou nerveux ; les formes les plus graves évoluent rapidement vers la mort avec des lésions de type congestives et hémorragiques (Calnek, 1997).

La maladie est cependant rarement diagnostiquée chez les espèces sauvages. On a toutefois rapporté une forte mortalité dans des colonies de Cormorans *Phalacrocorax auritus* au Canada due à la forme nerveuse de la maladie de Newcastle (Robinson, 2000). Il a été rapporté également un cas chez un Fou de Bassan *Morus bassanus* mort d'une néphrite apparemment associée à la maladie de Newcastle (Robinson, 2000).

Dans l'est de la France 10 grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* sur 53 testés possédaient des anticorps anti NDV (Artois *et al.*, 2002) : les auteurs suspectent donc que le virus circule dans les populations de grands Cormorans.

West Nile

La fièvre du West Nile est une zoonose émergente, causée par un flavivirus transmis par des moustiques. L'évolution de la maladie est variable, de symptômes grippaux à une méningite et une encéphalite mortelles. Le virus de la fièvre du West Nile affecte essentiellement des oiseaux sauvages (au moins 110 espèces) qui sont considérés comme le réservoir de la maladie. Des mammifères peuvent être infectés par des piqûres de moustique, les chevaux et l'homme semblant être les espèces les plus sensibles. Dans la plupart des cas, le vecteur est un moustique du genre *Culex*. Toutefois, il a été isolé sur 28 espèces différentes de moustiques et sur des tiques en Asie. La flambée actuelle de fièvre du West Nile provient d'Afrique, mais cette maladie est également endémique au Moyen-Orient et dans l'ouest de l'Asie. À l'heure actuelle, le virus se propage aux États-Unis d'Amérique. Il fait l'objet d'une surveillance dans le bassin méditerranéen, qui concerne en particulier toute mortalité anormale d'oiseaux.

Chez les oiseaux sauvages, la maladie n'est pas systématique, ce qui en fait de bons réservoirs car ils peuvent propager le virus tout au long de leurs migrations. Les signes sont généralisés et on observe souvent des anomalies neurologiques et une émaciation. Les signes cliniques sont, entre autres, une encéphalite, une pneumonie, une néphrite, une myocardite et une mortalité massive (en particulier chez les corvidés).

Étant donné que les moustiques ne se contaminent pas en piquant des mammifères, le virus de la fièvre du West Nile ne peut être introduit que par les vecteurs suivants :

- oiseaux migrateurs,
- oiseaux vivants importés d'un pays infecté,
- moustiques (ou tiques) provenant d'un pays infecté.

Trichomonose

La trichomonose est une protozoose des oiseaux. *Trichomonas* a été impliqué dans des épisodes de mortalités massives essentiellement sur des colombiformes (voir, par exemple, Artois *et al.*, 1997b). Pour autant, c'est une maladie à surveiller.

Les principaux risques

Les principaux risques de survenue d'épizooties sont liés à l'épidémiologie des maladies. Toutefois, on peut retrouver un certain nombre de points communs. La survenue d'une épizootie est révélatrice d'un déséquilibre en particulier écologique. Pour qu'il y ait épizootie, il faut une concentration importante d'oiseaux, et plus spécialement d'oiseaux plutôt affaiblis. Ainsi les épizooties de botulisme ont-elles plutôt lieu au moment des rassemblements migratoires et /ou de mue des anatidés. Il est donc important d'identifier les périodes à risque par zone. De plus, en fonction de l'épidémiologie de la maladie, certaines périodes sont plus propices au développement de conditions favorables au développement de la maladie. Dans le cas du botulisme de type C, il s'agit de conditions climatiques plutôt chaudes. Dans le cas du botulisme de type E, les conditions climatiques interviennent peu. Pour les grippez, il s'agit plutôt de maladies hivernales. Pour les maladies potentiellement transmissibles aux animaux domestiques et à l'homme, il peut être intéressant de participer aux programmes de surveillance de l'état sanitaire de la faune sauvage, en général dépendant de l'ONCFS. Dans tous les cas, il est intéressant de suivre les résultats des études SAGIR dans son secteur.

Gestion d'une épizootie

En plus de ce qui a déjà été évoqué dans l'article consacré à la gestion des pollutions aiguës et qui peut être transposé pour la gestion de mortalité ou morbidité massive liées à une épizootie, il faut rappeler ici plusieurs précautions particulières aux épizooties. Dans tous les cas, l'envoi des prélèvements répond à une réglementation précise (voir encadré). De plus, la récupération et l'élimination des cadavres sont une nécessité non seulement en termes de suivi de mortalité comme dans le cadre d'une pollution aigue mais surtout en termes de limitation de la propagation de la maladie.

Certaines maladies des oiseaux sauvages sont des maladies réputées contagieuses (MRC, *tableau III*) au sens de la réglementation. Leur découverte implique obligatoirement une déclaration aux services départementaux de protection des populations (anciens services vétérinaires). Leur gestion, y compris les prélèvements, ne peut se faire que dans un cadre réglementaire précis, en particulier avec des vétérinaires mandatés par la préfecture. De même, les analyses ne peuvent se faire que dans certains laboratoires. Enfin

la décision de traiter ou d'euthanasier les animaux revient à l'autorité administrative.

D'autres maladies sont des zoonoses, c'est-à-dire qu'elles sont transmissibles à l'homme. Il convient d'être très prudent lors de la manipulation des oiseaux et de se protéger (gants et masques).

Tableau III : maladies des oiseaux sauvages

MRC = maladie réputée contagieuse⁴

en gras maladies susceptibles de provoquer des épizooties

maladie	agent pathogène	hôte sauvage	remarques
tuberculose	<i>M. avium</i>	mammifères, oiseaux	zoonose, MRC
salmonellose	<i>Salmonella sp.</i>	oiseaux	zoonose, MRC
botulisme	<i>Clostridium botulinum</i>	oiseaux d'eau	
pasteurellose	<i>Pasteurella sp.</i>	oiseaux	
campylobactérioses	<i>Campylobacter sp.</i>	oiseaux, mammifères	zoonose
ornithose Psittacose	<i>Chlamydiophilla psittaci</i>	oiseaux	zoonose, MRC
grippes	Orthomyxovirus influenza	oiseaux, mammifères	zoonose (?), MRC
maladie de Newcastle	Paramyxovirus de type 1	oiseaux	MRC
candidoses	<i>Candida</i>	oiseaux	zoonose
cryptococcoses	<i>Cryptococcus</i>	oiseaux	zoonose

⁴ Les maladies réputées contagieuses sont définies par la législation : ce sont des maladies dont la découverte entraîne d'une part la déclaration à la direction des services vétérinaires (DSV) et, d'autre part, des mesures de gestions particulières comme, par exemple, des abatages ou des mises en quarantaine.

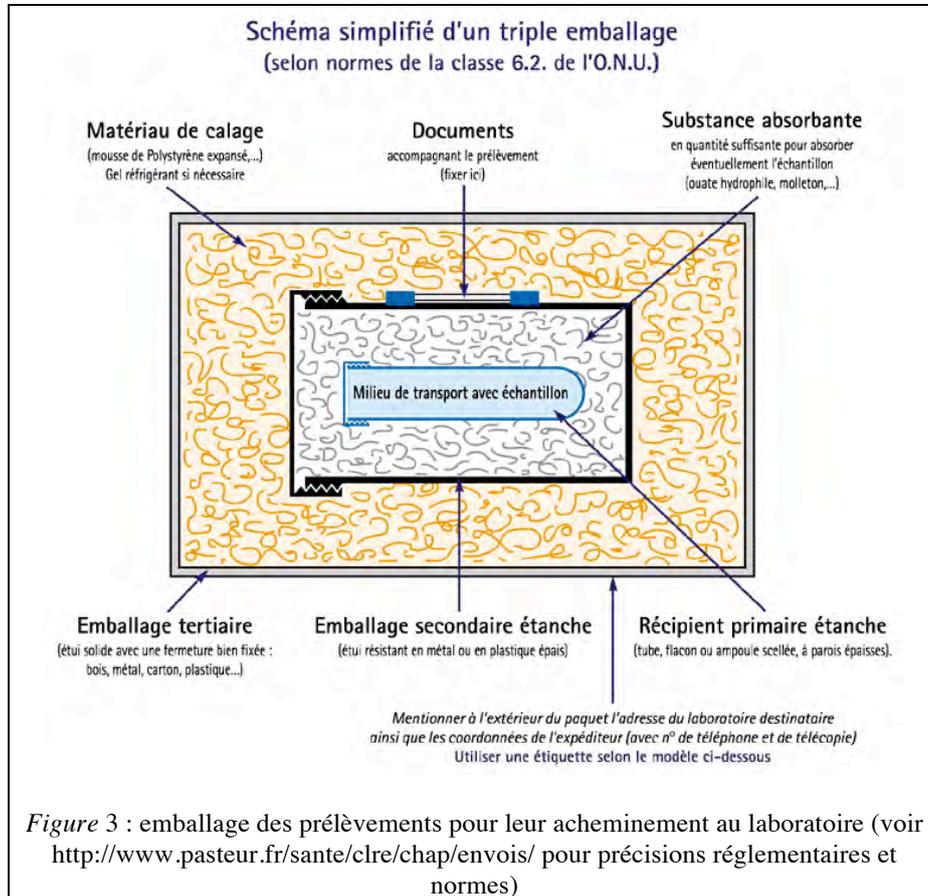
Réalisation des prélèvements et expéditions

Le choix du prélèvement dépend de la suspicion (clinique, épidémiologique, lésionnelle...) et également de l'objectif (diagnostic, suivi d'infections inapparentes...).

Dans tous les cas, les prélèvements doivent être réalisés de façon aseptique, pour éviter la contamination par des germes de l'environnement. La quantité prélevée doit toujours être la plus importante possible pour permettre éventuellement plusieurs techniques. Les prélèvements doivent toujours être accompagnés de commémoratifs précis (type de prélèvement, animal prélevé, date de prélèvement, heure de prélèvement, modalités de conservation, nom du préleveur et du demandeur de l'analyse, suspicion clinique, recherche demandée, contexte épidémiologique) et signaler le danger pour les personnes qui acheminent et qui traitent le prélèvement. Ainsi, le conditionnement (*figure 3*) doit à la fois assurer la conservation et la protection du matériel prélevé mais également empêcher la contamination des personnes qui le manipuleront. L'expédition ou l'acheminement doivent se faire dans les plus brefs délais (moins de 48 heures) : aussi faut-il prendre en compte les délais et donc éviter notamment les veilles de week-end et de jours fériés.

Dans tous les cas, il ne faut pas hésiter à prendre contact avec le laboratoire destinataire, avant la réalisation des prélèvements si possible, pour avoir toutes les informations pratiques sur le prélèvement et son acheminement.

D'une façon générale également il convient de réfrigérer les prélèvements (froid positif +4°C). Pour certaines recherches (notamment virologie) il est possible de congeler les prélèvements. Il est également possible de se procurer auprès des laboratoires des milieux de transport.



Portage latent par les oiseaux d'eau : quels risques ?

Sophie LE DRÉAN QUÉNEC'H DU

On traitera dans ce sous-chapitre des agents microbiens, potentiellement disséminés par les oiseaux d'eau, qui entraînent des risques pour la santé des animaux domestiques ou pour la santé humaine (zoonoses⁵ et bactéries résistantes aux antibiotiques), sans que les oiseaux n'expriment nécessairement de maladies. On reparlera ici notamment des virus influenza A et du West Nile mais sous l'angle de l'oiseau comme disséminateur potentiel.

Dans une première partie, on rappellera quelques définitions et notions d'épidémiologie. Puis, on décrira les problèmes posés par les agents infectieux et par la dissémination de bactéries porteuses de résistance aux antibiotiques. Enfin, on évoquera les différents réseaux de surveillance des maladies de la faune sauvage.

Définitions. Notion de réservoir. Problèmes posés

Les liens entre l'équilibre des écosystèmes et la santé des populations animales hébergées dans ces écosystèmes sont maintenant bien établis et le gestionnaire de zones naturelles doit les avoir en mémoire. Les approches multidisciplinaires se développent dans le monde (sous les appellations « *one health* » par exemple) : elles cherchent à comprendre les interactions entre la santé humaine, animale, végétale, la santé des écosystèmes et les perturbations environnementales. La *figure 4* montre ces relations et la complexité du problème engendré par la complexité des échanges entre les différents groupes (homme, animaux domestiques).

⁵ Une définition élargie considère les zoonoses comme « des maladies, infections ou infestations provoquées par des agents transmissibles (bactéries, virus, parasites ou prions) se développant au moins chez deux espèces de vertébrés dont l'homme » (Savey & Dufour, 2004).

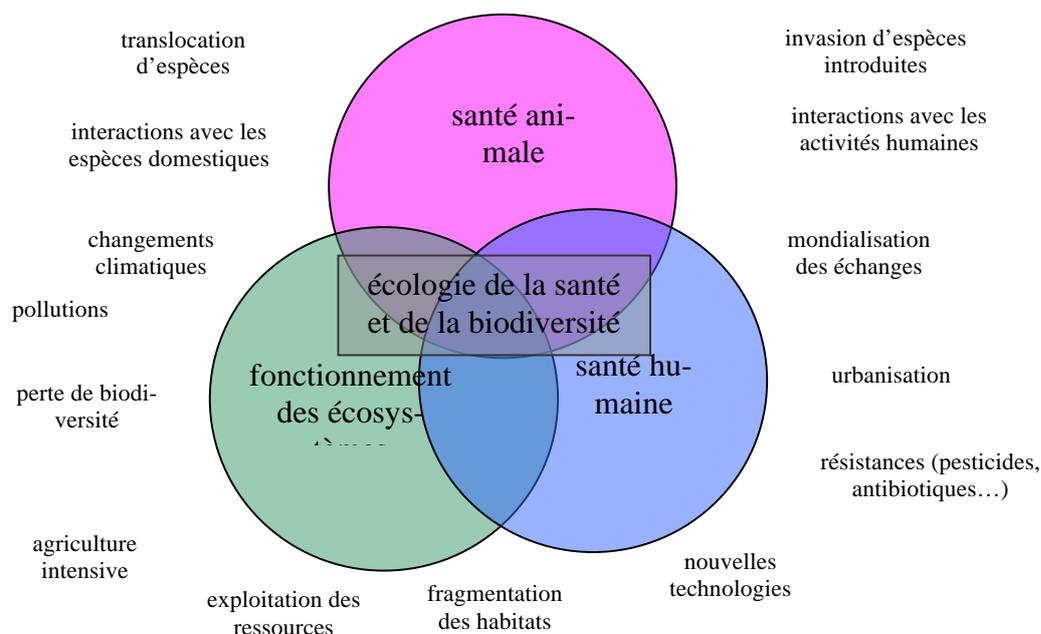


Figure 4 : interactions entre santé humaine, animale et végétale, santé des écosystèmes et perturbations environnementales (d'après Gauthier-Clerc & Thomas, 2010)

On parlera donc ici des oiseaux d'eau comme réservoir d'agents pathogènes. Cette notion de réservoir est délicate à définir, notamment avec la faune sauvage. On peut définir un réservoir comme un système écologique (biotope et biocénose) dans lequel un agent survit indéfiniment. Mais ce n'est pas parce qu'on trouve un agent microbien chez un oiseau qu'il est le réservoir de cet agent. Gauthier-Clerc et Thomas (2010) définissent le réservoir comme « une ou des populations reliées épidémiologiquement entre elles ou à des milieux dans lesquels les agents pathogènes se maintiennent de manière pérenne et d'où l'infection est transmise à la population cible ».

L'agent biologique responsable d'une maladie se transmet de l'animal à l'homme en suivant une chaîne de transmission. Cette chaîne est constituée de cinq maillons : le réservoir d'agents biologiques, les portes de sortie ou les modes d'accès au réservoir, la transmission, les portes d'entrée et l'hôte potentiel. Dans le cas des maladies traitées ici, le gestionnaire de

zones naturelles doit garder à l'esprit que l'animal peut être porteur et donc excréteur d'agents pathogènes même en l'absence de signes cliniques observés : ceci est d'autant plus vrai que pour la faune sauvage les signes cliniques observés sont souvent une mortalité inhabituelle (figure 5).

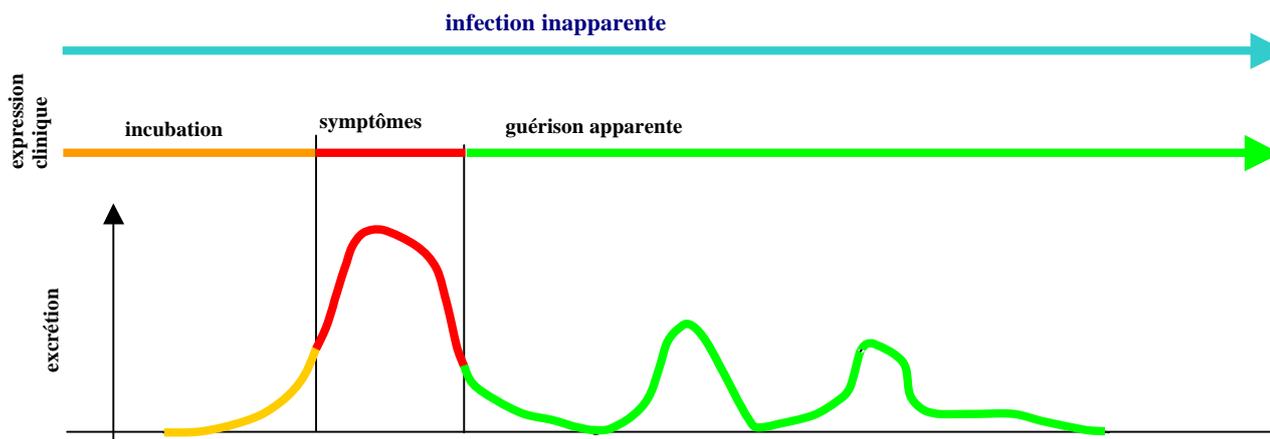


Figure 5: excrétion d'agents pathogènes par les organismes vivants

L'excrétion reste possible même sans symptômes dans le cas notamment de maladies chroniques ou intercurrentes (par exemple tuberculose, herpes viroses).

Les maladies infectieuses

On ne parlera ici que de quelques exemples en insistant sur les maladies les mieux documentées qui ont un intérêt particulier car ce sont des zoonoses ou parce qu'elles ont un intérêt économique.

Tuberculose

La tuberculose aviaire est une maladie bactérienne chronique généralement causée par *Mycobacterium avium*, et parfois par d'autres mycobactéries. Elle est endémique dans de nombreuses régions du monde et dans de nombreux parcs zoologiques, en particulier dans les endroits froids et humides. Les anatidés sont particulièrement affectés (Mikaelian *et al.*, 1997 ; Robinson, 2000). La bactérie peut aussi contaminer des mammifères dont

l'homme : elle provoque alors une maladie moins grave, qui peut guérir spontanément, sauf chez les patients immunodéprimés (Martineau, 2001).

Salmonelloses

Les salmonelles sont des entérobactéries. Les salmonelles isolées chez les animaux appartiennent toutes à l'espèce *Salmonella enterica*. Certains sérovars comme *Salmonella* Typhimurium et *Salmonella* Enteritidis sont ubiquistes, d'autres sont plus spécifiques d'espèces (par exemple, *Salmonella* Blokley est plutôt trouvé chez les oiseaux). Les oiseaux sauvages sont ainsi fréquemment incriminés lors de la contamination d'animaux domestiques par des salmonelles bien que la relation ne soit pas toujours évidente (voir, par exemple, Sarmouk, 1994). Les salmonelloses sont également des zoonoses majeures en raison de leur fréquence et notamment de leur participation aux toxi-infections alimentaires collectives (TIAC). La contamination est digestive et les symptômes provoqués sont en général digestifs. Chez les oiseaux sauvages, on retrouve *Salmonella* sp. dans environ 5 % de la population d'oiseaux marins (McOrist et Lenghaus, 1992). Le sérotype le plus souvent isolé sur les oiseaux sauvages en liberté ou vivant en captivité, est *Salmonella enterica* sous type Typhimurium (Brown & Cromie, 1996, Gopee *et al.*, 2000). La présence de cette bactérie peut être asymptomatique. Le problème majeur de ce portage est la transmission possible à l'homme lors de manipulation de cadavres et également aux espèces domestiques, notamment aux volailles élevées en plein air, bien que cette transmission n'ait, à ma connaissance, jamais été démontrée.

Ornithose Psittacose

Chlamydophilla psittaci est une bactérie responsable d'une maladie réputée contagieuse (MRC) chez les animaux et d'une zoonose, l'ornithose-psittacose. Les symptômes de cette maladie sont essentiellement respiratoires de type pseudo-grippaux. Malgré une forte prévalence de *Chlamydophilla psittaci* chez les pigeons (études faites sur les pigeons de Paris, prévalence comprise entre 42,4 et 72,6 % [Moutou, 1997]), les contaminations humaines à partir d'oiseaux sauvages sont peu documentées (Marjolet, 2000).

West nile

On ne reviendra pas sur la maladie dont on a déjà parlé précédemment qui est surtout un problème de santé publique et des animaux domestiques en Europe. Elle illustre bien les interactions entre santé humaine, santé animale et environnement. De plus, il s'agit d'une maladie émergente, qui s'est propagée très rapidement en Amérique du Nord, sur une zone « naïve »

et donc à ce titre également intéressante en tant que modèle épidémiologique.

Décrit pour la première fois en 1973 en Afrique tropicale, le virus du West Nile a provoqué des épidémies et des enzooties depuis 1994 en Europe et dans le bassin méditerranéen ; il est identifié depuis 1999 sur le continent américain. La propagation de ce virus par les oiseaux sauvages et notamment les oiseaux migrateurs est plausible mais les études sont rares et les modèles prédictifs n'ont pas été vérifiés (voir pour synthèse Gauthier-Clerc & Thomas, 2010). En revanche, l'introduction du virus par l'homme, en raison de la mondialisation des échanges, avec notamment transport des moustiques par les avions est hautement probable. D'autre part, l'homme peut favoriser l'apparition de biotopes favorables au moustique vecteur, notamment dans les régions urbanisées (égout, caves...). Concernant le rôle des oiseaux, et notamment les oiseaux d'eau dans l'épidémiologie de la maladie, il est intéressant de noter qu'ils sont des témoins précoces de la présence du virus et des amplificateurs du virus. Les modifications d'abondance relative de certaines espèces peuvent avoir des conséquences sur la propagation du virus à d'autres espèces : ainsi la diminution de densité d'oiseaux dans une zone peut amener à une augmentation de la contamination humaine par une augmentation du nourrissage des moustiques sur l'homme. Inversement le maintien d'une certaine biodiversité peut diminuer le risque d'infection par un effet de dilution (Gauthier-Clerc & Thomas, 2010).

Influenza A

Les gripes à virus influenza A ont déjà été traitées, même si les oiseaux sauvages sont rarement concernés par des infections avec des virus hautement pathogènes. En revanche, il semble que certaines espèces d'oiseaux peuvent faire office de sentinelles pour la détection de ces virus, qui sont, d'une part, très problématiques pour les élevages de volailles domestiques et, d'autre part, des zoonoses potentielles. De plus, la circulation de virus hautement pathogènes dans des zones côtières protégées pourrait amener en plus du risque d'épizootie déjà évoqué à des fermetures d'espace et à l'arrêt des activités dans ces zones (Gauthier-Clerc & Thomas, 2010). Dans tous les cas, des recherches complémentaires sont nécessaires pour évaluer l'impact de la circulation de ces virus sur la gestion des espaces naturels.

Portage de résistances aux antibiotiques

Les traitements antibiotiques utilisés en médecine humaine et vétérinaire peuvent avoir des répercussions sur les populations sauvages à deux niveaux : impact direct sur la survie des individus et dissémination de bactéries antibiorésistantes. Nous ne parlerons ici que du problème de la dissémination de bactéries antibiorésistantes. Bonnedahl *et al.* (2009) identifient chez le Goéland leucophée *Larus cachinnans* en Camargue des *Escherichia coli* porteuses de nombreuses résistances aux antibiotiques. Ainsi, 47 % des souches isolées étaient porteuses d'au moins une résistance aux antibiotiques (six antibiotiques testés). Un total de 9,4% des goélands étaient porteurs de bactéries productrices d'enzyme β -lactamases à spectre étendu (ESBL Extended spectrum β -lactamases) et en particulier 6 % portaient des bactéries ESBL de type CTX-M-1. Ces derniers variants sont d'origine humaine et sont présents dans les hôpitaux de cette région. Des souches d'*E. coli* multi-résistantes ont également été identifiées en Allemagne chez un grand nombre d'espèces aviaires sauvages, incluant des rapaces, des oiseaux d'eau et des passereaux (Guenther *et al.*, 2010a). Ces auteurs montrent que les profils d'antibiorésistance mis en évidence sont les mêmes que ceux retrouvés chez les animaux de rente et les animaux de compagnie. D'autres espèces animales peuvent également être porteuses de ces bactéries résistantes : Guenther *et al.* (2010b) mettent en évidence la présence d'*E. coli* (souche B2-O25-ST131) porteuse de la β -lactamases à spectre étendu de type CTX-M-9 chez le Surmulot *Rattus norvegicus* dans des régions urbaines.

Blanco *et al.* (2007, 2009a) montrent qu'il existe en Espagne, chez différents genres de vautours, des teneurs élevées en antibiotiques et en métabolites (notamment des quinolones) plasmatiques et hépatiques ainsi qu'un portage de bactéries antibiorésistantes. La présence de bactéries résistantes aux quinolones et aux pénicillines est surtout importante dans les régions de production intensive de porcs. De même, Blanco *et al.* (2009b) montrent que le Crave à bec rouge *Pyrhocorax pyrrhocorax* est porteur de multiples bactéries antibiorésistantes, en lien direct avec les profils d'antibiorésistance des bactéries trouvées dans les fumiers et lisiers épandus.

La présence de ces bactéries antibiorésistantes chez les oiseaux sauvages peut être perçue comme un marqueur de pollution de l'environnement par les activités humaines mais également comme une source de dissémination potentielle de ces antibiorésistances et donc comme une menace pour la santé publique et animale.

Les réseaux de surveillance de l'état sanitaire de la faune sauvage

Gauthier-Clerc & Thomas (2010) rappellent que les enjeux de la surveillance de l'état sanitaire de la faune sauvage sont multiples. L'enjeu est d'abord patrimonial, une maladie à fort taux de mortalité peut mettre en péril une espèce animale. L'enjeu est également scientifique puisqu'il permet de dresser des inventaires des agents pathogènes et de comprendre les interactions entre les êtres vivants dans un écosystème. L'enjeu est cynégétique, les maladies pouvant agir défavorablement sur la qualité des espèces gibier. L'enjeu est économique : si les maladies sont transmissibles aux animaux domestiques leur apparition, leur propagation, en plus de provoquer des mortalités ou des morbidités chez les animaux domestiques, peut provoquer le blocage des échanges commerciaux. Enfin, pour les zoonoses et les transmissions de résistances aux antibiotiques, il y a un enjeu de santé publique.

La surveillance de la santé de la faune sauvage est fondée en France sur un réseau de surveillance passive dont l'objectif est d'analyser les causes de mortalité de la faune sauvage. Ce réseau, Surveiller les maladies de la faune sauvage pour agir (SAGIR), est géré par l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS) en collaboration avec les fédérations départementales de chasseurs et les laboratoires d'analyses vétérinaires. L'ensemble des résultats est intégré à une base de données par l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES) de Nancy. Chaque département possède un correspondant SAGIR et il est intéressant que les gestionnaires de zones naturelles se mettent en rapport avec lui. Des programmes de surveillance active peuvent également exister à l'échelon départemental, régional ou national, avec des enquêtes sérologiques, bactériologiques ou virologiques ciblées soit sur des animaux capturés en bonne santé soit sur des animaux sentinelles comme pour la surveillance de la circulation des virus grippaux (Hars & Artois 2007). En complément de ces réseaux, les vétérinaires libéraux organisés en réseaux, de par leur connaissance de l'épidémiologie des maladies de la faune domestique, participent au suivi sanitaire des animaux de la faune sauvage ainsi qu'à leur prise en charge en cas de mortalité ou morbidité (Le Dréan-Quénech'hdu, 2008).

Au niveau international l'Organisation mondiale de la santé animale (OIE) comprend un groupe de travail pour la gestion des maladies en relation avec la faune sauvage.

Références bibliographiques

- AMAND G., AUBERT C., DROUIN P., FOURNIER G., MAHE F., MOCQUET L., PRIN S., RENAULT P., REPERANT J.-M., TOUX J.-Y. & VALANCONY H. (2000) *La maîtrise sanitaire dans les élevages avicoles*. Numéro hors série de *Sciences et Techniques avicoles*.
- ANDERSON R. M. & MAY R. M. (1978) Regulation and stability of host-parasite interactions: I Regulatory processes. *J. Anim. Ecol.*, 47: 219-249.
- ANDERSON R. M. (1995) Evolutionary pressures in the spread and persistence of infectious agents in vertebrates populations. *Parasitology*, 111: S15-S31.
- ARTOIS M., MANVELL R., FROMONT E. & SCHWEYER J.-B. (2002) Serosurvey for Newcastle disease and avian influenza A virus antibodies in Great Cormorants from France. *J. Wildl. Diseases*, 38: 169-171.
- ARTOIS M. (2003) La faune sauvage, indicateur possible du risque de maladie émergente ? Communication aux journées scientifiques de l'AESA et de l'AEEMA, 22-23 mai 2003.
- ATKINSON C. T. & VAN RIPPER III C. (1991) Pathogenicity and epizootiology of avian haematozoa: Plasmodium, Leucocytozoon and Haemoproteus. In *Bird-parasite interaction, ecology, evolution and behaviour*. Oxford Ornithology series, Oxford university press, Oxford: 19-48.
- BARNARD C. J. & THOMPSON D. B. A. (1985) *Gulls and plovers: the ecology and behaviour of mixed-species groups*. Studies in behavioural adaptation, Croom Helm edition, 302 p.
- BELLOC C. (2000) Interactions oiseaux d'eau et marins / faune domestique : maladies communes, antibiosurveillance. In *Colloque « Gestion et pathologie des oiseaux d'eau et marins, 15 ans du centre de soins de l'Ecole nationale vétérinaire de Nantes »*. Nantes, Merial : 67-68.
- BLANCO G., LEMUS JA, GRANDE J., GANGOSO L., GRANDE J. M, DONAZAR J. A., ARROYO B., FRIAS O. & HIRALDO F. (2007) Geographical variation in cloacal microflora and bacterial antibiotic resistance in a threatened avian scavenger in relation to diet and livestock farming practices. *Environmental Microbiology*, 9: 1738-1749.
- BLANCO G., LEMUS J. A., MARTINEZ F., ARROYO B., GARCIA-MONTIJANO M. & GRANDE J. (2009a) Ingestion of multiple veterinary drugs and associated impact on vulture health: implications of livestock carcass elimination practices. *Animal conservation*, 12: 571-580.
- BLANCO G., LEMUS JA & GRANDE J. (2009b) Microbial pollution in wildlife: linking agricultural manuring and bacterial antibiotic resistance in red-billed choughs. *Environmental Research*, 109: 405-412.
- BONNEDAHL J., DROBNI M., GAUTHIER-CLERC M., HERNANDEZ J., GRANHOLM S., KAYSER Y., MELHUS A., KAHLMETER G., WALDENSTRÖM J., JOHANSSON A. & OLSEN B. (2009) Dissemination of *Escherichia coli* with CTX-M type ESBL between Humans and Yellow-legged gulls in the South of France. *PLoS ONE*, 4 (6), e5958, www.plosone.org
- BORLAND E. D., MORYSON C. J. & SMITH G. R. (1977) Avian botulism and the high prevalence of *Clostridium botulinum* in the Norfolk Broads. *Vet. Rec.*, 100: 106-109.

- BOULINIER T. (1992). *Rôle d'un ectoparasite hématophage (Ixodes uriae) dans la dynamique des populations d'un oiseau marin colonial, la mouette tridactyle (Rissa tridactyla)*. Mémoire de DEA d'écologie générale et de production végétale, Paris VI, 33 p.
- BRAND C. J., SCHMITT S. M., DUNCAN R. M. & COOLEY T. M. (1988) An outbreak of type E botulism among common loons *Gavia immer* in Michigan's upper Peninsula. *J. Wildl. Diseases*, 24: 471-476.
- BROWN M. J. & CROMIE R. L. (1996) Weight loss and enteritis. In BEYNBON P. H., FORBES N. A. & HARCOURT-BROWN N. H. (eds) (1996) *Manual of raptors, pigeons and waterfowl*, 1st ed., Shurdington, BSAVA: 322-329.
- BROWN M. J. & FORBES N. A. (1996) Respiratory Diseases. In BEYNBON P. H., FORBES N. A. & HARCOURT-BROWN N. H. (eds) (1996) *Manual of raptors, pigeons and waterfowl*, 1st ed., Shurdington, BSAVA: 330-339
- BUSH A. P., AHO J. M. & KENNEDY C. R. (1990) A comparison of ecological and phylogenetic factors as determinants of helminth parasites community richness. *Evolutionary ecology*, 4: 1-20.
- CALNEK W. B. (ed.) (1997) *Diseases of poultry*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.
- CARLIER J.-P., NEHRY C., LORIN V. & POPOFF M. R. (2001) Le botulisme en France à la fin du deuxième millénaire (1998-2000). *Bull. Epidémiol. Hebd.*, 9: 37-39.
- CLARK L. (1991) The nest protection hypothesis: the adaptative use of plant secondary compounds by starlings. In *Bird-parasite interaction, ecology, evolution and behaviour*. Oxford university press, Oxford: 205-221.
- CLAYTON D. H. (1991) Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. In *Bird-parasite interaction, ecology, evolution and behaviour*. Oxford university press, Oxford: 258-289.
- COATGREAVE P. & CLAYTON D. H. (1994) Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. *Behaviour*, 131: 171-187.
- COMBES C. (1995). *Interactions durables : écologie et évolution du parasitisme*. Masson édition, Paris, Collection d'écologie, 26.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (1983) *Handbook of the birds of Europe: the middle east and north Africa; the birds of the western Palearctic, vol III: waders to gulls*. Oxford University Press, Oxford, 913 p.
- CRESPEAU F. (1984) L'autopsie des oiseaux. *Le Point Vétérinaire*, 16 : 25-32.
- CROFTON H.D. (1971) A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 63: 343-364.
- DECEUNNICK B. (2002) *Comparaison de l'évolution des effectifs d'oiseaux d'eau avant et après le naufrage de l'Erika dans des sites ayant subi ou non la marée noire*. Rapport LPO.
- DEIBEL R., EMORD D. E., DUKELOW W., HINSHAW V. S. & WOOD J. M. (1985) Influenza virus and paramyxovirus in ducks in the atlantic flyway, 1977-1983, including an H5N2 isolate related to the virulent chicken virus. *Avian diseases*, 29: 970-985.
- DOBY J. M. (1996). Méthode de récolte des tiques *Ixodidae* sur les oiseaux. *Bull. Soc. Fr. Para.* 14 : 217-219.

- DOHMS J. E. (1997) Botulism. *In Diseases of poultry*, Iowa State University Press, Iowa, USA: 268-273.
- ELOIT M. & KOUTCHOUKALI M. A. (1984) Sondage dans une population animale : estimation du taux d'infection des cheptels. *Epidemiol. Santé anim.*, 6 : 61-73.
- EVANS P. R. & PIENKOWSKI M. W. (1984) Population dynamics of shorebirds. *In BURGER J. & OLLA B. L. (eds) Shorebirds, Behaviour of marine animals*. vol. 5, Plenum press, New York.
- GALAKTIONOV K. V. (1996) Impact of seabirds helminths on host populations and coastal ecosystems. *Bull. Scand. Soc. Parasitol.*, 6: 50-64.
- GALAKTIANOV K. V. & BUSTNES J. O. (1996) *Diversity and prevalence of seabird parasites in intertidal zones of the Southern Barents Sea Coast*. The Joint Norwegian-Russian commission on environmental cooperation. The seagroup expert group, Report 5, 27 p.
- GALVIN J. W., HOLLIER T. J., BODINNAR K. D. & BUNN C. M. (1985) An outbreak of botulism in wild waterbirds in southern Australia. *J. Wildl. Diseases*, 21: 347-350.
- GANIERE *et al.* (1992) *Zoonoses*. Cours de pathologie infectieuse des ENV. Chaire de maladies contagieuses.
- GAUTHIER-CLERC M. & THOMAS F. (2010) *Écologie de la santé et de biodiversité*. De Boeck Université éditions, Collection Licence Master Doctorat, Bruxelles, 538 p.
- GOPEE N. V., ADESIYUN A. A. & CAESEAR K. (2000) Retrospective and longitudinal study of salmonellosis in captive wildlife in Trinidad. *J. Wild. Dis.*, 36: 284-293.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. *In BURGER J. & OLLA B. L. (eds) Shorebirds: migration and foraging behaviour*. Plenum press, New York: 233-270.
- GOURREAU J.-M., GUILLOU J.-P. & LOUZIS C. (1986) Botulisme au bois de Boulogne. *Médecine et maladies infectieuses*, 8/9 : 524-526.
- GOURREAU J.-M. (2000). Gestion d'un problème pathologique des oiseaux d'eau et marins : exemple du botulisme des laridés de la baie de Canche. *In Actes du colloque « Gestion et pathologie des oiseaux d'eau et marins »*, Nantes, Merial éd. : 73-75.
- GRAVES I. (1992) Influenza viruses in birds of the Atlantic flyway. *Avian diseases*, 36: 1-10.
- GRAVES I. (1996) Newcastle disease viruses in birds in the Atlantic flyway: isolations, haemagglutination-inhibition and elution-inhibition antibody profiles. *Vet. Res.*, 27: 209-218.
- GUENTHER S., GROBBEL M., LÜBKE-BECKER A., GOEDECKE A., FRIEDRICH N., WIELER L. & EWERS C. (2010a). Antimicrobial resistance profiles of *Escherichia coli* from common European wild bird species. *Vet Microbiol.*, *in press*.
- GUENTHER S., GROBBEL M., BEUTLICH J., GUERRA B., ULRICH R., WIELER L. & EWERS C. (2010b) Detection of pandemic B2-O25-ST131 *Escherichia coli* harbouring the CTX-M-9 extended-spectrum β -lactamase type in a feral urban brown rat *Rattus norvegicus*. *J. Antimicrob. Chemother.*, 12. doi:10.1093/jac/dkp496.
- HAMILTON W. D. & ZUK M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science*, 218: 384-387.

- HANNOUN C. & DERVAUX J.-M. (1980) Circulation enzootique permanente des virus grippaux dans la baie de Somme. *Comparative Immunology Microbiology and Infectious Diseases*, 3 : 177-183.
- HARS J. & ARTOIS M. (2007) Les maladies partagées par la faune sauvage, les animaux domestiques et l'homme. *Bull. GTV*, 40 : 17-20.
- HILLGARTH N. & OSBORNE F. (1991) Pheasants and parasites. *Game Conservancy Review of 1990*: 111-112.
- HUDSON P. J. (1994) Parasitic infections of birds. *Parasitol. Today*, 10: 3-4.
- HUDSON P. J. & DOBSON A. (1994). The characteristics and impact of macroparasites on wild animal populations. In *Forest and Wildlife towards the 21th century*, Thompson J.D. edition: 56-63.
- HUDSON P. J., DOBSON A. P. & NEWBORN D. (1992a). Do parasites make prey vulnerable to predation? Red Grouse and parasites. *J. Anim. Ecol.*, 61: 681-692.
- HUDSON P. J., NEWBORN D. & DOBSON A. P. (1992b). Regulation and stability of a free living host-parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in Red Grouse. I- Monitoring and parasite reduction experiments. *J. Anim. Ecol.*, 61: 477-486.
- HULSCHER J. B. (1982). The Oystercatcher, *Haematopus ostragalus*, as a predator of the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden sea. *Ardea*, 70: 89-152.
- IPIECA (1999) Impact biologique de la pollution par les hydrocarbures sur les littoraux sédimentaires. *IPIECA Report Series*, vol. 09.
- IPIECA (2004) A guide to oiled wildlife response planning. *Report Series*, 13.
- JESTIN V. (2000) Rôle de l'avifaune sauvage dans l'écologie des virus grippaux. In *Colloque « Gestion et pathologie des oiseaux d'eau et marins, 15 ans du centre de soins de l'École nationale vétérinaire de Nantes »*. Nantes, 58-59
- JUBILO K. & Lamarque F. (1999). Épidémiologie et prévention du botulisme hydrique : une synthèse bibliographique. *Gibier faune sauvage*, 16 : 81-93.
- LAMARQUE F. (1995) Mortalités massives ; Botulisme. Au service de SAGIR, *Note d'information de l'ONC*, 78 : 2-3.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (1999) *Paramètres influençant la répartition spatiale des limicoles en hivernage : sédiment et parasites*. Thèse de biologie de l'université de Rennes 1, 371 p.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (2008) Profession vétérinaire, faune sauvage et environnement. *Vetomecum*.
- LOYE J. E. & ZUK M. (1991) *Bird-parasites interaction - Ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 406 p.
- MANUGUERRA J.-C. (2000) L'apport des réseaux de surveillance dans l'étude de la grippe et des virus. La grippe sous surveillance : un réseau, des réseaux, puis des réseaux de réseaux, et enfin l'intégration totale. In *Colloque « Gestion et pathologie des oiseaux d'eau et marins, 15 ans du centre de soins de l'École nationale vétérinaire de Nantes »*. Nantes, Merial : 83-85.
- MANUGUERRA J.-C. (2001a) Écologie, biodiversité et évolution des virus grippaux. *Virologie*, 5 : 195-205.
- MANUGUERRA J.-C., (2001b) Place des oiseaux dans l'écologie grippale. *Med. Mal. Infect.*, 31, suppl. 2 : 175-177.

- MARJOLET M. (2000) Problèmes de santé publique liés aux oiseaux d'eau et marins. *In Colloque « Gestion et pathologie des oiseaux d'eau et marins, 15 ans du centre de soins de l'École nationale vétérinaire de Nantes »*. Nantes, Merial : 63-66.
- MARTINEAU D. (2001) *Pathologie de la faune et de l'environnement*. Faculté de médecine vétérinaire, université de Montréal, Canada. 134 p.
- MAY R. M. (1994) Disease and the abundance and distribution of bird populations: a summary. *Ibis*, 137, suppl. 1: 85-86.
- MCLURE H. E. & POULIN R. (1991) Group-living and infestation by ectoparasites in passerines. *Condor*, 93: 418-423.
- MCNEIL R., TULLIO DIAZ M. & VILLENEUVE A. (1994) The mystery of shorebird over-summering: a new hypothesis. *Ardea*, 82: 143-152.
- MCNEIL R., DIAZ M. T., CASANOVA B., VILLENEUVE A. & THIBAUT M. (1996) Trematode infestation as a factor in shorebirds over-summering: a case study of the Greater Yellowlegs *Tringa melanoleuca*. *Bull. Scand. Soc. Parasit.*, 6: 114-117.
- MCORIST S. & LENGHAUS C. (1992) Mortalities of little penguins *Eudyptula minor* following exposure to crude oil. *Veterinary record*, 130: 161-162.
- MIKAELIAN I., GAUTHIER F., FITZGERALD G., HIGGINS R., CLAVEAU R., MARTINEAU D. (1997) Causes primaires de décès des oiseaux de la faune au Québec. *Le médecin vétérinaire du Québec*, 27 : 94-102.
- MILLER M. W. (2001) Pasteurellosis. *In Infectious diseases of wild mammals*. WILLIAMS E.S. & BRAKER I. K. (ed.), London, Manson Publishing, The veterinary Press: 330-339.
- MOUTOU F. (1993) Les animaux sauvages sentinelles de l'environnement. *Le Point Vétérinaire*, 24 : 667-672.
- MOUTOU F. (1997) Place des oiseaux sauvages en épidémiologie animale. *In CLERGEAU P. (ed.) Oiseaux à risque en ville et en campagne*. INRA éd. Paris : 263-280.
- MOUTOU F. (2000) Dissémination des agents pathogènes chez les oiseaux d'eau et marins. *In Colloque « Gestion et pathologie des oiseaux d'eau et marins, 15 ans du centre de soins de l'École nationale vétérinaire de Nantes »*. Nantes, Merial : 19-21.
- NIJKAMPF H. (2006) *Handbook on good practice for the rehabilitation of oiled birds in the aftermath of an oil spill incident*. Sea Alarm edition www.Oiledwildlife.eu
- OLSEN B., BERGSTRÖM S., MC CAFFERTY D. J., SELLIN M. & WISTRÖM J. (1996) *Salmonella* Enteritidis in Antarctica: zoonosis in Man or humanosis in Penguins. *The Lancet*, 348: 1319-1320.
- PECELUNAS K. S., WAGES D. P. & HELM J. D. (1999) Botulism in chickens associated with elevated iron levels. *Avian diseases*, 43: 783-787.
- POUANT K. (1997) *Le botulisme aviaire : étude d'un foyer en Sologne*. thèse de doctorat vétérinaire, université de Nantes.
- RIGAUDEAU N., BRUCY L. & JEAN C. (2002) *Soins aux oiseaux mazoutés. Guide méthodologique d'aide à la création d'un centre de sauvegarde temporaire*. Observatoire des marées noires, MATE, LPO.
- ROBERT F. & GABRION C. (1991) Cestodoses de l'avifaune camarguaise. Rôle d'*Artemia* (Crustacea, Anostraca) et stratégies de rencontre hôte-parasite. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 66 : 226-235.

- ROBINSON I. (2000) Seabirds. *In Avian Medecine*, Tully, Lawton et Dorrestein. Ed. Butterworth et Heineman: 1-29.
- ROCKE T. E. & SAMUEL M. D. (1999) Water and sediment characteristics associated with avian botulism outbreaks in wetlands. *J. Wildl. Manag.*, 63: 1249-1260.
- SARMOUK I. (1994) *L'Étourneau sansonnet Sturnus vulgaris L. : problèmes posés par une population hivernante dans les Côtes-d'Armor et son implication dans les salmonelloses bovine*. Thèse de doctorat vétérinaire, Nantes.
- SAVEY M. & DUFOUR B (2004) Diversité des zoonoses. Définitions et conséquences pour la surveillance et la lutte. *Epidémiol. et santé anim.*, 46 : 1-16.
- SCOTT M. E. & DOBSON A. (1989) The role of parasites in regulating host abundance. *Parasitol. Today*, 5: 176-183.
- SKORPING A. (1996) Why should marine and coastal birds ecologists bother about parasites?. *Bull. Scand. Soc. Parasitol.*, 6: 98-102.
- SWENNEN C., LEOPOLD M. F. & DE BRUIJN L. L. M. (1989) Time-stressed Oystercatchers increase their intake rate. *Anim. Behav.*, 38: 8-22.
- THIENPONT D., ROCHETTE F. & VANPARIJS O. F. J. (1979) *Diagnostic de verminose par examen coprologique*. Janseen Research found., 187 p.
- TOFT C. A. (1991) Current theory of host-parasite interactions. *In Bird-parasite interaction, ecology, evolution and behaviour*. Oxford Ornithology series, Oxford university press, Oxford: 3-15.
- TOMPKINS D. M., DOBSON A. P., ARNEBERG P., BEGON M. E., CATTADORI I. M., GREENMAN J. V., HEESTERBEEK J. A. P., HUDSON P. J., NEWBORN D., PUGLIES A., RIZZOLI A. P., ROSA R., ROSSO F. & WILSON K. (2002) Parasites and host population dynamics. *In HUDSON P.J., RIZZOLI A., GRENFELL B.T., HEESTERBEEK H. & DOBSON A.P. (ed.) The ecology of wildlife diseases.*, Oxford University Press, Oxford: 45-62.
- UNDERHILL L.G., EARLE R.A. PIERSMA T., TULP I. & VERSTER A. (1994). Knots (*Calidris canutus*) from Germany and South Africa parasitised by trematode *Cyclocoelum mutabile*. *Journal fur Ornithologie*, 135: 2: 236-239.
- URFI A. J., GOSS-CUSTARD J. D. & DURELL S. E. A. le V dit (1996) The ability of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* to compensate for lost feeding time: field studies on individually marked birds. *J. App. Ecol.*, 33: 873-883.
- VAN BENEDEEN P. J. (1878) *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Librairie Germer Baillière et C^{ie}, Paris,.
- WASSON D. L. (1993) Immunological succession in host-parasite communities. *J. Parasitol.*, 79: 483-487.
- WEBSTER R.G. (2002) The importance of animal influenza for human disease. *Vaccine*, 20: 16-20.
- WOBESER G. (1988) Effects of botulism on ducks drinking saline water. *J. Wildl. Diseases*, 24 : 240-245.

Chapitre X : L'avenir des oiseaux en milieu littoral

L'élévation du niveau des mers et le recul maîtrisé du trait de côte Fernand VERGER	685
Changement climatique et limicoles côtiers en hiver Laurent GODET & Christophe LUCZAK	687
Les mesures compensatoires et d'accompagnement Port 2000 : retour d'expériences Christophe AULERT, Pascal PROVOST, Christophe BESSINETON & Christelle DUTILLEUL	705
Le domaine public maritime et la chasse en France Annie CHARLEZ	731
Le point de vue d'un élu gestionnaire d'espaces littoraux Jean-Claude BUISINE	757

L'élévation du niveau des mers et le recul maîtrisé du trait de côte

Fernand VERGER

Le niveau de la mer monte inexorablement, comme l'indiquent et les marégraphes et les satellites altimétriques. Cette montée progressive, sensible depuis plus d'un siècle, s'accélère actuellement sans qu'on puisse prédire avec certitude son ampleur jusqu'à la fin du XXI^e siècle. Elle pourrait atteindre vraisemblablement de 40 centimètres à 1 mètre à la fin du siècle. Quelles en seront les conséquences sur les habitats des oiseaux dans les milieux littoraux alluviaux ?

Dans les estuaires, les pulsations tidales intéressant principalement la salinité, puis plus largement l'alternance des courants, et enfin, plus largement encore, l'oscillation des niveaux se déplaceront vers l'amont. Il importe de ne pas entraver la migration des biotopes vers l'amont et donc de maintenir ces corridors écologiques qui assurent la libre migration des écosystèmes vers l'amont avec l'ichtyofaune et l'avifaune associées. Sur les rivages alluviaux, la montée du niveau de la mer peut entraîner un recul des schorres dont les microfalaises liminaires seront érodées alors que le matériel ainsi libéré contribuera à leur exhaussement. Le rythme de cette évolution dépend de celui de la montée du niveau marin mais une relative pénurie sédimentaire se traduira vraisemblablement par une diminution des superficies de schorres. Une politique de compensation de ces pertes par reconstitution de schorres par dépoldérisation trouve là une justification.

Les marais maritimes, aujourd'hui soumis à un régime d'eau douce, risquent, outre une péjoration de leur drainage, une salinisation qui peut être dommageable à leur fréquentation par l'avifaune. Cette salinisation peut également concerner des polders dont le drainage sera plus difficile et pourra nécessiter le pompage artificiel. Dans ces marais maritimes, les opérations de recul maîtrisé du trait de côte sont les plus appropriées pour assurer un amortissement des effets des tempêtes. Ce recul pourra transformer des polders complètement isolés des eaux littorales en schorres très productifs en matières organiques, assurant ainsi de véritables sources d'alimentation pour les invertébrés, les poissons et les oiseaux.

Changement climatique et limicoles côtiers en hiver

Laurent GODET & Christophe LUCZAK

Introduction

Au cours du XX^e siècle, le changement climatique s'est traduit par une élévation globale des températures de l'air (+0,4 à 0,8°C) et des océans, une élévation du niveau marin (+10 à 20 centimètres) et un changement des régimes de précipitations (augmentation des épisodes de sécheresse sur certains points du globe, augmentation des pluies sur d'autres) (IPCC, 2001). Ce changement climatique est une conséquence de l'augmentation de la présence de gaz à effet de serre dans l'atmosphère (+35% de dioxyde de carbone, +150 % de méthane, +17 % de protoxyde d'azote sur la période 1750-2000, par exemple), aujourd'hui majoritairement attribuée aux activités humaines (combustion d'énergies fossiles et grands changements d'occupation des sols, comme, en premier, la déforestation) (IPCC 2001).

Les effets du changement climatique sur les oiseaux ont été déjà bien documentés depuis plusieurs décennies. Ils correspondent notamment à des dates de reproduction de plus en plus précoces, des changements de taille de populations ou encore des changements de distribution géographique (revue récente dans Crick, 2004 et Moller *et al.*, 2010). Puisque le réchauffement climatique est plus rapide au niveau des pôles, son impact sur les espèces arctiques, dont les aires de distribution tendent notamment à se comprimer, a été particulièrement bien étudié (Hughes, 2000).

L'essentiel des espèces de limicoles de l'hémisphère nord ont la particularité de nicher dans la toundra circumpolaire et d'hiverner sur les côtes tempérées et tropicales (Piersma & Wiersma, 1996 ; Piersma *et al.*, 1996), où elles ont tout particulièrement besoin de zones intertidales pour leur alimentation (Van de Kam *et al.*, 2004). Si l'impact du changement climatique sur leurs zones de reproduction (sub)arctiques est aujourd'hui évident (*e.g.* Rehfish & Crick, 2003), nous proposons de dresser ici une revue :

- des conséquences existantes ou supposées du changement climatique contemporain sur la distribution, la phénologie et la démographie des limicoles en période inter-nuptiale,
- des mécanismes avérés ou potentiels à l'origine des changements notés chez les limicoles en réponse au changement climatique,
- des solutions qui s'offrent à nous pour faire face à d'éventuelles conséquences négatives du changement climatique sur ces espèces.

Les limicoles face au changement climatique : patrons observés ou modélisés

Changement de distribution géographique

À l'échelle du temps géologique, on sait aujourd'hui que les changements de zones d'hivernage, de reproduction et de routes migratoires ont été largement déterminés par les variations du climat. L'exemple du Bécasseau maubèche est parfaitement illustré par Piersma (1994). L'espèce nichait il y a 10 à 15 000 ans sur une aire de distribution très restreinte, occupée par la toundra couvrant l'actuelle partie sud de la mer du Nord, et elle passait probablement l'hiver sur les estrans européens proches. À la suite du réchauffement climatique et de la fonte progressive de la calotte glaciaire recouvrant la Scandinavie, son aire de reproduction a suivi la remontée de la toundra vers le nord, mais la montée rapide des eaux marines ne lui laissant plus de zones intertidales en Europe, elle a dû hiverner en Afrique de l'Ouest. Ce n'est qu'il y a environ 8 000 ans, lorsque de grandes vasières intertidales ont commencé à se reformer, que l'hivernage d'individus a pu se mettre en place en Europe. La colonisation de la toundra canadienne, jusqu'alors trop éloignée de sites d'hivernage ouest africains, a pu se mettre progressivement en place par les individus hivernant en Europe de l'Ouest. Mais qu'en est-il des changements de distribution liés au réchauffement climatique contemporain ?

À l'échelle de la Grande-Bretagne, les changements de distribution géographique des limicoles au cours des dernières décennies ont été explorés avec précision. D'une manière générale, les limicoles hivernant en Grande-Bretagne tendent à se redistribuer depuis au moins 30 ans du sud-ouest de l'île vers le nord-est en suivant les isothermes et en se rapprochant ainsi de plus en plus de leurs zones de nidification (Rehfish & Austin, 1999 ; Austin *et al.*, 2000 ; Rehfish *et al.*, 2004 ; Austin & Rehfish, 2005). Ceci est valable pour la majorité des limicoles communs hivernant en Grande-Bretagne, qu'ils soient plutôt estuariens (Austin *et al.*, 2000 ; Austin & Rehfish, 2005) ou non strictement estuariens (Rehfish *et al.*, 2004), c'est-à-dire pouvant

s'alimenter en substrat dur (Huîtrier pie, Bécasseau violet, Tournepiere à collier) ou en milieux plus continentaux et végétalisés (Courlis cendré, Chevalier gambette). La dépendance entre le glissement de distribution et les températures est toutefois plus marquée chez les espèces de petite taille (Austin & Rehfish, 2005). Ce déplacement correspond schématiquement à une redistribution des oiseaux des estuaires aux sédiments grossiers et assez pauvres en ressources trophiques de l'ouest britannique vers les estuaires aux sédiments plus fins et plus riches en macrofaune benthique de l'est (Austin & Rehfish, 2005). D'après des scénarii d'évolution climatique aux horizons 2020 et 2080, ce mouvement vers l'est devrait se poursuivre et la Grande-Bretagne devrait perdre en conséquence les populations hivernantes d'importance internationale de plusieurs espèces dans les prochaines années, comme le grand Gravelot, le Bécasseau sanderling, le Bécasseau violet ou encore le Tournepiere à collier (Rehfish *et al.*, 2004).

À l'échelle de l'Europe du Nord-Ouest, cette redistribution vers le nord-est, correspondant à un rapprochement des oiseaux hivernants de leurs zones de reproduction, a été également montrée pour les sept espèces de limicoles estuariens les plus communs de la région en hiver (Mac Lean *et al.*, 2008). En 20 ans (1981-2000), ce déplacement a représenté une trentaine de kilomètres pour certaines espèces (Chevalier gambette, Huîtrier pie), de 75 à 89 kilomètres pour le Bécasseau variable, le Bécasseau maubèche et la Barge rousse et plus de 110 kilomètres pour le Pluvier argenté et le Courlis cendré (Mac Lean *et al.*, 2008). Par rapport aux études à l'échelle britannique, une nuance importante est toutefois apportée par MacLean *et al.* (2008) selon lesquels il y aurait une extension des aires de répartition vers le nord plutôt qu'un simple glissement. En effet, les variations d'abondance sont bien corrélées à l'évolution des températures mais ces variations sont plus marquées aux extrémités froides (*i.e.* septentrionales) des aires de distribution, et les augmentations constatées au nord ne s'accompagnent pas d'une diminution au sud. Notons toutefois que, dans leur étude, Mac Lean *et al.* (2008) ne sont pas en mesure de détecter véritablement une diminution potentielle des abondances de limicoles dans le sud de leur aire d'hivernage, puisque les sites les plus méridionaux qu'ils prennent en compte sont les sites du sud de la France. Qu'en est-il des variations d'abondance sur les sites situés aux extrémités thermiques hautes (*i.e.* très méridionaux) des limicoles, comme les sites d'Afrique de l'Ouest ?

À l'échelle de l'Eurasie, Zöckler (2002) montre lui aussi un glissement de l'aire de distribution du Combattant varié vers le nord-est ces dernières années, phénomène qu'il attribue à un probable réchauffement clima-

tique. En effet, pour cet auteur, le déclin constaté au sud-ouest ne peut pas être attribué seulement à des phénomènes locaux, car l'espèce a continué à décliner même là où ses habitats se sont maintenus ou ont été restaurés.

Enfin, cette redistribution générale des limicoles vers le nord-est peut se traduire localement par un réassemblage des communautés de limicoles en faveur des espèces d'affinités méridionales. En utilisant les données de comptages hivernaux de limicoles estuariens en France sur 33 années (Mahéo, 1977-2009), Godet *et al.* (2011) montrent que ces communautés d'oiseaux ont un indice thermique (« *Community Temperature Index* » qui est élevé pour une communauté composée d'espèces originaires de régions chaudes et bas pour une communauté composée d'espèces originaires de régions froides [Devictor *et al.*, 2008]) qui augmente de manière très rapide. Il y a donc, au moins à l'échelle spatiale de la France, une réorganisation de la communauté de limicoles illustrant les capacités d'adaptation sous l'influence (directe et/ou indirecte) de facteurs exogènes caractéristique des systèmes adaptatifs complexes (Levin, 1998 ; Frontier *et al.*, 2008 ; Levin & Lubchenco, 2008). À cette échelle géographique, aucune homéostasie/compensation n'est cependant visible (Luczak & Barnagaud, 2009).

Toutefois, la mise en évidence d'un lien entre changement de distribution et changement climatique (*i.e.* données sur le long terme, à plus de 30 ans) est plutôt indirecte car elle s'appuie sur un lien entre distribution et conditions météorologiques (*i.e.* données à court terme, à moins de 30 ans). Aussi, la correspondance entre redistributions hivernales vers l'est et climat a-t-elle été suggérée assez tôt pour le grand Gravelot qui aurait bénéficié d'hivers de plus en plus doux en Grande-Bretagne (UKCCIRG, 1996) lui permettant d'hiverner sur les sites britanniques plus orientaux et plus frais (Rehfish & Austin, 1999). Cette hypothèse est reprise par les mêmes auteurs (Rehfish *et al.*, 2004) pour expliquer la redistribution de l'ensemble des limicoles hivernants en Grande-Bretagne. Rehfish *et al.* (2004) ont, par exemple, clairement montré la corrélation entre le glissement des distributions et le changement des conditions météorologiques locales en hiver (modification des températures, des précipitations, de la vitesse du vent). Il est donc logique que ces auteurs trouvent que le glissement des distributions hivernales en Grande-Bretagne se fasse globalement en direction des aires de nidification de chaque espèce, bien que ceci soit moins clair pour le Chevalier gambette et le Courlis cendré. McLean *et al.* (2008) montrent bien que les changements interannuels d'abondance des limicoles sont positivement corrélés avec les changements locaux de température d'une année à l'autre. On sait également que l'ensemble d'une population hivernante peut se dé-

placer vers le nord à la faveur d'hivers doux ou vers le sud lors d'hivers rigoureux. Ces mouvements de balancier nord-est/sud-ouest, liés aux températures, ont été bien mis en évidence en mer des Wadden (Meltofte *et al.*, 1994). Plus au sud, on sait également que beaucoup d'Huîtres pies hivernaient dans le nord de la France lorsque les estrans de la mer des Wadden gelaient, ce qui est de moins en moins le cas aujourd'hui (Camphuysen *et al.*, 1996 ; Marzec & Luczak, 2005). Enfin, le rôle de « refuge climatique » de la baie du Mont-Saint-Michel et du littoral du nord de la France lors d'hivers froids a été, par exemple, illustré respectivement par Quénech'hdou *et al.* (1998) et Marzec & Luczak (2005).

Ces redistributions peuvent également être liées à des facteurs autres que strictement climatiques. La progression du Courlis cendré vers le nord-est de l'Écosse coïncide avec son retrait de la liste d'espèces chassables au début des années 1980 (Austin *et al.*, 2000). Par ailleurs, le déclin de l'Huître pie et du Bécasseau maubèche dans l'est de la Grande-Bretagne est concomitant à de mauvais recrutements de Coques *Cerastoderma edule* et de Macomes *Macoma balthica*, proies de ces oiseaux, depuis les années 1990 (Austin *et al.*, 2000). Le changement de qualité des eaux (Austin & *al.*, 2000) a également été suggéré comme explication, la partie sud-est de la Grande-Bretagne ayant été sujette à une augmentation des apports en matière organique (liée à l'augmentation de la population humaine) à la base de la productivité en invertébrés marins et donc en ressources trophiques pour les limicoles.

Enfin, on ne sait toujours pas si les changements de distribution des limicoles hivernants sont plutôt liés à de jeunes oiseaux qui « coloniseraient » de nouveaux sites d'hivernage alors que les individus adultes continueraient d'hiverner sur leurs sites méridionaux traditionnels, ou si l'ensemble des individus (toutes générations confondues) répondent au changement climatique en se déplaçant vers le nord-est (Austin & Rehfish, 2005 ; McLean *et al.*, 2008 ; Godet *et al.*, 2011). Notamment parce que les limicoles sont des oiseaux longévifs et fidèles à leurs sites d'hivernage (Townshend, 1985), la première hypothèse est aujourd'hui privilégiée par certains auteurs (McLean *et al.*, 2008) : lorsqu'un individu a trouvé un site d'hivernage qui lui convient, il lui serait en effet difficile d'en changer au cours de sa vie. Cela est confirmé par les observations de Gill *et al.* (2001) qui montrent cependant que ce phénomène apparaît plus complexe que supposé à l'origine. Ces auteurs ont en effet mis en évidence un « *buffer effect* » chez la Barge à queue noire *Limosa limosa islandica* : les effectifs hivernant en Grande-Bretagne ont quadruplé depuis les années 1970, mais les effectifs

occupant les sites favorables ont connu peu de changements, alors que les sites moins favorables ont connu de fortes fluctuations et notamment de fortes augmentations. Toutefois, sur ces derniers sites, les ressources alimentaires sont faibles, tout comme le taux de survie des individus y hivernant.

Changement de la phénologie de la migration et de l'hivernage

La littérature au sujet de l'impact du réchauffement climatique sur la phénologie des oiseaux est aujourd'hui particulièrement riche (voir les revues de Crick, 2004 et Moller *et al.*, 2010), mais elle porte très majoritairement sur les passereaux en période de reproduction et assez peu sur les limicoles (Anthes, 2004).

Les études relatives à ces derniers renseignent essentiellement sur les changements de dates d'arrivées printanières et les dates de première ponte. On sait, par exemple, que les dates d'arrivées sur quelques sites de nidification britanniques n'ont pas changé en une vingtaine d'années pour le Chevalier guignette (Loxton & Sparks, 1999, Jenkins & Watson, 2000) ainsi que pour l'Huîtrier pie, le Vanneau huppé et le Chevalier gambette (Jenkins & Watson, 2000), alors que le Courlis cendré tend à arriver 25 jours plus tôt sur la période 1974-1999 (Jenkins & Watson, 2000), le Petit gravelot et le Courlis corlieu respectivement 6 et 22 jours plus tôt par décade de 1950 à 1988 (Spark & Mason, 2001). Both *et al.* (2005) ont par ailleurs mis en évidence que les dates de ponte des Vanneaux huppés aux Pays-Bas dépendent en premier lieu de facteurs climatiques, plus que de changements touchant les habitats de reproduction. Il existe en revanche beaucoup moins de données sur les changements de dates d'arrivée automnale d'oiseaux (voir toutefois Sparks & Mason, 2001 ; Gilyazov & Sparks, 2002) et encore moins sur les dates de départ des sites d'hivernage et la durée des stationnements hivernaux. L'étude de Spark & Mason (2004) sur sept espèces de limicoles hivernant sur un site de Grande-Bretagne montre qu'il n'y a pas de changement notable de la durée de leur séjour hivernal, excepté pour la Bécassine sourde qui tend à séjourner en moyenne six jours de moins par décade sur la période 1966-2001. Enfin, Anthes (2004) montre que sur quatre sites d'étude d'Europe centrale, les Chevaliers aboyeur, arlequin et sylvain tendent à arriver plus tard en automne et à partir plus tôt au printemps de leurs sites d'hivernage sur une période s'étalant de 1966 à 2002. Les dates d'arrivée automnale sur les sites d'hivernage de ces espèces sont liées principalement aux conditions climatiques sur les sites de nidification et au succès de reproduction, alors que les dates de départ printanier sont liées aux conditions climatiques locales et à l'Oscillation Nord-Atlantique (Anthes, 2004).

Changements démographiques

Est-ce que le changement climatique influe sur la démographie des limicoles ? Cette question reste encore en suspens aujourd'hui et est très peu étudiée (Crick, 2004). Plusieurs auteurs sont sceptiques sur le lien potentiel qui pourrait exister entre les deux et soulignent la difficulté qu'il y aurait à le démontrer. Pour Piersma & Lindström (2004), au cours des cinquante dernières années, il n'y a aucun cas – à leur connaissance – où des changements démographiques de limicoles puissent être attribués au changement climatique. Les variations d'abondance, et particulièrement les déclin de populations de limicoles, seraient plutôt liés à l'impact direct des activités humaines (Piersma & Lindström, 2004) ou encore à certains de leurs traits d'histoire de vie. En effet, quatre grands faits caractérisent les limicoles actuellement en déclin :

- nicher en prairie humide en Europe,
- se reproduire dans les zones sèches d'Asie de l'ouest et du bassin méditerranéen,
- hiverner en Afrique de l'Ouest (certaines populations uniquement),
- de dépendre fortement de la mer des Wadden comme escale migratoire (Stroud *et al.*, 2004 *in* Piersma & Lindström, 2004).

À l'échelle du temps géologique, on a pourtant quelques éléments concernant l'influence des variations climatiques sur la démographie des limicoles, principalement en fonction des périodes de glaciation et de déglaciation. Les analyses génétiques réalisées depuis maintenant près de 20 ans sur le Bécasseau maubèche (Baker *et al.*, 1994), et le Tournepierre à collier (Wenink *et al.*, 1994) ont montré une très faible variation génétique des différentes populations nicheuses, révélant ainsi des étranglements démographiques très marqués, qui ont conduit des espèces au bord de l'extinction lors de certains épisodes glaciaires. Par exemple, la population mondiale de Bécasseaux maubèches n'aurait été composée que d'une centaine de femelles il y a environ 10 000 ans (Baker *et al.*, 1994). Mais qu'en est-il au cours des dernières années ?

De manière indirecte, puisque le réchauffement climatique conduit à des changements de distribution, on peut également concevoir qu'il se traduit par l'extinction locale de certaines populations. Zöckler (2002) s'interroge, par exemple, sur le Combattant varié : a-t-on affaire à une simple extension géographique vers le nord-est ou à des extinctions locales au sud, voire à une diminution de l'ensemble de la population eurasiatique ? Le Combattant aurait décliné fortement dans la partie méridionale de son

aire d'hivernage (en lien avec l'augmentation des sécheresses dans ses quartiers d'hiver africains) et de son aire de reproduction (comme en Finlande, Danemark, Pays-Bas ou encore Allemagne).

À notre connaissance, Van de Pol *et al.* (2010), à travers l'exemple d'une population néerlandaise d'Huîtres pies, sont parmi les seuls à établir un lien direct entre réchauffement climatique et dynamique de la population d'un limicole en période d'hivernage mais aussi de reproduction. Les auteurs montrent, par une approche modélisatrice, qu'avec l'augmentation du réchauffement climatique hivernal et la diminution des variations interannuelles de température hivernale, la population d'huîtres sera plus persistante car l'augmentation de la survie des adultes compensera la perte de fécondité.

À l'origine de la réaction des limicoles face au changement climatique : mécanismes explicatifs directs et indirects

Nous proposons ici de distinguer les « mécanismes » pouvant expliquer directement ou indirectement le fait que les limicoles réagissent au réchauffement climatique. Nous présentons deux mécanismes indirects tout d'abord : la modification des habitats intertidaux (en quantité et en qualité) et le changement d'abondance et de distribution de la ressource trophique et un mécanisme direct ensuite, lié à l'influence du climat sur la physiologie des limicoles.

Modification quantitative et qualitative des habitats intertidaux

La capacité d'accueil d'un site littoral pour les limicoles en halte migratoire et en hivernage est très fortement liée aux surfaces intertidales dont le site dispose. Goss-Custard & Moser (1988) ont, par exemple, montré une diminution significative des abondances de Bécasseau variable sur des sites méridionaux de la Grande-Bretagne, en lien avec la diminution des surfaces de slikkes colonisées progressivement par un schorre à *Spartina anglica*. Les changements de surfaces intertidales liées à la montée du niveau marin devraient donc avoir une influence notable sur les limicoles.

Le réchauffement climatique conduit à une élévation du niveau marin, principalement induit par la dilatation de l'eau de mer et par la fonte des calottes glaciaires (Duplessy & Morel, 1990). Toutefois, de par des différences d'apports sédimentaires, la pente de l'avant-côte ou encore les mécanismes de compensation isostatique, la montée globale des eaux marines à l'échelle globale peut se traduire par des phénomènes de transgression

(avancée de la mer au-delà de ses limites passées) comme de régression (retrait de la mer en deçà de ses limites passées) à l'échelle régionale et locale (Curry, 1964 ; Pirazzoli, 1976 ; Paskoff, 2003). La présence de structures anthropiques telles que des digues de mer sur la ligne de rivage contemporaine (Galbraith *et al.*, 2002), la géomorphologie, la nature et l'utilisation par l'Homme des habitats en arrière de cette ligne (par exemple, polders habités ou voués à l'agriculture *versus* marais maritimes inondables) vont également conditionner de possibles transgressions marines à des échelles locales (Rehfish & Austin, 2006, Finlayson *et al.*, 2006).

On comprend donc tout naturellement que les superficies intertidales (de slikke comme de schorre) dont dépendent les limicoles pour leurs haltes migratoires et leurs stationnement hivernaux vont grandement varier. Les temps d'exondation des zones intertidales, et donc leur accessibilité par les limicoles, devraient, par ailleurs, diminuer (Durell *et al.*, 2006 ; Finlayson *et al.*, 2006). Toutefois, il est très difficile de dresser une évaluation globale de la perte ou du gain de surfaces intertidales tant les conditions aux échelles locales peuvent varier. Par exemple, Durell *et al.* (2006) montrent que la réduction du temps d'exondation peut être compensée par le gain de superficies de certains habitats favorables aux limicoles (érosion des prairies à Spartines dans leur exemple en Grande-Bretagne). L'exemple des schorres montre également la complexité du phénomène. Avec la montée du niveau marin, ces habitats de haut estran végétalisés, assurant localement des fonctions de réservoirs de marée haute pour les limicoles, peuvent soit se maintenir s'ils ont la possibilité de « migrer » vers l'intérieur de terres ou si l'apport en sédiments leur permet de se maintenir par une accretion sédimentaire, soit régresser si des structures les empêchent de migrer ou si l'apport sédimentaire ne leur permet pas de se maintenir (Hughes, 2004). Les schorres les plus vulnérables sont donc ceux qui sont situés dans des zones à apport sédimentaire relativement faible et appuyés contre des modelés, reliefs ou des structures anthropiques les empêchant de migrer. L'équivalent fonctionnel des schorres en domaine tropical, à savoir certaines mangroves, qui peuvent également constituer des réservoirs importants pour les limicoles en Afrique de l'Ouest (comme c'est le cas sur l'archipel des Bijagos [Van de Kam *et al.*, 2004]), pourraient également décliner en réponse au réchauffement climatique (Finlayson *et al.*, 2006). Les zones humides littorales d'eau douce, tout particulièrement en domaine tropical, devraient également régresser par suite de la montée du niveau marin (Finlayson *et al.*, 2006).

Quelques auteurs ont effectué des quantifications de perte nette d'habitats côtiers pour les limicoles. Galbraith *et al.* (2002) prévoient une

diminution des zones intertidales des États-Unis de 20 à 70 % de leur surface d'ici 2100, ce qui devrait avoir un impact considérable sur la distribution des limicoles en halte migratoire et en hivernage à l'échelle de l'Amérique du Nord. Sur les côtes de Louisiane, une élévation du niveau marin de 1 millimètre à 2 centimètres par an au long du XX^e siècle a conduit à la disparition de 73 km² de zones humides littorales (Kennish, 2002).

Au-delà de la quantité d'habitats intertidaux, leur qualité est également amenée à changer. L'étude la plus approfondie en lien avec les limicoles est probablement celle proposée par Austin & Rehfish (2003). Sur l'exemple de deux estuaires britanniques, la modélisation de l'impact potentiel de l'élévation du niveau marin démontre un effet en cascade partant d'un changement de la géomorphologie des estuaires (estuaires de plus en plus ouverts), conduisant à un changement de la granulométrie de leurs domaines intertidaux de substrat meuble (sédiments de plus en plus grossiers), puis à un changement de la macrofaune benthique et, *in fine*, de l'abondance et de la fréquentation par les limicoles. S'appuyant principalement sur les liens existant entre granulométrie du sédiment, composition macrofaunique et abondance de limicoles (Yates *et al.*, 1993), Austin & Rehfish (2003) montrent que le basculement d'un système d'estuaire plutôt fermé et vaseux à celui d'un système ouvert et sableux devrait conduire à une diminution des abondances de Bécasseau variable et de Chevalier gambette (appréciant les sédiments vaseux) et une augmentation des Huîtres pies (préférant les estrans plus sableux). D'après ces auteurs, si les changements sont suffisamment importants pour permettre une diminution des densités d'oiseaux liée à l'augmentation de la superficie des estuaires, les nouvelles surfaces estuariennes gagnées compenseraient plus que proportionnellement les dégradations potentielles d'habitats ; des abondances d'oiseaux toujours importantes pourraient donc encore être accueillies dans ces estuaires.

Le changement de la qualité et de la quantité des habitats estuariens causé par le changement climatique est donc très probable et aura des conséquences sur les limicoles. Toutefois, on peut également s'interroger sur des rétro-effets des changements de distribution et d'abondance des limicoles sur les habitats estuariens (McLusky & Elliott, 2004). En effet, les limicoles sont parmi les principaux consommateurs du macrozoobenthos en système estuarien et on imagine, qu'à l'instar de toute espèce commune (Gaston & Fuller, 2008), les variations de leur abondance et de leur distribution auront des impacts considérables sur le fonctionnement des milieux qu'ils fréquentent (Godet *et al.*, 2011), impacts très difficiles à anticiper dans ces écosystèmes, complexes par définition (Frontier *et al.*, 2008).

Modification de la ressource trophique et de son accessibilité

Plusieurs auteurs s'accordent à penser que le réchauffement climatique conduira à des diminutions des stocks de proies pour les limicoles. Les conséquences néfastes de l'acidification des océans (liée au réchauffement global) sur les mollusques, qui restent un groupe taxonomique important dans le régime alimentaire de beaucoup de limicoles, sont aujourd'hui bien documentées (voir Guinotte & Fabry, 2008 pour une revue récente). Lawrence & Soane (2004) prévoient également une baisse générale de la fécondité et du recrutement des invertébrés, qui développent leurs gamètes en hiver et pondent au printemps en zone tempérée, ceci en lien avec une désynchronisation des cycles photopériodiques et de température qui conditionnent le développement des hormones gonadotrophiques et de ponte chez ces espèces. Freitas *et al.* (2007), par une approche fondée sur les réseaux trophiques et les sensibilités thermiques de chacun des groupes trophiques étudiés, concluent également à une baisse des stocks de bivalves en domaine côtier, et donc d'une part importante des stocks de proies pour les limicoles. Puisque les crustacés qu'ils étudient (Crabe vert et Crevette grise) sont des prédateurs de naissain de bivalves, et qu'ils sont moins sensibles aux variations de température que leurs proies, les taux de prédation devraient augmenter sur les bivalves et leurs stocks diminuer. Ce phénomène a été mis en évidence en mer du Nord par Lindley *et al.* (2010). Bien que plusieurs espèces de limicoles s'alimentent plus ou moins exclusivement en substrat dur, Kendall *et al.* (2004) sont parmi les seuls à s'intéresser aux impacts potentiels du changement climatique sur les communautés d'invertébrés de substrat dur pour les limicoles. Ces auteurs montrent encore que s'il doit y avoir (ou qu'il y a déjà – voir les résultats du projet MARCLIM, <http://www.mba.ac.uk/marclim/>) des changements de distribution latitudinaux d'espèces, ils auront peu d'impacts lorsqu'une espèce sera remplacée par une autre espèce proche (exemple de *Patella vulgata* remplacée par *Patella depressa* en Grande-Bretagne). L'impact probablement le plus important sera dû à la diminution de l'abondance et de la productivité des algues brunes qui affectera certainement le Tournepierre à collier, qui s'alimente dans les ceintures algales vivantes ou échouées dans les laisses de mer (Kendall *et al.*, 2004).

Concernant l'impact de l'élévation du niveau marin sur la faune benthique, Kendall *et al.* (2004) notent que là où la topographie (et la présence ou non de structures comme des digues de mer) le permettra, les communautés vont simplement migrer vers de plus hauts niveaux bathymétriques et il y aura peu d'impacts sur les limicoles. En substrat meuble, Beukema (2002) estime que l'élévation du niveau marin devrait tendre globale-

ment à augmenter l'abondance du macrozoobenthos dans les sites où les niveaux bathymétriques sont plutôt élevés, et diminuer ces abondances dans les zones les plus basses. L'auteur se fonde sur les relations entre, d'une part, abondance, biomasse et richesse benthique et, d'autre part, bathymétrie. Abondance, biomasse et richesse en macrozoobenthos suivent une courbe en cloche en fonction d'une bathymétrie décroissante (très faible en haut estran, maximale autour de la mi-marée puis faible en bas estran). L'auteur précise toutefois que cette évolution est à attendre dans la mesure où l'élévation du niveau marin n'est pas contrebalancée par une sédimentation.

Enfin, au-delà des variations d'abondance et de distribution latitudinales et bathymétriques de la macrofaune, son accessibilité devrait également varier, mais plus en lien avec les changements météorologiques induits par le réchauffement climatique (précipitations et températures surtout). Le benthos intertidal endogé tend à être en effet plus accessible pour les limicoles lors de conditions de températures douces (profondeur d'enfouissement moindre) et, surtout pour les espèces chassant à vue comme les pluviers et gravelots, lorsque les précipitations sont nulles ou faibles (Pienkowski, 1981, 1983 ; Selman & Goss-Custard, 1988). Pour Rehfish *et al.* (2004), le déclin du grand Gravelot, du Vanneau huppé, du Courlis cendré, du Chevalier gambette et du Tournepierré en Grande-Bretagne peut être ainsi attribué à l'augmentation générale des précipitations. En se basant sur l'impact des hivers doux sur la zone intertidale de la mer des Wadden de 1969 à 1991, Beukema (1992) expose les conséquences potentielles sur la macrofaune d'un réchauffement climatique : les effets positifs sont une richesse spécifique et une abondance plus importante, mais les effets négatifs ne sont pas négligeables pour les limicoles et concernent une perte de masse des bivalves et une réussite de reproduction plus faible l'été suivant un hiver doux pour ces derniers. Rehfish *et al.* (2004) expliquent cependant que les températures semblent d'une manière générale moins influencer sur l'abondance des oiseaux s'alimentant en substrat dur (Tournepierré à collier, Bécasseau violet et Huîtrier pie) que ceux s'alimentant en substrat meuble, car la ressource trophique disponible en substrat dur reste accessible même par grand froid (ce qui explique notamment la présence hivernale aussi nordique du Bécasseau violet - Strann *et al.*, 2006).

Effets directs sur la physiologie des limicoles

L'impact de la température, du vent, des précipitations ou encore des radiations solaires sur la physiologie des limicoles a été exploré de longue date (*e.g.* Piersma, 1994 ; Wiersma & Piersma, 1994 ; Piersma & Morrison, 1997).

Les limicoles sont très sensibles au froid, particulièrement au grand froid. Des mortalités importantes peuvent survenir lors des hivers les plus rigoureux, comme cela a été montré chez l’Huîtrier pie (Camphyusen *et al.* 1996) ou le Chevalier gambette (Mitchell *et al.*, 2000). D’une manière générale, le fait que les plus grosses espèces de limicoles (Huîtrier pie, Barge rousse ou encore Courlis cendré) se déplacent moins vers l’ouest lors d’hivers rigoureux que les petites espèces (bécasseaux *Calidris* spp.) peut s’expliquer par une sensibilité au froid moindre des grandes espèces (Austin & Rehfisch, 2005). Le Bécasseau variable est contraint de se décaler à l’ouest lors d’hivers rigoureux ; des hivers doux permettent donc logiquement à ces espèces d’augmenter en Grande-Bretagne (Rehfisch *et al.*, 2004). En outre, les grandes espèces sont également plus capables d’attraper des proies moins accessibles lorsqu’il fait froid (Pienkowski, 1981). Pour ces dernières, c’est principalement la diminution de l’accessibilité aux ressources alimentaires qui provoque les déplacements vers le sud-ouest lors d’hivers rigoureux (Zwarts, 1996).

L’influence du vent est probablement un peu plus complexe à interpréter. En Grande-Bretagne, le nombre d’Huîtriers pies et de Bécasseaux violets tend à être plus élevé lorsque les vents sont faibles alors qu’il en va à l’inverse pour le grand Gravelot, le Courlis cendré, le Tournepierrre à collier. Enfin, l’abondance du Chevalier gambette est liée à une combinaison complexe de vent et de température (Rehfisch *et al.*, 2004).

Mesures de conservation

Nous explorons ici les mesures de conservation *lato sensu*, qui ont été mises en place ou proposées pour faire face aux conséquences *a priori* néfastes du changement climatique sur les limicoles et leurs habitats côtiers.

Permettre le développement de nouvelles zones intertidales

Depuis maintenant une vingtaine d’années, on assiste en Europe de l’Ouest à une politique de rétrocession de polders à la mer, redonnant donc littéralement des terres à la mer (que l’on appelle « dé-poldérisation », « ré-estuarisation », « remarisation », ou tout simplement « remise en eau » [Goeldner-Gianella, 2007]). Il s’agit d’un processus permettant le développement de nouvelles zones intertidales. La moitié de la quarantaine de dé-poldérisations effectuées en Europe a été réalisée en Grande-Bretagne et, au total, ces entreprises ne couvraient encore que 6 000 hectares en 2007, soient 1 % de la surface de l’ensemble des polders d’Europe du Nord-Ouest

(Goeldner-Gianella, 2007). L'essentiel des politiques de dépoldérisation a une visée environnementale cherchant à retrouver des écosystèmes littoraux en contact direct avec la mer. La dépoldérisation s'accompagne soit d'une non-intervention permettant la recolonisation spontanée de la mosaïque d'habitats littoraux le long d'un gradient bathymétrique, soit de la mise en place de procédés de génie écologique censés améliorer et accélérer le retour à la mer (creusement de chenaux, plantations, reprofilages topographiques, etc. [Goeldner-Gianella, 2007]). La politique de dépoldérisation peut donc être vue comme une compensation des pertes d'habitats dues au réchauffement climatique ou dues à leur destruction directe par les activités humaines (Atkinson *et al.*, 2004).

Les effets de cette dépoldérisation sur les limicoles ont été explorés par Atkinson *et al.* (2004) sur deux estuaires britanniques (Tollesbury et Orplands, dans l'Essex). Une recolonisation progressive de la faune benthique s'est faite pendant cinq années et la recolonisation par les limicoles a été assez contrastée selon les espèces. Le Bécasseau variable et le Chevalier gambette ont recolonisé la zone deux années après sa remise en eau, le Bécasseau maubèche seulement après quatre à cinq ans, en réaction à la recolonisation de sa proie de prédilection (*Macoma balthica*), alors que l'Huîtrier pie n'avait toujours pas recolonisé après cinq années. D'après Atkinson *et al.* (2004) si les dépoldérisations sont efficaces ponctuellement, elles ne sont pas la panacée : même après plusieurs décennies après leurs remises en eau, on ne retrouvera pas encore la même biodiversité que sur des estrans naturels.

Pragmatisme et réaction en aval plus qu'en amont face aux crises environnementales ont conduit également les Nord-Américains à développer des mesures de génie écologique assez lourdes pour recréer des zones humides littorales incluant des zones intertidales. Zedler *et al.* (2001) et Zedler (2004) donnent ainsi l'exemple du vaste programme de restauration écologique des schorres de l'estuaire de Tijuana (Californie), incluant replantation de végétation halophyte, contrôle des processus de sédimentation, etc. Zedler *et al.* (2001) concluent toutefois que lorsque la biodiversité d'un écosystème littoral est perdue, sa restauration reste très difficile de par les changements environnementaux et la perturbation de processus d'interactions entre espèces qui ont pu intervenir.

Pour d'autres auteurs, au-delà de la politique de dépoldérisation, il faudrait également permettre à la mer de progresser sur les terres dans le contexte actuel de montée du niveau marin (Rehfish & Austin, 2006). Les digues de mer ou encore les reliefs bloquant une possible transgression pour-

raient être localement supprimés. Une telle politique est toutefois un peu utopiste sur des littoraux européens très peuplés et très exploités, et, d'un point de vue purement environnemental, une telle politique serait également incompatible avec l'importance fondamentale de conservation des zones humides littorales dulçaquicoles (Lee, 2001).

Mesures de gestion adaptative face aux changements globaux

Les réseaux d'aires protégées sont une des pierres angulaires de la conservation de la biodiversité à l'échelle mondiale. Pour les limicoles, l'importance de la mise en place d'aires protégées fonctionnant en un réseau cohérent adapté aux routes migratoires a été soulignée assez tôt. En France, il faut souligner l'action de quelques naturalistes et agronomes (particulièrement le groupe MAR comprenant notamment Christian Jouannin, François Hüe ou encore Michel Brosselin) qui ont agi pour la protection d'un réseau international de marais maritimes de l'Atlantique européen afin d'assurer la conservation des oiseaux d'eau. Toutefois, face aux changements globaux (climatiques mais aussi d'occupation du sol à large échelle spatiale), les mesures de conservation fixes dans le temps et l'espace perdent peu à peu de leur pertinence. Puisque que les limicoles, comme beaucoup d'autres espèces (Parmesan & Yohe 2003), voient leur aires de distribution se déplacer, les réseaux d'aires protégées contemporains ne seront probablement plus à même de protéger la biodiversité de demain. Il convient donc de mettre en place une gestion adaptative permettant à ces aires protégées d'être déplacées sur les sites qui seront favorables aux espèces et habitats à protéger du futur (Hole *et al.*, 2011).

Boere & Taylor (2004) soulignent que parmi les mesures législatives et les politiques publiques, presque tout reste à mettre en œuvre pour être à même de faire face aux conséquences du changement climatique sur les oiseaux d'eau. Toutefois, la grande force de la protection des oiseaux d'eau est le fonctionnement en réseaux internationaux. Boere & Taylor (2004) préconisent ainsi plusieurs mesures :

- mettre en place une gestion adaptative pour permettre une non-perte d'habitats et de populations et conserver un réseau d'espaces protégés cohérent,
- insérer la notion de changement climatique dans les conventions internationales existantes, en utilisant, par exemple, la méthodologie Natura 2000 pour créer de nouvelles réserves destinées spécifiquement aux pertes liées au changement climatique,

- appliquer les principes des « taxes carbone » pour que les pays qui ne peuvent pas créer de nouveaux espaces en réserve contribuent financièrement à la création de réserves dans d'autres pays.

Amélioration des connaissances scientifiques

Beaucoup de points restent à éclaircir pour être en mesure de faire face au changement climatique et à ses impacts sur les limicoles. Finlayson *et al.* (2006) en notent cinq principaux :

- développer les connaissances sur les zones humides, leur état et leurs conditions hydrologiques,
- mieux comprendre les réponses des zones humides et des espèces qui y sont inféodées aux changements climatiques et à d'autres pressions,
- acquérir des données et développer des modèles sur la distribution géographique des espèces en réponse aux changements climatiques,
- développer des modèles incluant l'impact des pressions anthropiques sur l'utilisation de l'eau et des sols pour prévoir des scénarii réalistes du devenir des zones humides,
- développer des indicateurs mesurant l'effet de l'adaptation et du développement de mesures compensatoires face au changement climatique.

Pour Norris *et al.* (2004), il convient d'abord d'être en mesure de mieux connaître les mécanismes à large échelle spatiale. Ceci nécessite de développer les connaissances sur quelques espèces modèles (qui sont bien suivies sur le long terme, dont l'écologie est bien connue, dont beaucoup d'individus sont déjà marqués pour pouvoir estimer correctement la fitness et les patrons de dispersion) et quelques processus modèles, comme les perturbations affectant la distribution de populations. Ensuite Norris *et al.* (2004) préconisent de coupler les modèles physiques et écologiques, ce qui est fondamental pour comprendre comment les communautés d'invertébrés marins (en tant que proies pour les limicoles) vont fluctuer en réponse au changement climatique.

Conclusion

Les impacts du changement climatique sur les limicoles hivernants commencent à être de mieux en mieux documentés. Le point le mieux étudié est probablement le changement de leurs distributions hivernales au cours des dernières décennies. Il correspond à un glissement (ou un étirement) vers le nord des aires d'hivernage, qui conduit à un réassemblage des communautés de limicoles à des échelles locales. Les changements de la phénologie de

leur migration et de leur hivernage sont en revanche moins bien documentés, mais un raccourcissement des stationnements sur les sites d'hivernage est observé. Toutefois, les mécanismes à l'origine de ces changements restent encore difficiles à expliquer, tant les effets potentiels directs et indirects du changement climatique sur les limicoles sont nombreux et différents selon les échelles spatiales et temporelles auxquelles on les étudie. Des effets abrupts et « en cascade » du réchauffement global, sur les habitats et la ressource trophique (comme ceux montrés pour d'autres espèces d'oiseaux [Luczack *et al.* 2011]) sont très probables mais il reste à les étudier dans le détail. Le changement de la superficie et de l'accessibilité des domaines intertidaux devrait ainsi avoir une influence considérable, ainsi que l'abondance et l'accessibilité de la macrofaune benthique, nourriture des limicoles. En outre, on ne sait pas si les changements de distribution et de phénologie sont dus à des changements individuels (relevant plutôt d'une plasticité phénotypique) ou à des changements générationnels (relevant plutôt d'un processus d'adaptation).

La question des bénéfices ou inconvénients que les limicoles sont susceptibles de tirer du changement climatique reste sans réponse. Il n'y a, par exemple, presque aucune étude (hormis Van de Pol *et al.*, 2011) liant changement climatique récent et démographie des limicoles. À l'échelle de la Grande-Bretagne, la redistribution des limicoles vers des estuaires plus riches en nourriture leur serait favorable. On imagine également un effet positif induit par le raccourcissement de leur route migratoire puisqu'ils tendent à hiverner de plus en plus près de leurs zones de reproduction. Toutefois, il faudrait également prendre en compte la très probable remontée vers le nord de leurs sites de reproduction pour savoir si le bilan tend vers un réel raccourcissement de la route migratoire. Enfin, les radoucissements hivernaux devraient également être bénéfiques aux limicoles, tout particulièrement les petites espèces, car les taux de mortalité hivernale devraient décroître. Jusqu'à présent, les tendances d'évolution démographique des limicoles ont été plutôt expliquées par des facteurs locaux (perturbation d'habitats estuariens, pressions anthropiques sur le littoral, etc.) et certains traits d'histoire de vie de ces espèces.

Il reste encore de nombreux points à explorer aujourd'hui pour mieux comprendre l'influence des changements globaux sur les limicoles en hiver. On constate premièrement un très net déséquilibre des connaissances selon les régions, avec la majorité des résultats provenant des estuaires britanniques, et, dans une moindre mesure d'Europe du Nord-Ouest (rives de la Manche et de la mer du Nord). Les études que permettent les jeux de don-

nées comme l'International Waterbird Census, en place depuis plusieurs décennies, devraient conduire à plus d'analyses à l'échelle de la route migratoire est-atlantique dans son ensemble. Il est en outre regrettable de ne trouver pour ainsi dire que des études centrées sur les espèces et pas ou peu d'approches à l'échelle des communautés. Les très larges échelles temporelles sont également à explorer beaucoup plus en profondeur. Pour des espèces aussi longévives que les limicoles, les études sur deux décennies sont souvent trop courtes pour détecter des changements, comme des modifications de routes migratoires, de sites d'hivernage et de reproduction ou même des changements démographiques directement liés au changement climatique contemporain. La phylogéographie, et, d'une manière générale la biogéographie historique, devraient apporter beaucoup d'éléments sur l'influence de l'évolution du climat passé pour comprendre celle du climat contemporain et se risquer à envisager des pistes de scénarii futurs.

Les mesures compensatoires et d'accompagnement Port 2000 : retour d'expériences

**Christophe AULERT, Pascal PROVOST,
Christophe BESSINETON & Christelle DUTILLEUL**

Deux enjeux majeurs caractérisent l'estuaire de la Seine. L'un économique, avec de multiples activités humaines notamment à caractère portuaire et industriel, l'autre écologique, avec un espace de vie et de reproduction pour de nombreuses espèces végétales et animales.

Le second enjeu a été reconnu en 1998 avec la création d'une des plus vastes réserves naturelles nationales de France métropolitaine sur une superficie de 8 528 hectares. L'estuaire de la Seine est situé au cœur de la voie de migration Ouest Paléarctique. Cet atout, ainsi que la diversité des milieux en présence en fait un site d'importance internationale pour l'avifaune en toutes saisons. En fonction des marées, les oiseaux d'eau (en particulier les limicoles) ainsi que les juvéniles de poissons (Sole *Solea solea*, Flet *Platichthys flesus*, Bar *Dicentrarchus labrax*) utilisent les milieux intertidaux comme sites d'alimentation. À marée haute, les limicoles se replient sur des surfaces situées à proximité de l'eau et des lieux d'alimentation, appelées reposoirs de pleine mer.

Depuis plus d'un siècle, les endiguements du cours de la Seine réduisent très fortement les surfaces intertidales disponibles. Ceci entraîne une baisse des contingents d'oiseaux dépendant de ces milieux pour leur alimentation (*figure 1*).

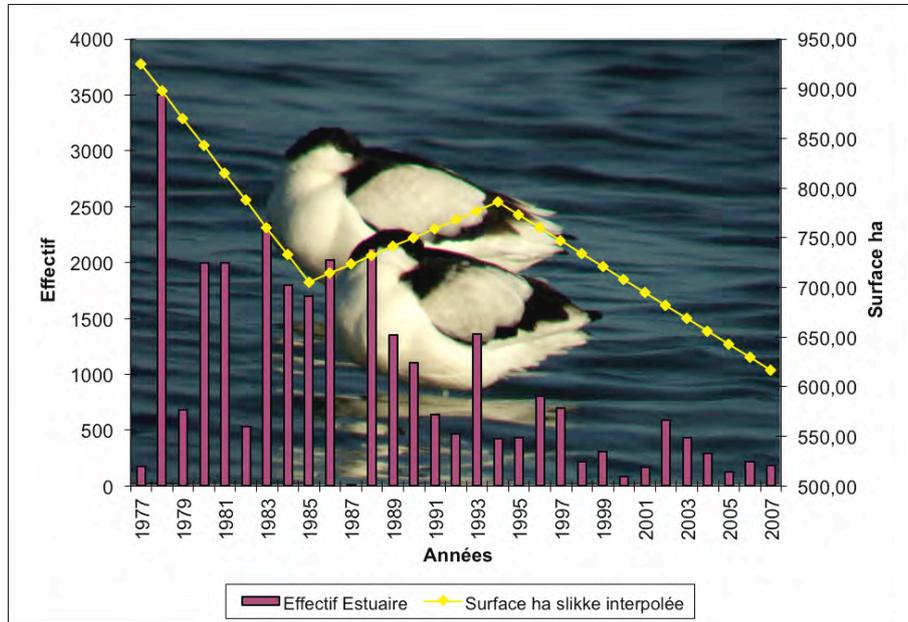


Figure n°1 : évolution de la population d'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* en hivernage (source Wetlands International) en fonction de l'évolution de surface de la slikke (ha) depuis 1977. $r = 0,4091$; $p = 0,022$; $N = 31$

L'extension du Port autonome du Havre, Port 2000, a détruit le principal reposoir de pleine mer pour les limicoles et d'autres espèces d'oiseaux d'eau (anatidés, sternidés, laridés...), et augmente les perturbations hydrosédimentaires que connaît l'estuaire depuis plus d'un siècle. Face aux enjeux environnementaux, des mesures compensatoires et d'accompagnement ont été réalisées dans le but de réduire l'impact du projet de Port 2000 sur les habitats et les espèces (figure 2) :

- le dragage d'un méandre de 2 800 m de long, mis en service en juillet 2005 dans le but de recréer des surfaces intertidales,
- la création d'un reposoir de pleine mer en arrière d'un cordon dunaire, avant destruction de l'ancien reposoir, achevé en février 2002 (reposoir sur dune),
- la création d'une île pour l'accueil des oiseaux à marée haute, opérationnelle depuis avril 2005 (îlot du Ratier).

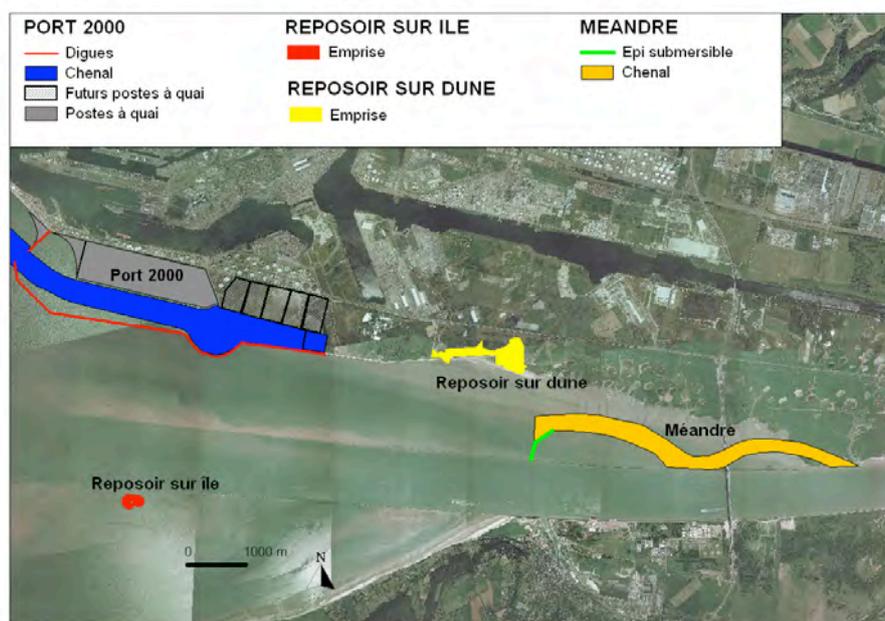


Figure 2 : localisation des aménagements

Ces trois aménagements remplissent des fonctions écologiques différentes mais qui concourent toutes à améliorer l'accueil de l'avifaune. Le reposoir de la dune et l'îlot ont une fonction de refuge et de reproduction pour certaines espèces. Le méandre a une fonction trophique. Son objectif est de créer des milieux favorables à la faune benthique elle-même très dépendante de la géomorphologie et de la qualité des sédiments. Les suivis mis en place concernent donc à la fois les aspects morpho-sédimentaires (bathymétrie, granulométrie), les ressources trophiques (biomasse du zoobenthos) et les populations d'oiseaux (effectifs, comportement...).

Cet article dresse un premier bilan de ces mesures compensatoires en analysant les données des protocoles de suivis et en les comparant aux objectifs initiaux.

Caractéristiques techniques et objectifs des aménagements

Le méandre

Dans le contexte de comblement rapide de la Fosse nord de l'estuaire et de la disparition des vasières intertidales, les objectifs de cet aménagement sont de permettre la constitution de vasières intertidales favorables au

zoobenthos sur environ 100 hectares, et de pérenniser le fonctionnement hydrosédimentaire de la Fosse nord. Dans l'ensemble de l'estuaire, les envasements sont observés entre les cotes topographiques de 4,50 mètres à 7,50 mètres cote marine du Havre (CMH). En dessous de cette cote, les sables prédominent, au-dessus, le schorre colonise la vasière.

Un groupe d'experts animé par la DIREN de Haute-Normandie et l'IFREMER a diligenté les études préalables, notamment des études des modèles physiques et mathématiques mis en œuvre par la SOGREAH dans le cadre de la construction de Port 2000. Différentes variantes ont donc été testées. L'aménagement final comprend (*figure 3*) :

- le dragage d'un chenal de 2 800 m de long sur 100 m de large (1,8 millions de m³ de déblais) en amont du pont de Normandie,
- l'aménagement d'une brèche de 400 m de long à la cote +2,50 m CMH dans la digue basse nord de la Seine à l'extrémité amont de ce chenal,
- la protection des piles du viaduc du pont de Normandie contre les érosions,
- l'exhaussement de la cote +1 à la cote +3,50 m CMH de la brèche située en aval du pont de Normandie ainsi que de la digue basse nord,
- la construction d'un épi submersible de 550 m destiné à favoriser la sédimentation sur le banc de la Passe et le méandrement du Chenal nord en aval du pont de Normandie.

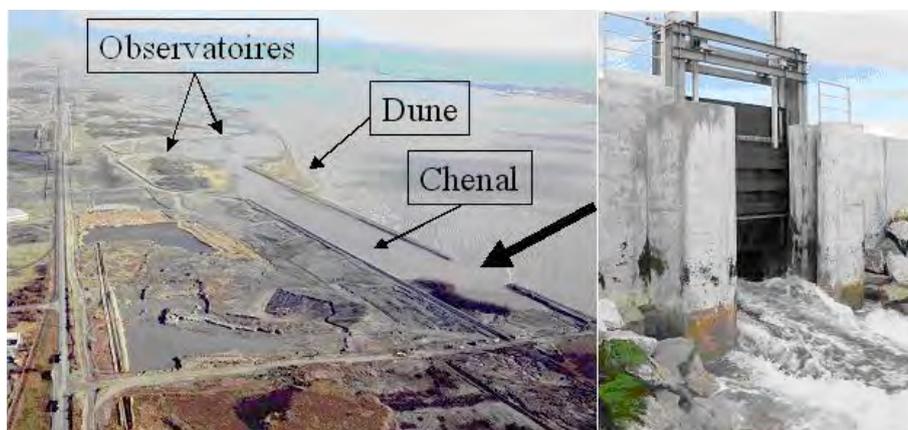


Figure 3 : le reposoir sur dune (sources : GPMH et MDE)

photo de gauche : vue générale

photo de droite : vanne installée sur la brèche d'alimentation permettant la gestion des niveaux d'eau à l'intérieur du reposoir

Les travaux ont été réalisés entre 2003 et 2005 sous maîtrise d'ouvrage des Ports autonomes du Havre et de Rouen.

Différents suivis ont été mis en place pour surveiller l'évolution de cet aménagement : suivis bathymétriques et de la morphologie des vasières, granulométrie, suivi du macrozoobenthos intertidal.

Le reposoir de la dune

Le reposoir sur dune a été achevé en février 2002 (*figure 4*). Il a pour but principal d'accueillir les contingents de limicoles fréquentant l'ancien reposoir (Bécasseau variable *Calidris alpina*, Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, Avocette élégante *Recurvirostra avosetta*, Courlis cendré *Numenius arquata*, Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, Barges à queue noire et Barge rousse *Limosa limosa* et *Limosa lapponica*...) en toutes saisons, et secondairement, d'autres espèces d'oiseaux d'eau (canards de surface, sternes, laridés, ardéidés...). Ce reposoir consiste en l'aménagement d'un chenal et de quatre anciennes installations de chasse situées à l'arrière d'un cordon dunaire. Sa surface avoisine celle de l'ancien reposoir de la CIM détruit par Port 2000, soit environ 40 hectares. La proximité immédiate des secteurs d'alimentation des limicoles (slikke) et de l'ancien reposoir représentait un atout majeur pour ces populations d'oiseaux. Dans un premier temps, cet aménagement était soumis à la marée par l'intermédiaire d'une brèche créée dans la digue le séparant de l'embouchure de la Seine. Après les premiers résultats acquis par les suivis ornithologiques, une vanne permettant de gérer les niveaux d'eau et limitant ainsi le marnage a été installée en 2005 (chantier terminé en mai 2005) à l'emplacement de la brèche. Une partie de cet aménagement est destinée à favoriser la nidification de l'Avocette élégante par la constitution de petits îlots à l'intérieur d'un bassin isolé du reste du système par un merlon et une vanne à clapet. Enfin, l'intégralité de cet aménagement ainsi que les vasières attenantes situées au sud du cordon dunaire ont été classées en zone de non-chasse en mars 2002. Cette zone de non-chasse a ensuite été étendue à l'est du reposoir permettant ainsi la constitution d'une zone tampon de 500 mètres entre le reposoir et les secteurs chassés. Cette mesure a été effective en août 2006. À ce jour, la vanne installée en 2005 n'est plus fonctionnelle en raison des malfaçons dans sa conception. Cela a généré de nombreux problèmes en termes de gestion des niveaux d'eau et de maîtrise de la végétation.

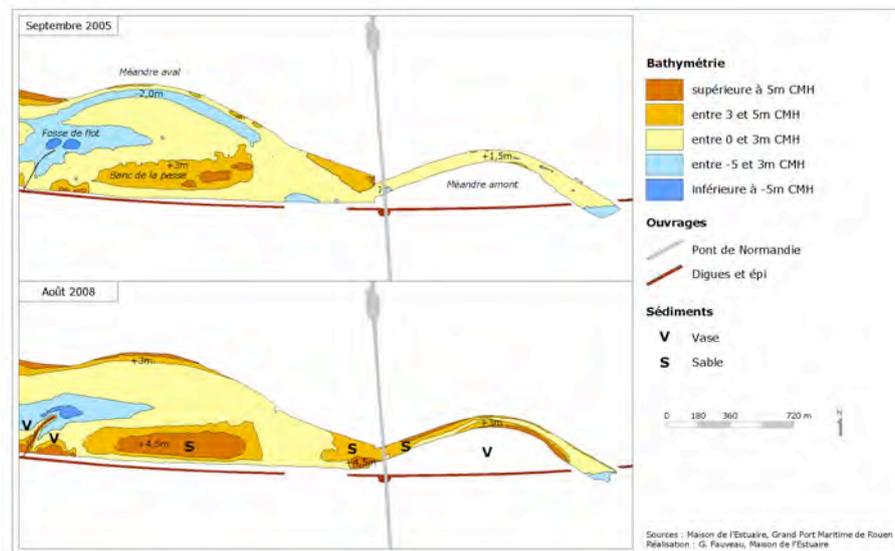


Figure 4 : le réservoir de la dune

L'îlot du Ratier

Cet aménagement a été livré en avril 2005. Situé sur des hauts fonds à +3 mètres CMH (banc du Ratier), à l'embouchure de l'estuaire face à Honfleur, il a nécessité 544 000 tonnes de matériaux sablo-graveleux et 57 000 tonnes d'enrochements durs. Son point culminant atteint la cote de 10 mètres CMH, ce qui lui permet de rester exondé à marée haute sur une surface de 1,5 hectares. À marée basse, sa surface atteint 5 hectares. Sa forme particulière en « haricot » a été décidée pour plusieurs raisons :

- meilleure résistance aux conditions de houles (vents dominants d'ouest : le secteur ouest servant de bouclier),
- spécialisation des îlots en fonction des espèces ciblées.

Le secteur sud de l'îlot n'est volontairement pas protégé de façon à le laisser évoluer naturellement.

Cet aménagement a spécialement été conçu pour l'accueil des oiseaux marins (Sternes pierregarin, caugek et naine *Sterna hirundo*, *S. sandvicensis*, *S. albifrons*, Goélands argenté, brun, leucopnée et marin *Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. cachinnans*, *L. marinus*, Mouettes rieuse et mélanocéphale *L. ridibundus*, *L. melanocephalus*, grand Cormoran *Phalacrocorax carbo*, Guifette noire *Chlidonias niger*...) à marée haute et de certains limi-

coles, en particulier l’Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, le Tournepiere à collier *Arenaria interpres*, le Chevalier gambette *Tringa totanus*, le Bécasseau variable *Calidris alpina* ... Cet îlot peut également servir de site de nidification à certaines espèces tels les sternes, les laridés ou encore le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*.

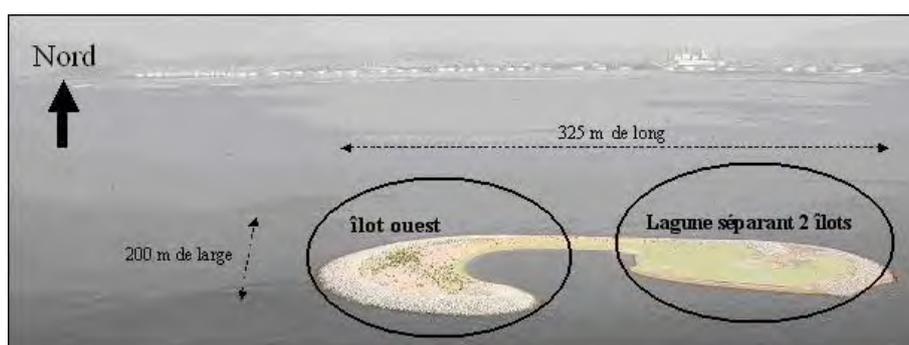


Figure 5 : l’îlot du Ratier

Les méthodes de suivi

Suivi du méandre

Bathymétrie

Elle est effectuée par les vedettes hydrographiques des ports du Havre et de Rouen 4 à 6 fois par an.

Morphologie des vasières

Cinq transects ont été équipés de piquets de PVC permettant de suivre tous les deux mois l’évolution des zones intertidales par l’équipe de la réserve naturelle. Ces piquets ont été positionnés en altitude et en X/Y par un GPS différentiel. Ils sont visités à pied et permettent d’avoir des mesures de hauteur du terrain dans des secteurs inaccessibles aux vedettes hydrographiques. Sur le banc de la Passe où des dunes hydrauliques recouvrent régulièrement les stations, des mesures sont faites au GPS différentiel par une équipe débarquant en zodiac à basse mer tous les deux mois. Des prélèvements de sédiments et une description morphologique sont également effectués à cette occasion.

Granulométrie

Les échantillons de sédiments prélevés aux différentes stations sont analysés au granulomètre laser (Coulter LS 230) au laboratoire de géomorphologie continentale et côtière de l'université de Caen.

Macrozoobenthos intertidal

Des prélèvements de faune des sédiments sont effectués sur 42 stations couvrant l'ensemble de la zone intertidale. Les campagnes sont réalisées en septembre/octobre par la cellule de suivi du littoral normand. Les échantillons prélevés au carottier à main de 15 centimètres de diamètre sont tamisés sur place sur une maille de 1 mm et fixés au formol. Les analyses comprennent une identification, un dénombrement et la mesure des biomasses (exprimée en poids sec hors cendres) par espèce.

Suivi des oiseaux

Sur le reposoir sur dune

La méthode se décompose comme suit (Maison de l'estuaire, 2004-2007) :

- 1. Dénombrer des oiseaux tout au long de l'année par :
 - deux comptages par mois (à marée haute et à marée basse) en période d'hivernage (1^{er} novembre-28 février) et en estivage (1^{er} juin-31 juillet),
 - deux comptages par mois (à marée haute et à marée basse) en période de migration post-nuptiale (1^{er} août-31 octobre) et en migration pré-nuptiale (1^{er} mars-31 mai).

Les comptages mensuels sont effectués lors des sorties marée haute et marée basse et sur l'ensemble de l'estuaire. En période de migration, la Maison de l'estuaire réalise un comptage supplémentaire intercalé entre deux suivis mensuels.

- 2. Mesurer la fréquentation du reposoir en fonction du rythme tidal.

Les comptages sont réalisés à marée haute et à marée basse pour répondre à cet objectif.

- 3. Mesurer la fréquentation du reposoir en fonction des hauteurs d'eau en prenant en considération les coefficients de marée correspondant au moment du comptage.
- 4. Mesurer la fréquentation du reposoir en fonction des oiseaux présents sur l'ensemble de l'estuaire à différentes périodes de l'année.

En comparant les effectifs dénombrés une fois par mois à marée haute et à marée basse sur l'ensemble du prisme estuarien (décomptes men-

suels classiques) et le nombre d'oiseaux présents dans le reposoir au même moment, il est possible d'évaluer l'attractivité du reposoir. Ainsi, il est déterminé si le reposoir est utilisé par 10, 20...90 % des oiseaux d'eau présents dans l'estuaire. Cela permet de mesurer la fréquentation du site par rapport aux espèces visées par cet aménagement (surtout les limicoles).

- 5. Localiser des sites fréquentés par l'avifaune à l'intérieur du reposoir.

Chaque observateur a en sa possession une carte du secteur à compter. Le reposoir est divisé en cinq secteurs généralement comptés par le même observateur (*figure 6*) : secteur 4, secteur panne, secteur 3 chasse, secteur 3 nord et secteur 3 sud. Depuis quelques temps, il est constaté une forte attraction du secteur 6 à marée haute et, pour certaines analyses, ce secteur est pris en compte (situé à proximité immédiate du reposoir, à l'ouest des secteurs 3 et au sud du secteur 4 et de la vanne).

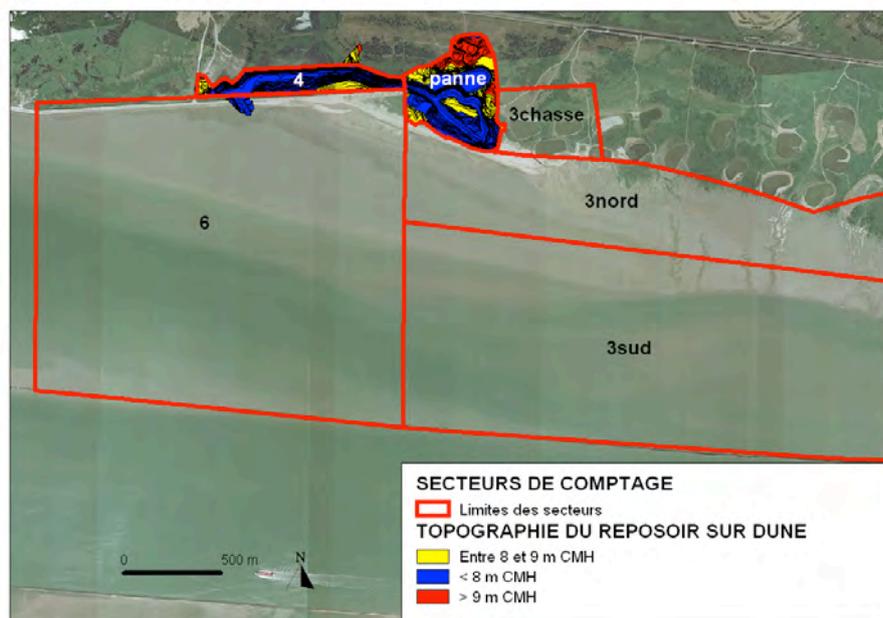


Figure 6 : localisation des secteurs d'observation du reposoir sur dune

- 6. Observer l'activité des oiseaux.

L'observateur note à chaque comptage le nombre d'oiseaux en alimentation et en repos afin de savoir si le système est utilisé à des fins alimentaires, de repos ou des deux selon les espèces présentes.

- 7. Apporter des données complémentaires.

Comme pour les comptages mensuels classiques, l'observateur note les conditions d'observation (météo, état de la mer, visibilité...) ainsi que tout événement pouvant avoir un effet sur les effectifs d'oiseaux en présence, leur comportement ou encore leur localisation (dérangement occasionné par un promeneur, un chien, un cerf-volant...). Ces données permettent de compléter l'analyse et de savoir si des facteurs externes peuvent avoir un impact sur la fréquentation du site.

Sur l'îlot du Ratier

Le suivi de l'îlot repose sur un décompte mensuel depuis la mer avec quelques débarquements auxquels s'ajoutent différents décomptes effectués depuis la terre : décomptes mensuels des oiseaux d'eau de l'estuaire à marée haute et à marée basse, décomptes des oiseaux en migration pré et post-nuptiale et observations ponctuelles et spécifiques.

Les décomptes consistent à identifier les espèces, évaluer les effectifs, étudier le comportement des oiseaux sur l'îlot et localiser les plus importants effectifs de jour. Ceux assurés depuis la terre se font à 2 500 mètres de l'îlot à l'aide d'une longue-vue sur la commune de Cricquebeuf. L'observation diurne des oiseaux est également la méthode de base permettant d'évaluer les populations sur l'île émergente de Motmot en Nouvelle-Guinée (Thornton, 2001).

En plus des dénombrements, les bases de données de la Maison de l'estuaire et du groupe ornithologique normand (GONm) ont été mises à profit afin de mesurer l'occupation de l'îlot à l'échelle de l'estuaire. En effet, son rôle fonctionnel est étudié pour l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* en analysant les données de l'îlot et en les comparant avec les données acquises sur l'ensemble de l'estuaire. Les autres espèces, comme les cormorans ou les goélands occupent un vaste territoire au sein de l'estuaire et les suivis (en dehors du suivi des dortoirs) ne permettent pas l'exhaustivité des effectifs. La première année de suivi donne en revanche une idée de l'occupation par ces espèces par rapport à la partie marine du prisme estuarien (du pont de Tancarville à Trouville et Le Havre) (Maison de l'estuaire, 2006).

Enfin, le comportement et la fréquentation des oiseaux sur l'îlot sont étudiés selon différents paramètres tels que les marées, la saisonnalité, le couvert végétal ou le profil des plages.

Depuis septembre 2008, une caméra guidée à distance a été installée sur l'îlot afin de réaliser des suivis plus précis.

Résultats et discussion

Le méandre

Évolutions bathymétrique et morphologique

Après la mise en place de l'épi en aval du pont de Normandie, fin 2003, une encoche de flot est apparue à son extrémité nord. En septembre 2005, deux mois après la fin des dragages, le chenal amont présente une cote bathymétrique moyenne de +1,50 mètres CMH et des fonds constitués de sablons (granulométrie de 80 à 110 μm). Au nord du chenal, la vasière est constituée de vases et de silts plastiques (mode entre 4 et 40 μm) peu consolidés et légèrement sableux. Sous le pont, les enrochements de protection affleurent à la cote +2 mètres. Le méandre aval a une cote négative, (-2 mètres CMH), et entaille la vasière nord constituée de vases consolidées et de chenaux secondaires très envasés. Au sud de celui-ci, le banc de la Passe culmine à +3 mètres CMH. Il est constitué de sables fins (180 μm) comportant une petite fraction coquillée plus grossière (400 μm).

Cette situation initiale a évolué assez rapidement (*figure 7*).

En août 2008, on constate un approfondissement de l'encoche de flot au nord de l'épi aval. Le banc de la Passe culmine à +4,50 mètres et sa surface augmente de façon importante en amont de l'épi. Cette sédimentation était prévue par les modèles, mais ne s'accompagne pas de l'envasement attendu. La partie nord du banc est constituée de mégarides importantes témoignant d'un hydrodynamisme important. Le méandre aval situé au nord du banc de la Passe s'ensable également et passe de la cote -2 mètres CMH à la cote +3 mètres CMH soit un dépôt de 5 mètres de sable fin. Le méandre amont est, quant à lui, à la cote +3 mètres et a perdu la moitié de son volume initial. Sous le Pont de Normandie, s'est constitué un banc de sable culminant à +4.50 mètres CMH.

Un ensablement important de la Fosse nord de l'estuaire a donc lieu.

En aval du pont de Normandie, la granulométrie des sables est de $180 \mu\text{m}$, identique aux bancs d'embouchure de l'estuaire. En amont du pont, elle est de $100 \mu\text{m}$, comme dans le chenal de navigation de la Seine. Ces sables sont dépourvus de toute fraction vaseuse.

La fraction vaseuse de granulométrie inférieure à $45 \mu\text{m}$ apparaît cependant de part et d'autre de l'épi ainsi que le long de la digue basse nord, en amont du pont de Normandie, sur une surface d'environ 45 hectares.

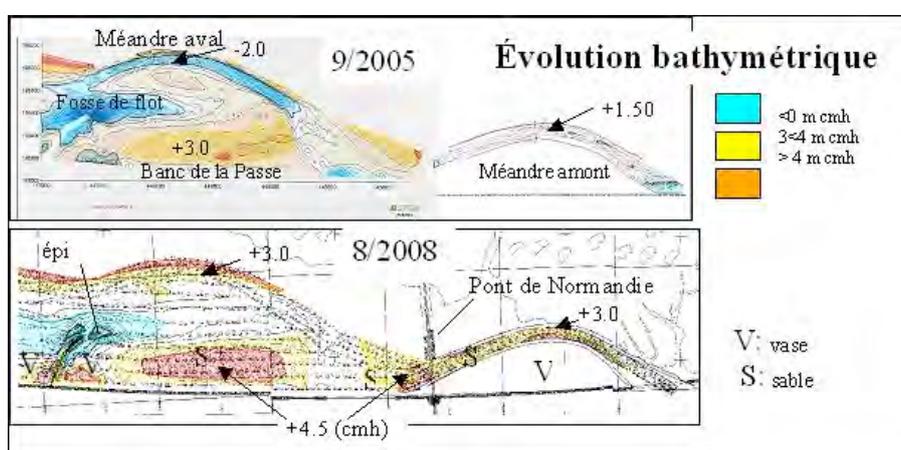


Figure 7 : évolutions bathymétriques

Les cotes sont exprimées par rapport au zéro des cartes marines du Havre (0 CMH) (source : Port autonome de Rouen)

Évolution du zoobenthos

Le macrozoobenthos intertidal est suivi depuis de nombreuses années sur la vasière nord (Deprez, 1987 ; GEMEL, 1990 ; CSLHN, 1996 ; 1998 ; 2000 à 2007). On y trouve une communauté à *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator* avec dans les stations sablo-vaseuses un faciès à *Cerastoderma edule*. Le chenal de marée, occupé par des bancs de sable très mobiles, est pratiquement abiotique.

Pour suivre les aménagements de Port 2000 et ses mesures d'accompagnement, dix nouvelles stations de suivi ont été installées sur le banc de la Passe et le long de la digue basse nord à partir de 2004.

Seules les biomasses de 2005 et de 2007 sont commentées ici à titre d'exemple.

En 2005, elles se répartissent entre 0,3 et 19,9 g/m² de matière sèche hors cendres (moyenne 6,74 g/m²), avec une station plus élevée (station 54 : 30,1 g/m²). Les 10 stations ajoutées sur le banc de la Passe et au nord de la digue basse nord présentent des biomasses comprises entre 0 et 0,97 g/m². En 2007, les biomasses se répartissent entre 0,5 et 16,1 g/m² (moyenne 7,01 g/m²) avec une station plus élevée (station 55 : 23,3 g/m²). Sur les dix stations ajoutées sur le banc de la Passe et au nord de la digue basse nord, la situation est très contrastée : les stations du banc de la Passe et du banc amont sont toujours très sableuses et ont des biomasses faibles, comprises entre 0,02 et 1,25 g/m². Les stations situées de part et d'autre de l'épi ainsi que celle située dans la partie amont du nouveau chenal se sont envasées. Les biomasses augmentent alors de façon importante de 4,8 à 21,3 g/m² avec un maximum à la station BL3 de 45,7 g/m² qui constitue la biomasse la plus élevée de l'estuaire.

Cette augmentation du benthos s'observe lorsque le pourcentage pondéral de la fraction fine (<45 µm) des sédiments dépasse 30 % (*figure 8*). Les sédiments deviennent alors plus cohésifs et permettent l'installation rapide d'un peuplement pionnier aux fortes biomasses. Ce seuil granulométrique de 30 % est déjà observé dans d'autres secteurs de l'estuaire.

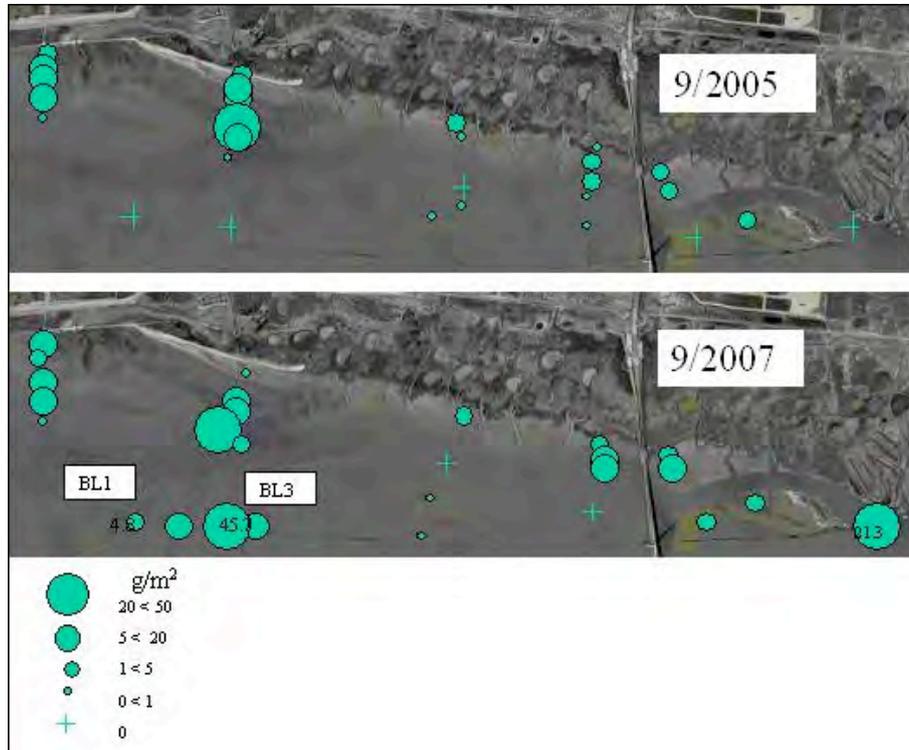
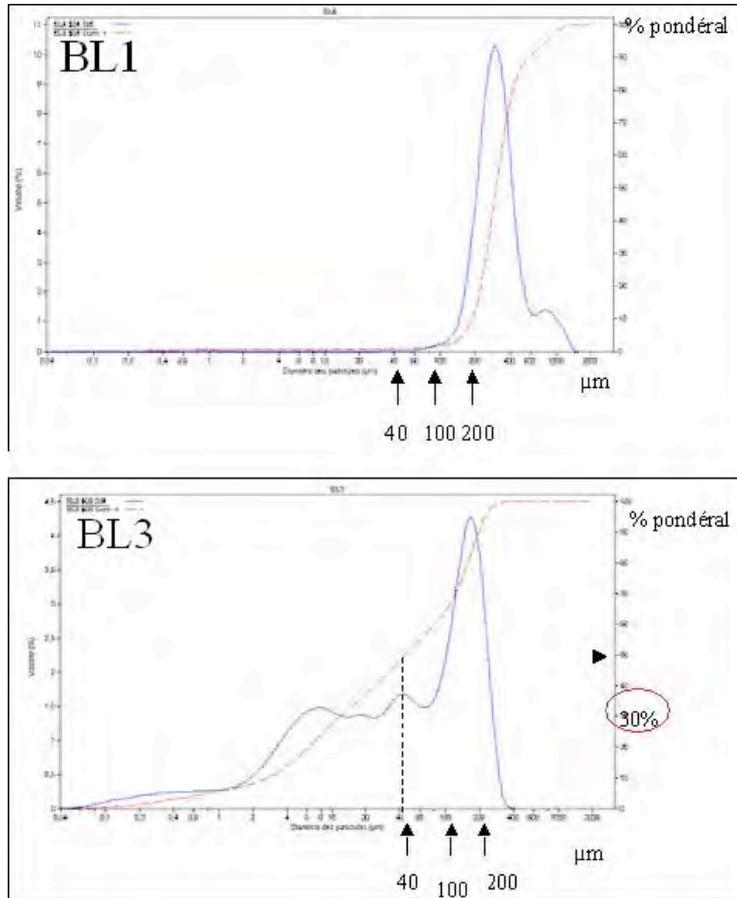


Figure 8 : biomasses du macrozoobenthos intertidal des années 2005 et 2007 exprimées en poids de matière sèche hors cendres par mètre carré

En 2007, les biomasses des stations situées le long de la digue basse Nord augmentent considérablement.

Entre 2005 et 2007, le système de méandres se comble essentiellement avec du sable. Des envasements se produisent le long de la digue basse nord et sont rapidement colonisés par un peuplement pionnier de zoobenthos lorsque la fraction vaseuse dépasse 30 % (figures 9a et 9b). Ces envasements ne se produisent pas là où ils étaient attendus mais constituent néanmoins un élément positif. Un compromis est donc à trouver entre une colonisation du benthos sur des fonds envasés, donc en cours de sédimentation, et la pérennité hydrosédimentaire du système.



Figures 9a et 9b : granulométrie des stations BL1 et BL3 en pourcentage pondéral des fractions granulométriques

En pointillé : courbe cumulative.

Dans l'échantillon BL3, le pourcentage de la fraction inférieure à 40 µm.

Résultats des suivis ornithologiques sur le reposoir sur dune

Résultats à marée haute

Les secteurs présentés sur la *figure 10* correspondent aux secteurs cartographiés sur la *figure 6*. Sur cette figure, le secteur aménagé (4 + panne = total) représente une faible proportion des oiseaux dénombrés dans l'estuaire que ce soit pour les limicoles ou les anatidés (< 10 % pour les anatidés et < 5 % pour les limicoles). Les secteurs les plus attractifs sont ceux situés à proximité immédiate du secteur aménagé en reposoir (secteurs

6, 3 nord et 3 sud). À eux seuls, les secteurs 3 nord et 6 accueillent près de 55 % des limicoles dénombrés dans l'estuaire à marée haute durant la période d'étude (figure 10). Ces secteurs correspondent pour partie (3 nord) au secteur de non-chasse mise en place lors de la création du reposoir (mars 2002). Par conséquent, le secteur aménagé ne fonctionne pas correctement en terme de reposoir de pleine mer pour les limicoles et les anatidés. Le facteur déterminant de ce non-fonctionnement est la gestion de l'eau du site. La vanne installée en 2005, ne fonctionnant plus, rend impossible la gestion des niveaux d'eau dans le reposoir. Cela a un impact sur la colonisation du site par la végétation : les limicoles étant des oiseaux fréquentant plutôt des milieux pionniers où la végétation est peu abondante, une colonisation trop importante des végétaux aura un impact négatif sur la fréquentation du site par les limicoles. Cependant, les secteurs situés au sud de l'aménagement sont très fréquentés par ces oiseaux et sont situés en zone de non-chasse. La constitution de ces zones a permis aux oiseaux de trouver un milieu de substitution : les hauts de plages. Ces secteurs sont soumis à la marée et lors de forts coefficients, les oiseaux n'ont plus de place pour se poser (les limicoles n'étant pas des oiseaux se posant aisément sur l'eau). Par conséquent, à marée haute, l'accueil de ces sites se réduit à partir d'un certain coefficient de marée. Pour les anatidés, il n'y a pas de secteur vraiment dominant. Ces oiseaux préfèrent se reposer en Seine en amont du pont de Normandie.

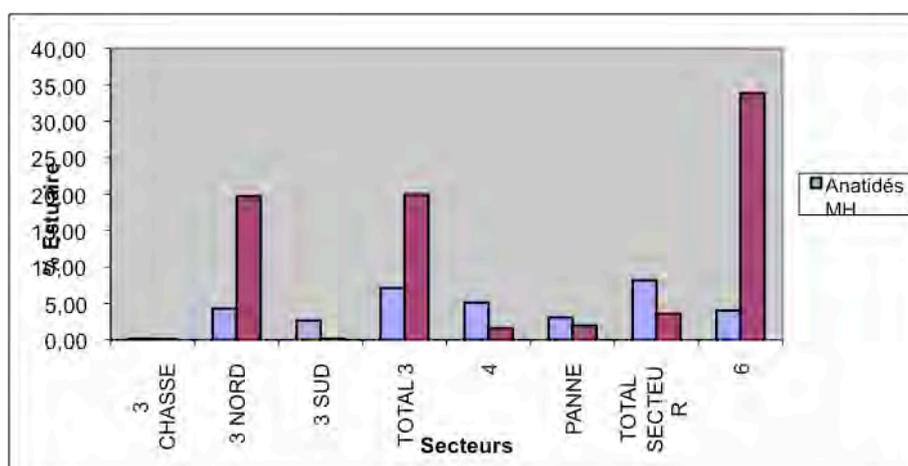


Figure 10 : représentativité des secteurs de comptage présents sur le reposoir sur dune en comparaison aux effectifs dénombrés sur l'ensemble de l'estuaire aux mêmes dates durant la période mars 2002 à décembre 2007 pour les limicoles et les anatidés

total : correspond à la somme des secteurs 4 et panne soit au secteur aménagé

Résultats à marée basse

À marée basse (figure 11), les mêmes constats peuvent être faits qu'à marée haute avec des proportions encore plus faibles pour les limicoles. Cette plus faible représentation des limicoles à marée basse est normale car à cette période de la marée ces oiseaux se dispersent sur les surfaces intertidales fraîchement découvertes pour s'alimenter (surface disponible plus importante). D'ailleurs, les secteurs les plus attractifs (3 nord et 6) pour les limicoles sont des secteurs soumis à la marée et constituent des zones d'alimentation pour ces oiseaux. Pour les anatidés, les secteurs 6 et 3 nord deviennent plus attractifs qu'à marée haute. Cela est essentiellement dû à la présence du Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* qui vient s'alimenter sur ces secteurs à marée basse. Le secteur aménagé n'est pas plus fréquenté qu'à marée haute.

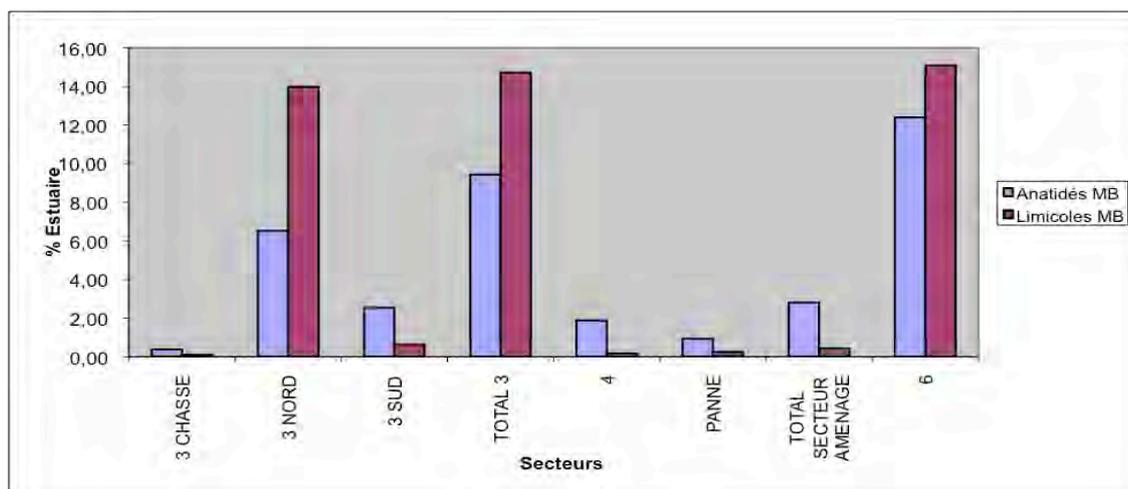


Figure 11 : représentativité des secteurs de comptage sur le reposoir sur dune en comparaison des effectifs dénombrés sur l'ensemble de l'estuaire aux mêmes dates (mars 2002 à décembre 2007 pour les limicoles et les anatidés total : correspond à la somme des secteurs 4 et panne-secteur aménagé

La figure 12 montre l'évolution des effectifs de limicoles côtiers au 15 janvier dans l'estuaire de la Seine depuis 1985. Afin de pondérer ces résultats, la représentation de ces contingents (courbe jaune) par rapport aux effectifs nationaux a été calculée.

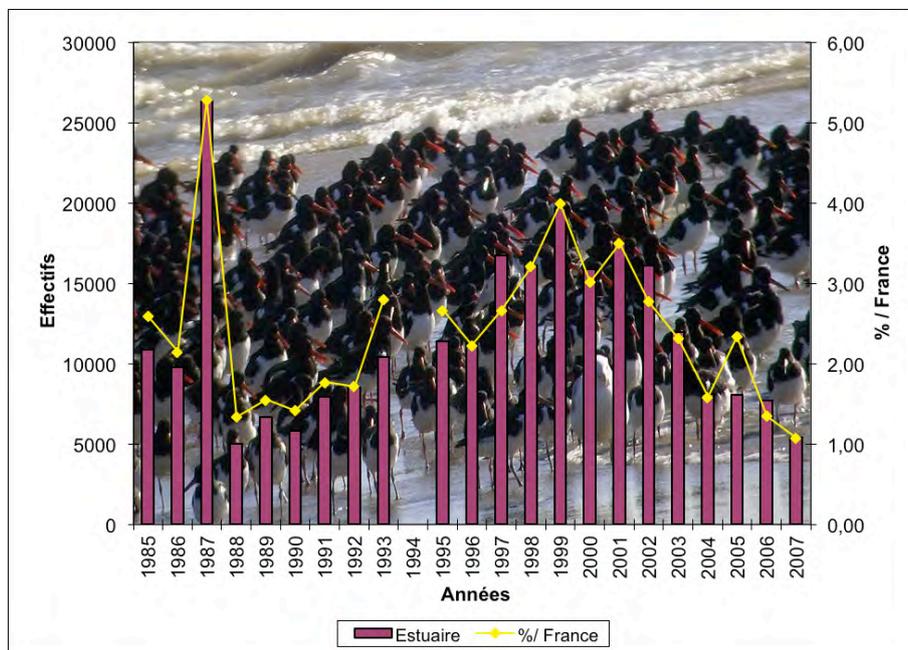


Figure 12 : évolution des effectifs de limicoles côtiers hivernant dans l'estuaire de la Seine depuis 1985 en comparaison avec les effectifs nationaux (source Wetlands International)

L'histogramme et la courbe fluctuent de la même manière, ce qui suggère que les fluctuations constatées sont des faits locaux et non pas des événements exogènes qui auraient influencé les contingents dans l'estuaire. 1987 correspond à l'année où le plus grand effectif a été atteint, en raison d'un hiver rigoureux. Des oiseaux hivernant plus au nord sont venus renforcer les effectifs locaux. 1994 correspond à une année où les données ne sont pas disponibles ou incomplètes. Entre 1988 et 1999, les populations de limicoles de l'estuaire de la Seine montrent une tendance très nette à l'augmentation tant en terme d'effectifs qu'en terme de représentativité à l'échelle nationale (4 % de l'effectif national en 1999). À partir de 2000, les effectifs baissent pour arriver en 2007 à une représentativité faible de 1 % de l'effectif national. Un pourcentage aussi bas n'avait jamais été atteint sur la période étudiée ici (1985-2007). La baisse enregistrée, à partir de 2000, s'explique essentiellement par plusieurs problèmes rencontrés sur les reposoirs de pleine mer :

- la chute, constatée en 2000, répond à la baisse de l'attractivité du reposoir de la CIM (ancien reposoir détruit par Port 2000) liée à un problème de

gestion de l'eau dans ce dernier (niveaux trop élevés) limitant ainsi l'accueil de ce site pour les limicoles à marée haute,

- la suite des travaux réalisés par le Port autonome du Havre (ouverture d'une partie de la digue permettant ainsi de vidanger une partie de l'eau contenue dans le réservoir de la CIM), l'effectif et sa représentativité augmentent de nouveau en 2001 mais plus faiblement qu'en 1999,

- à partir de 2002 et jusqu'en 2005, les effectifs et la représentativité de l'estuaire chutent de nouveau en raison du fonctionnement non optimal du bassin de la CIM (ancien réservoir), du début des travaux Port 2000 à proximité immédiate de ce dernier, et enfin du fait que l'ouverture du nouveau réservoir de la dune en février 2002 qui ne remplit pas ses fonctions.

Au départ, le réservoir de la dune était aménagé sans qu'aucune gestion hydraulique ne puisse être faite, ce dernier étant directement lié à l'estuaire par une brèche qui permettait à l'eau de sortir et d'entrer au gré des marées. À marée haute, l'eau rentrait trop à l'intérieur du réservoir limitant ainsi les surfaces disponibles pour le repos des limicoles.

Entre 2004 et 2006, les effectifs sont stables et on note même une augmentation de la représentativité de l'estuaire en 2005. Une vanne à l'entrée du réservoir est installée en mai 2005 permettant de gérer les niveaux d'eau à l'intérieur du système. Les premiers mois semblent satisfaisants mais à la fin de l'année 2006 cet ouvrage n'est plus fonctionnel expliquant ainsi la nouvelle chute des effectifs et de la représentativité en janvier 2007 (*figure 12*).

Par conséquent, le réservoir de la dune ne remplit pas ses fonctions. Sans doute est-ce lié à un problème de gestion de l'eau dont les conséquences sont importantes sur les contingents de limicoles en hivernage dans l'estuaire de la Seine.

Résultats des suivis ornithologiques sur l'îlot du Ratier

Sur ce réservoir, parmi les 46 espèces recensées depuis sa création, 27 sont de valeur patrimoniale et 84,8 % sont des oiseaux d'eau dont trois espèces nicheuses : le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*, le petit Gravelot *Charadrius dubius* et le Goéland marin. Les plus fréquentes comme les dominantes sont le grand Cormoran *Phalacrocorax carbo*, l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, le Goéland argenté et le Goéland marin (*figure 13*). Les oiseaux sont le plus souvent au repos (>99 %) et les effectifs comptabilisés sont pour l'essentiel présents lors des marées hautes (jusqu'à 6 fois plus par rapport à la marée basse) (*figures 14 et 15*).

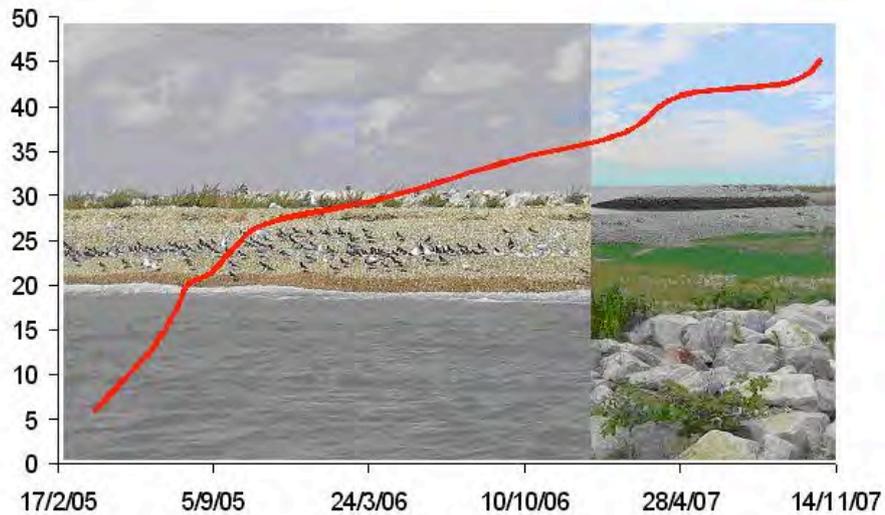


Figure 13 : chronologie de découverte des espèces sur l'îlot reposoir entre avril 2005 et mars 2007

En abscisse : dates

En ordonnée : nombre d'espèces découvertes

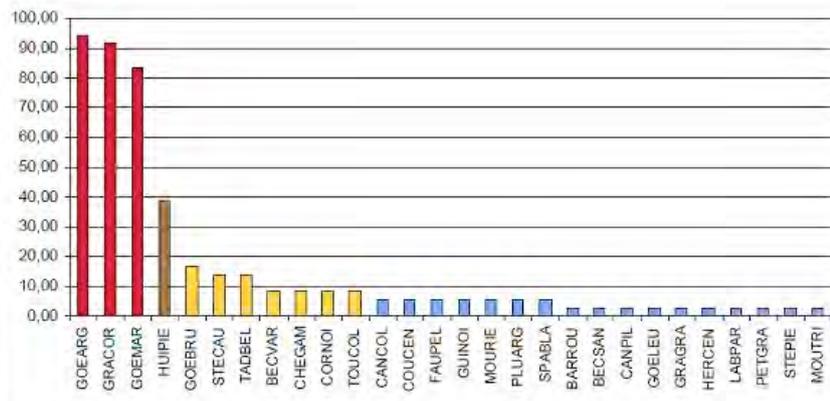


Figure 14 : fréquence d'observation des espèces entre avril 2006 et mars 2007

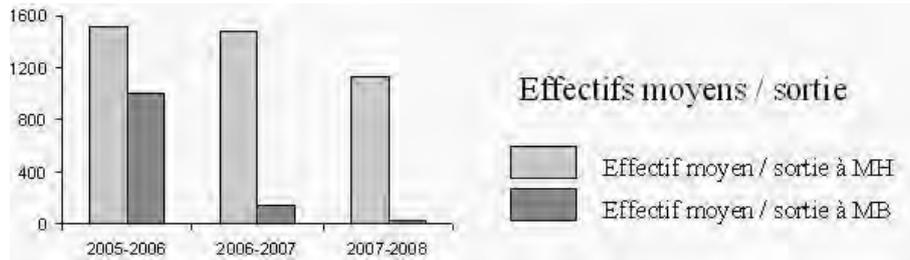


Figure 15 : effectifs moyens en fonction de l'état de la marée

La mobilité des oiseaux est importante sur le site et semble le plus souvent provoquée par l'évolution hydrosédimentaire et la colonisation de la végétation mais aussi probablement par d'autres facteurs (coefficients de marées et dérangements). Ainsi, l'avifaune et tout particulièrement le grand Cormoran et le Goéland argenté ont fortement modifié leur occupation de l'espace durant la seconde année de suivi. La flèche sablo-graveleuse qui se développe naturellement à l'est de l'îlot semble particulièrement appréciée comme reposoir de pleine mer.

Par conséquent, la fonction de reposoir de pleine mer est satisfaite mais avec des effectifs réduits.

Résultats des suivis floristiques sur l'îlot du Ratier

L'analyse patrimoniale de la flore de l'îlot s'appuie principalement sur deux types de données : la rareté des espèces et la menace qu'elles subissent. Elle est complétée par d'autres informations comme l'inscription des espèces à la liste rouge régionale, l'intérêt patrimonial à l'échelle régionale...

La flore est essentiellement commune à très commune avec 30 taxons. La flore patrimoniale comprend 22 taxons, dont le degré de rareté oscille entre rare et exceptionnel.

Elle augmente chaque année et une large majorité des taxons est caractéristique des milieux littoraux (*tableau I*)

Huit espèces sont inscrites à la liste rouge régionale des plantes menacées. Elles sont inféodées aux milieux littoraux sableux, vaseux ou même graveleux.

Une majorité d'espèces (84 %) est sans statut ou sans menace. Par contre, 16 % de la flore sont gravement menacés d'extinction à vulnérable : globalement les espèces les plus typiques des milieux littoraux se retrouvent également dans la liste des espèces patrimoniales.

Tableau I : liste d'espèces végétales patrimoniales en 2007

<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla var. <i>cymosus</i> (Rchb.) Kit Tan & Oteng-Yeb.	R
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss. subsp. <i>Incana</i>	R?
<i>Lepidium didymum</i> L.	R?
<i>Sedum album</i> L. subsp. <i>Album</i>	R?
<i>Aster tripolium</i> L. subsp. <i>Tripolium</i>	RR
<i>Catapodium loliaceum</i> (Huds.) Link	RR
<i>Crithmum maritimum</i> L.	RR
<i>Daucus carota</i> L. subsp. <i>gummifer</i> (Syme) Hook.f.	RR
<i>Pseudognaphalium luteoalbum</i> (L.) Hilliard & Burt	RR
<i>Spergularia marina</i> (L.) Besser	RR
<i>Lotus corniculatus</i> L. subsp. <i>tenuis</i> (Waldst. & Kit. ex Willd.) Berher	RR?
<i>Salix triandra</i> L. subsp. <i>Triandra</i>	RR?
<i>Avena sterilis</i> L. subsp. <i>Sterilis</i>	E
<i>Cakile maritima</i> Scop. subsp. <i>Maritima</i>	E
<i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke	E
<i>Euphorbia paralias</i> L.	E
<i>Festuca rubra</i> L. subsp. <i>litoralis</i> (G.Mey.) Auquier	E
<i>Honckenia peploides</i> (L.) Ehrh. subsp. <i>Peploides</i>	E
<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.	E
<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl.	E
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort. subsp. <i>maritima</i> var. <i>maritima</i>	E
<i>Matricaria maritima</i> L. subsp. <i>Maritima</i>	E?

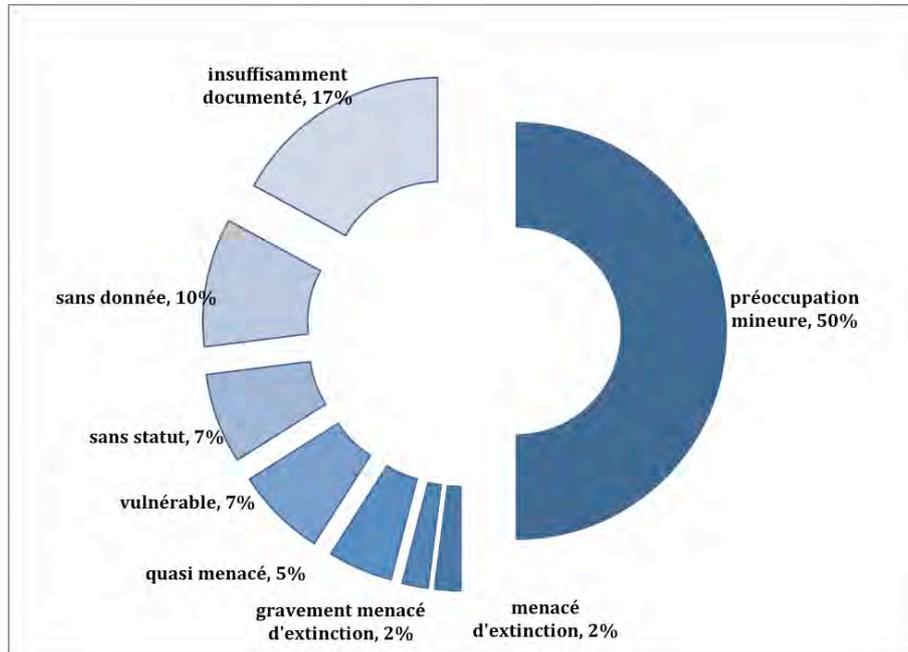


Figure 16 : degrés de menace pour la flore de l'île du Ratier en 2006

Discussion

Les vasières, comme les reposoirs créés dans le cadre des mesures compensatoires et d'accompagnement de Port 2000, sont des milieux pionniers qui évoluent rapidement et qu'il est difficile de maintenir dans un contexte fortement contraint par les activités humaines comme l'est l'estuaire de la Seine. Pour maintenir cet aspect pionnier dont dépend leur fonctionnement, des perturbations naturelles ou artificielles sont nécessaires.

Ces mesures demandent donc un pilotage sur le long terme qui nécessite :

- de mettre en place des protocoles de suivi hydrosédimentaire et biologique permettant une évaluation opérationnelle et des réajustements comme la mise en place d'une vanne sur le reposoir sur dune, l'intervention sur les brèches et le dragage des méandres,
- de trouver les financements correspondants dès la conception du projet.

Les montants des travaux s'élèvent à 20,4 M€ pour les méandres, 8 M€ pour l'îlot, 1,9 M€ pour le reposoir sur dune. Une réserve d'environ 10 % a été provisionnée pour des interventions ultérieures. Les suivis scien-

tifiques (morphosédimentaire, granulométrie, zoobenthos intertidal et avifaune) s'élèvent pour les cinq dernières années à 0,5 M€. Ils n'incluent pas la bathymétrie, assurée par les ports maritimes du Havre et de Rouen sur l'ensemble de l'estuaire, ni les suivis ichtyologiques.

Ce retour d'expérience, bien qu'encore très récent, montre également que dès lors que les conditions initiales ont été modifiées par l'implantation des projets portuaires, les mesures compensatoires ou d'accompagnement ne compensent pas tout. Il y a des pertes pour l'environnement : l'estuaire a globalement perdu de son rôle d'accueil pour les oiseaux d'eau. Les vasières sont des milieux en sédimentation, donc temporaires. Un compromis est à trouver entre envasement et pérennité hydrosédimentaire à long terme.

Conclusion

L'estuaire de la Seine est un haut-lieu de l'ornithologie française. La zone importante pour la conservation des oiseaux (ZICO) « estuaire et embouchure de la Seine » est considérée par Rocamora comme étant au deuxième rang des 285 ZICO recensées en France, juste après la Camargue (Gallien, 2003).

Cette richesse ornithologique s'explique par la localisation même de l'estuaire et de la vallée de la Seine sur la voie de migration Ouest Paléarctique, la diversité des milieux, la connexion entre les milieux, la confluence du marin, du fluvial et du continental, la taille des différentes entités (effet masse) et la fonction d'accueil du site (effet seuil).

Autrefois, cet estuaire était important pour les stationnements de limicoles et de canards en hiver. Cet intérêt s'est amenuisé au fil du temps par suite de l'atterrissement progressif du site lié aux différents aménagements industrialo-portuaires.

L'estuaire de la Seine est classé au titre des directives européennes oiseaux et habitats, ce qui confirme son importance au niveau international en terme de patrimoine naturel.

Cet estuaire est également un lieu majeur pour les pêcheries de la Manche et la mer du Nord. Les vasières constituent des nourriceries de nombreuses espèces de poissons (Bar, Flet...). Cet habitat est par conséquent

à la base d'une chaîne trophique exploitée à la fois par les poissons et certains oiseaux.

Depuis plus d'un siècle, les surfaces intertidales se sont réduites considérablement. Les mesures d'accompagnement de Port 2000 par l'aménagement d'un méandre ont pour but de reconstituer ce milieu et ainsi de maintenir voire d'augmenter les possibilités d'accueil du site pour les poissons et certaines espèces d'oiseaux (en particulier limicoles). La création de reposoirs de pleine mer a pour objectif le remplacement d'un reposoir qui a été détruit par Port 2000. Ces aménagements constituent des enjeux forts en terme de conservation voire d'amélioration de la biodiversité de l'estuaire de la Seine. D'importants moyens financiers ont été mobilisés. Mais les premières observations montrent que les objectifs de conservation et d'amélioration des fonctionnalités pour les poissons et une partie de l'avifaune ne sont pas pour l'instant atteints.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'ensemble des partenaires qui nous ont permis de mettre en place ces suivis (le ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire, le Grand Port maritime du Havre et l'Agence de l'eau Seine-Normandie) ainsi que les structures participantes et en particulier : le Groupe ornithologique normand (GONm) et la Cellule de suivi du littoral normand (CSLN).

Le domaine public maritime et la chasse en France

Annie CHARLEZ

Un peu d'histoire

La prise en compte du littoral par le droit a d'abord résulté de la nécessité d'assurer la défense des côtes. Le rivage a ainsi été intégré par un édit du 30 juin 1539 au domaine de la couronne, dont l'édit de Moulins du 13 mai 1566 a affirmé l'inaliénabilité et l'imprescriptibilité. Ces textes étaient inspirés du droit romain repris des *Institutes*.

La notion juridique de domaine public maritime (DPM) a été fixée par Colbert dans l'ordonnance de la marine d'août 1681 qui reprend et améliore les ordonnances précédentes et prend en compte les jurisprudences des différentes juridictions du royaume avec la volonté de légiférer pour l'ensemble du royaume. L'ordonnance est divisée en cinq livres eux-mêmes subdivisés en plusieurs titres et chapitres :

- « Des officiers de l'amirauté »,
- « Des gens et des bâtiments de mer »,
- « Des contrats maritimes, chartes-parties, engagements et loyers des matelots ; prêts à la grosse, assurances, prises »
- « De la police des ports, côtes, rades et rivages »,
- « De la pêche en mer ».

Cette ordonnance redéfinit et organise le rôle des « Amirautés », ces tribunaux maritimes qui rendent la justice dans les affaires, tant au civil qu'au criminel. Elle reprend, développe et régleme plus précisément, tout ce qui a trait à ce qu'on a appelé l'Inscription maritime. Elle fixe pour la première fois des prescriptions de sécurité pour les navires et de protection sanitaire pour les équipages. Elle codifie la propriété du littoral : « [...] comprenant le bord et rivage de la mer », qui appartient intégralement et sans exception au royaume, et précise le régime qui lui est applicable. Elle traite, entre autres, des naufrages, bris et échouements, des pêches de la baleine, de la morue, du hareng et de la pêche côtière ainsi que de la récolte du goémon par les habitants des côtes, propriétaires de terres dans la paroisse maritime riveraine de la mer, *etc.*

Elle définit notamment le domaine public maritime et l'étendue du rivage de la mer¹ et précise les obligations qui s'imposent en matière de constructions sur ce domaine². Ces dernières obligations sont à l'origine de l'interdiction de construire sur le DPM sauf autorisation administrative. Ces dispositions n'ont été modernisées que tout récemment.

L'origine du sentier du littoral remonte au sentier des douaniers, créé sous la Révolution, par l'administration des Douanes pour surveiller les côtes. Utilisé jusqu'au début du XX^e siècle, le sentier des douaniers tombe peu à peu en désuétude. Il a retrouvé une utilité à partir de la loi du 31 décembre 1976, en instituant la servitude de passage des piétons le long du littoral sur les propriétés privées riveraines du domaine public maritime (articles L 160-6 à L 160-8 du Code de l'urbanisme). Cela concernait notamment les zones où des aménagements (maisons, hôtels, embarcadères privés...) avaient bloqué le libre accès des citoyens au littoral et donc au DPM.

Quant à la chasse maritime, elle s'exerce au-delà du seul DPM puisqu'elle concerne également la partie située en aval de la limite de salure des eaux des fleuves. La zone de chasse maritime est donc plus étendue que le DPM proprement dit. Elle est découpée en lots dont une partie seulement est chassable. Les autres parties sont, soit classées en réserves de chasse maritime par arrêté du ministre chargé de la chasse, soit exclues, et c'est le cas des ports, des installations ostréicoles, etc.

La chasse maritime a longtemps été libre et ne relevant que de la coutume, la capture des oiseaux migrateurs *res nullius* (n'appartenant à personne) n'étant soumise à aucune contrainte sur les rivages de la mer jusqu'à la loi du 24 octobre 1968 complétée par le décret du 25 septembre 1972 et celui du 21 avril 1975 désormais insérés dans le Code de l'environnement.

¹ « Sera réputé bord et rivage de la mer tout ce qu'elle couvre et découvre pendant les nouvelles et pleines lunes, et jusques où le grand flot de mars se peut étendre sur les grèves ».

² « Faisons défense à toutes personnes de bâtir sur les rivages de la mer, d'y planter aucuns pieux ni faire aucuns ouvrages qui puissent porter préjudice à la navigation, à peine de démolition des ouvrages, de confiscation des matériaux et d'amende arbitraire ».

Le domaine public maritime

Définition et délimitation du domaine public maritime (DPM)

Le DPM fait partie du domaine immobilier de l'État (art. L1 du Code général de la propriété des personnes publiques). Le domaine public d'une personne publique mentionnée à l'article L. 1 est constitué des biens lui appartenant qui sont soit affectés à l'usage direct du public, soit affectés à un service public pourvu qu'en ce cas ils fassent l'objet d'un aménagement indispensable à l'exécution des missions de ce service public.

Le DPM est défini par l'article L.2111-4 du Code général de la propriété des personnes publiques (CGPPP). Cet article en définit également la consistance.

Le DPM est constitué du domaine public naturel et du domaine public artificiel.

Le domaine public naturel

Il est constitué :

- du sol et du sous-sol de la mer, compris entre la limite haute du rivage, c'est-à-dire celles des plus hautes mers en l'absence de perturbations météorologiques exceptionnelles, et la limite, au large, de la mer territoriale,
- du sol et du sous-sol des étangs salés en communication directe, naturelle et permanente avec la mer,
- des lais (parcelles dont la mer s'est définitivement retirée) et relais (dépôts alluvionnaires) de la mer
 - qui faisaient partie du domaine privé de l'État à la date du 1^{er} décembre 1963, sous réserve des droits des tiers,
 - constitués à compter du 1^{er} décembre 1963.
- de la zone bordant le littoral définie à l'article L. 5111-1 dans les départements de la Guadeloupe, de la Guyane, de la Martinique et de La Réunion,
- des parties non aliénées de la zone dite de cinquante pas géométriques dans les départements d'Outre-mer, depuis la loi du 3 janvier 1986 dite loi littoral.

Les limites du rivage sont constatées par l'État en fonction des observations opérées sur les lieux à délimiter ou des informations fournies par des procédés scientifiques, qu'il s'agisse de phénomènes naturels actuels tels que le rivage de la mer ou passés tels que les lais et relais de la mer. Le rivage, ainsi que les lais et relais de mer peuvent ainsi faire l'objet d'une délimitation. Le projet de délimitation du rivage est soumis à enquête publique

et la délimitation par acte administratif est notifiée aux riverains. Ceux-ci peuvent former un recours en revendication de propriété dans le délai de 10 ans de la notification de l'acte.

Le domaine public naturel est le lieu principal de la chasse maritime.

Le domaine public artificiel

Il est composé, à l'intérieur des ports maritimes, des équipements et installations portuaires y compris le sol et le sous-sol des plans d'eau, ainsi que des ouvrages et installations relatifs à la sécurité et la facilité de la navigation maritime ou la sécurité des côtes (les digues, par exemple).

Déclassement du domaine public

Lorsqu'une dépendance du domaine public n'est plus utile à l'usage du public, au service public, ou ne correspond plus à la nature ou à la destination qui ont justifié son caractère public, elle peut faire l'objet d'un déclassement. Cette parcelle intègre alors le domaine privé de l'État et peut être vendue. L'aliénation de la parcelle, après déclassement, incombe aux seuls services fiscaux auxquels les biens désaffectés sont remis. Pour le DPM cette possibilité est rarissime et peut concerner les zones envasées par ex. qui ne seront plus recouvertes par la mer (cas du port d'Aigues Mortes par exemple, la ville étant désormais à l'intérieur des terres).

Gestion du domaine public maritime

Qui gère le domaine public maritime ?

Le préfet, représentant de l'État dans le département, est l'autorité qui réglemente localement l'utilisation du DPM, autorise ou refuse l'occupation et assure la défense de son intégrité. Pour cela, il s'appuie notamment sur des services extérieurs du ministère chargé de la Mer (services maritimes) inclus dans les directions départementales des territoires et de la mer (DDTM).

Par ailleurs, la gestion d'immeubles dépendant du domaine public de l'État peut être confiée, en vue d'assurer la conservation, la protection ou la mise en valeur du patrimoine national, par convention, à des collectivités territoriales ou à des établissements publics, à des sociétés d'aménagement foncier et d'établissement rural, à des associations ou fondations reconnues d'utilité publique que leurs statuts habilite à accomplir ces missions ainsi qu'à des associations dont les statuts sont déterminés par un acte administratif : c'est le cas des associations de chasse maritime (ACM). Le Conserva-

toire du littoral peut bénéficier de ce type de convention, notamment pour des portions du littoral au droit des propriétés qu'il a acquises, afin de mieux en assurer la préservation ; il peut également en être affectataire en application de l'article L.322-6 du Code de l'environnement.

Les décisions de l'utilisation du DPM tiennent compte de la vocation des zones concernées et de celles des espaces terrestres avoisinants, ainsi que des impératifs de préservation des sites et paysages du littoral et des ressources biologiques. En dehors des zones portuaires et industrialo-portuaires, il ne peut être porté atteinte à l'état naturel du rivage de la mer, notamment par endiguement, assèchement, enrochement ou remblaiement, sauf pour des ouvrages ou installations liés à l'exercice d'un service public ou l'exécution d'un travail public et qui ont donné lieu à une déclaration d'utilité publique.

Pour arbitrer entre des préoccupations concurrentes et les conflits d'usage, la loi a prévu un outil destiné à préciser en amont les vocations prioritaires des espaces concernés : les schémas de mise en valeur de la mer (loi n° 83-8 du 7 janvier 1983 relative à la répartition des compétences entre les communes, les départements, les régions et l'État). Le schéma est approuvé par arrêté préfectoral après enquête publique. Ces schémas peuvent constituer le volet littoral des schémas de cohérence territoriale (SCOT). Dans tous les cas, tout projet de construction ou d'installation, destiné à être implanté sur le DPM, nécessite au préalable l'obtention d'un titre d'occupation domaniale. Ce titre, s'il est accordé, ne préjuge en rien des autres législations applicables (loi sur l'eau, permis de construire...).

Un principe est maintenu, celui de l'accès des piétons aux plages et leur usage libre et gratuit par le public (article L. 321-9 du Code de l'environnement (loi du 3 janvier 1986 dite loi littoral). Ce texte précise que l'accès des piétons aux plages est libre, sauf motifs justifiés notamment par des raisons de sécurité, etc. L'usage libre et gratuit par le public constitue la destination fondamentale des plages au même titre que leur affectation aux activités de pêche et de cultures marines. Ce même texte interdit en dehors des chemins aménagés, la circulation des engins à moteur sur les plages, sauf pour les services publics (pompiers, police, par exemple). La loi prévoit en particulier (article L321-1) la protection des équilibres biologiques et écologiques, la lutte contre l'érosion, la préservation des sites et paysages et du patrimoine.

Enfin les propriétés privées riveraines du domaine public maritime sont grevées sur une bande de trois mètres de largeur d'une servitude destinée à assurer exclusivement le passage des piétons.

Les occupations privatives du DPM

Le DPM présente un intérêt évident pour de multiples acteurs exerçant les activités les plus variées notamment sur les plages. La règle de base est que personne ne peut occuper une dépendance du domaine public d'une personne publique ou l'utiliser dans des limites dépassant le droit d'usage qui appartient à tous sans disposer d'un titre l'y autorisant. En outre, l'occupation ou l'utilisation du domaine public ne peut être que temporaire et doit donner lieu à une autorisation qui présente un caractère précaire et révocable. C'est l'autorisation d'occupation temporaire (AOT) qui est la formule la plus commune utilisée. Elle est délivrée à titre personnel précaire et révocable : il peut donc y être mis fin à tout moment pour des raisons d'intérêt général notamment.

Il existe d'autres titres utilisés, par exemple, pour les cultures marines (concessions ostréicoles ou autres) ou les extractions de matériaux ou minéraux (titres miniers) ou des autorisations de mouillage collectif (article L.2124-5 du CGPPP).

Enfin, le décret n° 2004-308 du 29 mars 2004 prévoit la possibilité de recourir à des concessions d'utilisation, pour une affectation du domaine à l'usage du public, à un service public ou à une opération d'intérêt général. Ces concessions sont conclues pour une durée qui ne peut excéder trente ans. Les biens ainsi concédés ne sont pas soustraits au domaine public. La demande fait l'objet d'une instruction administrative conduite par le service gestionnaire du domaine public maritime. Lorsque le titulaire est une personne physique ou une personne morale de droit privé, la convention peut prévoir, afin d'assurer la réversibilité effective des modifications apportées au milieu naturel, la constitution de garanties financières dont le montant est établi compte tenu du coût estimé des opérations de remise en état, de restauration ou de réhabilitation du site.

La concession n'est pas constitutive de droits réels et ne confère pas la propriété commerciale aux titulaires ou aux sous-traitants.

Elles sont utilisées pour les occupations de longue durée (passage de câbles de télécommunication, par exemple). La décision relève du ministre

chargé de la Mer, le cas échéant après enquête publique si l'opération paraît modifier de façon « substantielle » le domaine concerné.

Dispositions financières

Toute occupation ou utilisation du domaine public d'une personne publique donne lieu au paiement d'une redevance sauf exception.

Toutefois, l'autorisation d'occupation ou d'utilisation du domaine public peut être délivrée gratuitement :

- soit lorsque l'occupation ou l'utilisation est la condition naturelle et forcée de l'exécution de travaux ou de la présence d'un ouvrage, intéressant un service public qui bénéficie gratuitement à tous,
- soit lorsque l'occupation ou l'utilisation contribue directement à assurer la conservation du domaine public lui-même.

En outre, l'autorisation d'occupation ou d'utilisation du domaine public peut être délivrée gratuitement aux associations à but non lucratif qui concourent à la satisfaction d'un intérêt général.

La redevance, fixée par décret et due pour l'occupation ou l'utilisation du domaine public tient compte des avantages de toute nature procurés au titulaire de l'autorisation. Elle est payable d'avance et annuellement. Cependant, le bénéficiaire peut, en raison du montant et du mode de détermination de la redevance, être admis à se libérer par le versement d'acomptes ou être tenu de verser la redevance due soit pour toute la durée de l'autorisation si cette durée n'excède pas cinq ans, soit pour une période quinquennale dans le cas contraire. En cas de retard dans le paiement, les sommes restant dues sont majorées d'intérêts moratoires au taux légal. Enfin, en cas de retrait de l'autorisation avant le terme prévu, pour un motif autre que l'inexécution de ses clauses et conditions, la partie de la redevance versée d'avance et correspondant à la période restant à courir est restituée au titulaire.

Répression des atteintes au domaine public maritime, sanctions applicables et procédure.

L'ordonnance sur la marine de Colbert d'août 1681 prévoyait déjà des sanctions consistant en la remise en état du DPM et des amendes.

La loi du 29 floréal an X (19 mai 1802), relative aux contraventions en matière de grande voirie, étendue par les décrets de décembre 1811 et d'avril 1812 au DPM, avait institué la procédure de contravention de grande

voirie. Ces textes ont été abrogés et les contraventions de grande voirie sont désormais régies par les articles L.2132-2 et suivants du CGPPP ainsi que par le Code de justice administrative³.

Le décret n° 2003-172 du 25 février 2003 assortit également ces atteintes d'une peine d'amende prévue au maximum pour les contraventions de cinquième classe, sous réserve des textes spéciaux édictant des amendes d'un montant plus élevé.

Il est interdit de bâtir sur le domaine public maritime ou d'y réaliser quelque aménagement ou quelque ouvrage que ce soit sans autorisation sous peine de leur démolition, de la confiscation des matériaux et d'amende. Il est interdit, en outre, d'y procéder à des dépôts ou à des extractions, ou de se livrer à des dégradations⁴.

La réparation des dommages causés au DPM est poursuivie comme en matière de contraventions de grande voirie dans les cas de pollution mentionnés par les articles L. 218-31, L. 218-38, L. 218-47 et L. 218-62 du Code de l'environnement (rejets des navires, exploration et exploitation des fonds marins, immersions ou incinérations).

Ces contraventions qui sanctionnent les occupants sans titre d'une dépendance du domaine public, se commettent chaque journée et peuvent donner lieu au prononcé d'une amende pour chaque jour où l'occupation est constatée, lorsque cette occupation sans titre compromet l'accès à cette dépendance, son exploitation ou sa sécurité.

³ Conseil constitutionnel, décision n° 87-151 L du 23 septembre 1987: « Considérant que les contraventions de grande voirie, qui tendent à réprimer tout fait matériel pouvant compromettre la conservation d'une dépendance du domaine public ou nuire à l'usage auquel cette dépendance est légalement destinée, ne sont pas, compte tenu de leur objet et des règles de procédure et de compétence qui leur sont applicables, des contraventions de police ; Considérant que le législateur n'en est pas moins compétent pour instituer de telles infractions, en définir les éléments constitutifs aussi bien que pour édicter d'éventuelles causes d'exonération, dès lors que ces infractions, sans perdre leur caractère de contraventions de grande voirie, sont passibles de peines d'amende dont le montant excède celui prévu pour les contraventions de police ».

⁴ Cour administrative d'appel (CAA) de Marseille du 16 septembre 2003 N° 01MA00348 : « Nul ne peut, sans autorisation délivrée par l'autorité compétente, occuper une dépendance du domaine public national ou l'utiliser dans des limites excédant le droit d'usage qui appartient à tous. Le service des domaines constate les infractions aux dispositions de l'alinéa précédent en vue de poursuivre, outre les occupants sans titre, le recouvrement des indemnités correspondant aux redevances dont le Trésor a été frustré, le tout sans préjudice de la répression des contraventions de grande voirie ».

Cependant, lorsqu'une amende réprimant une contravention de grande voirie peut se cumuler avec une sanction pénale encourue pour les mêmes faits, le montant global des amendes éventuellement prononcées ne doit en aucun cas excéder le montant de la plus élevée des amendes encourues.

Ces contraventions de grande voirie sont constatées, poursuivies et réprimées par voie administrative.

La procédure relève du chapitre IV du titre VII du livre VII du Code de justice administrative.

Les agents de l'État, assermentés à cet effet devant le tribunal de grande instance, et les officiers de police judiciaire sont compétents pour constater les contraventions de grande voirie. Dans les dix jours qui suivent la rédaction d'un procès-verbal de contravention, le préfet fait faire au contrevenant notification de la copie du procès-verbal soit dans la forme administrative, soit par lettre recommandée avec demande d'avis de réception.

La notification indique à la personne poursuivie qu'elle est tenue, si elle veut fournir des défenses écrites, de les déposer dans le délai d'une quinzaine à partir de la notification qui lui est faite. Il est dressé acte de la notification qui doit être adressée au tribunal administratif et y être enregistrée comme les requêtes introductives d'instance.

Le préfet déclenche les poursuites en adressant le procès-verbal au tribunal administratif⁵.

La contravention de grande voirie a un caractère objectif : peu importe l'intention du contrevenant et les circonstances. Même en l'absence de faute de sa part, il sera condamné à réparer et à remettre en état le domaine

⁵ Conseil d'État du 23 février 1979 N°04467 : « Les autorités chargées de la police et de la conservation du domaine public maritime sont tenues, par application des principes régissant la domanialité publique, de veiller à l'utilisation normale des rivages de la mer et d'exercer à cet effet les pouvoirs qu'elles tiennent de la législation en vigueur, y compris celui de saisir le juge des contraventions de grande voirie, pour faire cesser les occupations sans titre et enlever les obstacles créés de manière illicite qui s'opposent à l'exercice par le public de son droit à l'usage du domaine maritime. Si l'obligation ainsi faite à ces autorités trouve sa limite dans les autres intérêts généraux dont elles ont la charge et, notamment, dans les nécessités de l'ordre public, elles ne sauraient légalement s'y soustraire pour des raisons de simple convenance administrative ».

s'il y a porté atteinte⁶. En cas d'urgence, l'administration peut recourir également au référé-conservatoire prévu à l'article L.521-3 du Code de justice administrative.

Le DPM Outre-mer

La zone des cinquante pas géométriques

C'est aux Antilles que la réserve des cinquante pas est née, et cette institution a été étendue aux autres territoires. Lorsque le roi de France réunit les îles à son domaine en décembre 1674, la réserve des cinquante pas existait déjà. Un texte antérieur à cette date sur le sujet est une concession de terre faite au sieur Urbail de La Charuelle le 5 octobre 1669.

La réserve domaniale dite des cinquante pas géométriques est constituée par une bande de terrain délimitée dans les départements de La Réunion, de la Guadeloupe et de la Martinique. Elle présente dans le département de la Guyane une largeur de 81,20 mètres comptée à partir de la limite du rivage de la mer tel qu'il a été délimité en application de la législation et de la réglementation en vigueur à la date de cette délimitation.

À la Réunion, un arrêté du gouverneur du 4 mars 1876 en précise l'extension. Elle est calculée à partir de la ligne des plus hautes marées. Mangroves, marais salants et endigages sont considérés comme faisant partie de l'espace maritime. L'existence de cette zone permet concrètement de compenser la limitation du DPM qui dans les départements d'Outre-mer (DOM) n'est matérialisée que par une bande de terrain très étroite en bord de mer, en raison de la faible amplitude des marées.

Les cinquante pas géométriques définissent les conditions particulières d'appartenance de ces parcelles au domaine public maritime artificiel. Face à la pression foncière liée au développement de l'offre touristique, la « loi Littoral » du 3 janvier 1986 a intégré la zone des cinquante pas géométriques au domaine public maritime (inaliénable et imprescriptible) permet-

⁶ Conseil d'État du 30 septembre 2005 N° 263442 : « L'intervention de la loi du 6 août 2002, dont les articles 1^{er} et 2 amnistient les contraventions de grande voirie, ne prive pas d'objet le recours pour excès de pouvoir dirigé non pas contre une telle contravention en tant qu'elle pouvait conduire à une condamnation, mais contre une décision préfectorale refusant de la dresser, dès lors que **le procès-verbal de contravention est toujours susceptible** par ailleurs, nonobstant l'intervention de la loi d'amnistie, **de servir de base à une action domaniale en réparation** des dommages affectant le domaine public. Par suite, une cour administrative d'appel commet une erreur de droit en estimant, pour ce motif, qu'il n'y a pas lieu de statuer sur un tel recours ».

tant ainsi la sauvegarde de la bande littorale et son affectation à un usage public. Toutefois, le décret d'application du 13 octobre 1989 relatif à la zone des cinquante pas a permis à l'État de céder aux particuliers certains terrains occupés avant 1986, à condition qu'ils soient situés dans des terres déjà urbanisées et équipées. En effet, subsistaient encore sur ces terrains de nombreuses familles sans titre et dont l'occupation était pourtant légitime.

Les droits des tiers résultent :

- soit de titres reconnus valides par la commission prévue par les dispositions de l'article 10 du décret n° 55-885 du 30 juin 1955,
- soit de ventes ou de promesses de vente consenties par l'État postérieurement à la publication de ce décret et antérieurement à la date du 5 janvier 1986,
- soit, dans le département de La Réunion, des éventuelles prescriptions acquises à la date du 3 janvier 1986.

L'autorité compétente délimite après consultation des communes, à l'intérieur de la zone des cinquante pas géométriques, d'une part, les espaces urbains et les secteurs occupés par une urbanisation diffuse, d'autre part, les espaces naturels. La décision administrative portant délimitation de ces espaces constate l'état d'occupation du sol.

Pour l'application des dispositions du présent article, la présence de constructions éparses ne peut faire obstacle à l'identification d'un secteur comme espace naturel.

En Martinique et en Guadeloupe, ont été créées les agences pour la mise en valeur des espaces urbains de la zone des cinquante pas géométriques de la Martinique et de la Guadeloupe chargées de conduire cette évolution (décret n° 98-1081 du 30 novembre 1998 et circulaire UHC/IUH 3/21 n°2002-49 du 25 juillet 2002).

Certaines zones peuvent être déclassées du DPM aux fins de cession à titre onéreux aux occupants qui y ont édifié ou fait édifier avant le 1^{er} janvier 1995, ou à leurs ayants droit, des constructions affectées à l'exploitation d'établissements à usage professionnel. La cession à une personne morale est soumise pour avis à la collectivité territoriale ou au groupement de collectivités territoriales concerné, qui dispose de trois mois pour faire connaître son avis.

Les demandes de cession faites en application du présent article doivent, sous peine de forclusion, être déposées avant le 1^{er} janvier 2013.

L'État peut également consentir aux communes et aux organismes ayant pour objet la réalisation d'opérations d'habitat social, après déclassement, la cession gratuite à leur profit de terrains dépendant du domaine public maritime de l'État.

Cette cession gratuite ne peut concerner que des terrains situés dans les espaces urbains et les secteurs occupés par une urbanisation diffuse et délimités. Elle doit avoir pour but la réalisation par la commune d'opérations d'aménagement à des fins d'utilité publique ou la réalisation par les organismes compétents d'opérations d'habitat social.

Dans le même temps, le législateur a prévu de confier au Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres l'administration des zones naturelles de la bande des cinquante pas géométriques en Guadeloupe, Martinique, Guyane, à la Réunion et à Mayotte (lois du 30 juillet 1996 et du 27 février 2002). En cas de refus du Conservatoire, la gestion de ces espaces naturels peut être confiée à une collectivité territoriale ou un groupement de collectivités territoriales en vertu d'une convention de gestion prévue à l'article L. 2123-2, passée après accord du Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres.

Les schémas d'aménagement régionaux

La loi du 2 août 1984 a transféré aux régions d'Outre-mer des compétences particulières, notamment dans le domaine de l'aménagement. Ainsi, en vertu de cette loi, les régions d'Outre-mer sont compétentes pour élaborer et adopter les schémas d'aménagement régionaux (SAR), ceux-ci étant approuvés par décret en Conseil d'État. Ces schémas contiennent un chapitre valant schéma de mise en valeur de la mer.

À ce jour, ont été approuvés par décret en Conseil d'État :

- le SAR de la Réunion le 6 novembre 1995,
- le SAR de la Martinique le 23 décembre 1998,
- le SAR de la Guadeloupe le 5 janvier 2001,
- le SAR de la Guyane le 2 mai 2002.

Ces schémas sont à l'heure actuelle en cours de révision.

Le schéma d'aménagement régional, les schémas directeurs, les schémas de cohérence territoriale, les plans d'occupation des sols et les plans locaux d'urbanisme prévus par le Code de l'urbanisme sont pris en compte pour la délimitation de la zone des cinquante pas géométriques.

Le sentier du littoral

Le passage des piétons le long du littoral constitue une servitude imposée par le Code de l'urbanisme aux propriétés riveraines du DPM (articles L 160-6 à L 160-8). Elle résulte de l'application de la loi n° 76-1285 du 31 décembre 1976.

Cette servitude est de droit sur une emprise de trois mètres de largeur, sur les propriétés privées situées le long du domaine public maritime. Son tracé ou ses caractéristiques peuvent toutefois être modifiés, ce qui nécessite alors le recours à une procédure d'enquête publique.

La loi prévoit également la possibilité de suspendre le recours à cette servitude. Cette suspension peut être rendue nécessaire par la présence d'obstacles en bord de mer (installations militaires, port de commerce, zone naturelle fragile...). La loi du 3 janvier 1986 dite loi littoral a institué la possibilité de créer des servitudes transversales au rivage.

Ce sentier permet également l'accès des chasseurs au DPM.

Entre les collectivités territoriales, le Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres et les services de l'État, un partenariat s'est développé qui porte ses fruits. Les collectivités territoriales participent souvent en assurant l'entretien du sentier et parfois en prenant part à sa réalisation. Les sentiers peuvent être intégrés dans les plans départementaux d'itinéraires de randonnées pédestres et bénéficier de la taxe départementale des espaces naturels sensibles (TDENS). Les infractions à la loi n° 1285 ont été nombreuses, notamment parce que des constructions avaient déjà été réalisées sur le littoral avant la promulgation de la loi⁷.

⁷ Conseil d'État du 11 mars 1996 N° 124162 : « la construction d'un chemin d'accès au sentier côtier des Roches blanches, dont l'utilité publique a été déclarée par l'arrêté du préfet du Finistère en date du 20 juillet 1987, facilitera l'accès au sentier littoral et notamment celui des secours en cas d'accidents survenus aux usagers du sentier ; qu'en égard à ces avantages, les atteintes à la propriété privée et le coût financier entraînés par le projet ne sont pas excessifs ».

La chasse maritime

Elle est longtemps restée libre sur le DPM. L'Association nationale des chasseurs de gibier d'eau, a œuvré pour que la chasse sur le DPM soit encadrée plus strictement. C'est ainsi qu'est intervenue avec son soutien actif la loi du 24 octobre 1968 relative à la chasse maritime. Elle était très attendue car, avant ce texte, la chasse maritime pouvait se pratiquer en tout temps et n'était pas soumise à la loi chasse de 1844 applicable à l'époque. Cette chasse s'exerçait par tous moyens et sur toutes les espèces. Ce n'est qu'à compter de 1946 que les directions des Inscriptions maritimes fixèrent les périodes de chasse, de la mi-juillet à la fin du mois de mai... Elles disposaient du pouvoir de le faire depuis le décret du 9 janvier 1852 sur la pêche côtière...

La loi de 1968 constitue une vraie avancée en alignant les périodes de chasse maritime sur les périodes applicables sur le domaine terrestre. La loi supprime le régime d'exception et les règles exorbitantes du droit commun applicable sur le DPM en matière de chasse.

La loi de 1968, en effet, oblige les chasseurs à être en possession d'un permis de chasse (devenu permis de chasser), à respecter les périodes de chasse, la liste des espèces protégées et chassables fixée par arrêté du 29 mai 1975 ainsi que l'utilisation des moyens de chasse autorisés. Elle les oblige à respecter les règles du droit de la chasse.

La loi fut complétée par un décret 72-876 du 25 septembre 1972 pour l'application de la loi et un du 21 avril 1975 n° 75-293 fixant les règles d'exploitation de la chasse. Ce dernier décret a été complété par un arrêté du 14 mai 1975 fixant le statut des associations de chasse maritime.

Depuis, ces textes ont été pour la plupart intégrés dans le Code de l'environnement et la chasse maritime respecte désormais l'ensemble des règles applicables sur le domaine terrestre.

Le territoire soumis à la loi de 1968

La chasse maritime s'exerce sur le domaine public maritime, sur les étangs et plans d'eau salée ainsi que sur la partie des cours d'eau domaniaux située en aval de la limite de salure des eaux. Elle permet la chasse du gibier d'eau et du Sanglier ; la liste des espèces de gibier d'eau chassables est celle déterminées par l'arrêté du 26 juin 1987 modifié.

La côte française est divisée en lots de chasse maritime fixés à l'origine par l'arrêté ministériel des 17 juillet et 16 novembre 1978. Depuis, le préfet détermine les lots qui sont exploités par voie de location et ceux qui sont exploités par concession de licences, en dehors des réserves de chasse et de faune sauvage.

De plus, lorsque le Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres est attributaire du domaine public maritime, le préfet recueille l'avis du directeur de cet établissement ou de son représentant, préalablement à la délimitation des lots de chasse. La chasse n'est en effet pas interdite par principe sur les propriétés du Conservatoire.

En outre, un certain nombre de lots ont été classés en réserve de chasse par l'arrêté du 25 juillet 1973 modifié. Là encore, c'est maintenant le préfet qui détermine les lots classés en réserve de chasse et de faune sauvage.

Enfin, la chasse maritime ne peut se pratiquer à partir de bateaux sur la mer ou le domaine public fluvial (DPF), dans ce cas, c'est l'arrêté du 14 février 1977 relatif à la chasse en mer et donc au-delà de la zone de chasse maritime qui s'applique. La chasse en mer ne peut être louée, mais s'exerce uniquement pendant la période de chasse maritime.

Le droit de louer et le but de la location

La chasse sur le domaine public maritime est exploitée au profit de l'État dans le souci d'améliorer les conditions de son exercice, de préserver la faune sauvage et de développer le capital cynégétique dans le respect des équilibres biologiques. Les lots de chasse sont actuellement loués par des associations spécialisées qui doivent adopter des statuts particuliers fixés par arrêté ministériel, les associations de chasse maritime (ACM).

Ces associations doivent :

- avoir des statuts qui ont pour buts, non seulement, l'exploitation de la chasse, mais aussi l'amélioration des conditions de son exercice, la préservation de la faune sauvage et le développement du capital cynégétique dans le respect des équilibres biologiques, notamment par le gardiennage,
- être constituées en associations de la loi du 1^{er} juillet 1901, être ouvertes à l'adhésion de tout porteur de permis de chasser ou autorisation assimilée et dotée d'un statut conforme au statut type arrêté par le ministre chargé de la

chasse après avis du Conseil national de la chasse et de la faune sauvage,
- être affiliées à la fédération départementale des chasseurs de la situation du lot lorsqu'il est situé dans un seul département ou celle du département comportant la plus vaste surface lorsque le lot s'étend sur plusieurs départements.

Ces associations doivent accepter l'adhésion des titulaires d'un permis de chasser valable pour la localisation du lot de chasse dès lors que la demande en a été faite avant le 1^{er} août. Il n'y a donc pas de *numerus clausus* dans le nombre des adhérents de l'ACM.

Celle-ci a à sa tête un conseil d'administration dont les membres sont élus pour six ans et renouvelables par tiers tous les deux ans. Le conseil se réunit au moins deux fois par an en présence d'au moins deux tiers de ses membres et est dirigé par un bureau composé d'un président, un secrétaire et un trésorier ; leurs fonctions sont gratuites et analogues à celles de toutes les associations de la loi de 1901. C'est le conseil d'administration qui prononce les sanctions contre les adhérents qui se refusent à respecter les règles fixées aussi bien par les statuts des associations que par l'autorité administrative. En effet, le principe, réglementairement garanti, d'un libre exercice du droit de chasse par tous les membres de l'association n'empêche pas celle-ci d'édicter des dispositions restrictives destinées à assurer le respect des règles de chasse et la sécurité des personnes et des biens des adhérents pouvant aller jusqu'à l'exclusion de l'adhérent fautif⁸.

Le président doit réunir l'assemblée générale au moins une fois par an et avant le 15 avril. La convocation doit être publiée au moins un mois avant la date de sa tenue dans un journal local. Chaque adhérent n'a qu'une voix et ne peut disposer que de cinq pouvoirs au maximum.

C'est l'assemblée qui élit le conseil, fixe les cotisations, décide des modifications du règlement intérieur, etc.

La cotisation la plus élevée ne peut être supérieure à trois fois la cotisation plus faible. Il existe généralement deux catégories d'adhérents, les chasseurs domiciliés dans les communes riveraines du lot de chasse et les

⁸ Voir sur l'exclusion d'un adhérent : Cour de cassation chambre civile 1 du 21 juin 2005 N° 02-11940 et Cour de cassation chambre criminelle du 30 octobre 2000 N° 00-81751

autres. Des cotisations supplémentaires peuvent être adoptées pour les chasseurs à la hutte.

Le versement de la cotisation est validé par la délivrance d'une carte annuelle de l'ACM.

Les membres de l'ACM usent de leurs droits de manière à n'apporter ni gêne ni entrave à la circulation ou aux activités qui s'exercent sur le domaine public ou sur la mer dans le respect des équilibres biologiques, notamment la navigation, la pêche, la conchyliculture et l'élevage.

L'ACM doit souscrire ou faire souscrire à ses membres une police d'assurance couvrant tous les risques de dommages susceptibles de se produire dans l'exercice du droit de chasse et garantissant l'État contre le recours des tiers. Cette assurance est, en ce qui concerne les dommages corporels, souscrite pour une somme illimitée. L'ACM est tenue de présenter sa police d'assurance ou celles souscrites par ses membres ainsi que les dernières quittances de primes à toute réquisition des ingénieurs chargés du service maritime.

Elle est aussi tenue d'informer les chasseurs au moyen de plans des limites de son lot, en liaison avec les locataires des lots voisins. Les dépenses afférentes à cette information sont en totalité à sa charge. Le président, en sa qualité d'organisateur de chasse, doit veiller à l'adoption de règles de sécurité, le littoral et les plages étant fréquentées par d'autres utilisateurs.

Si le président d'une ACM vient, pour quelle que cause que ce soit, à cesser ses fonctions en cours de bail, l'ACM doit, dans un délai maximum de trente jours, présenter un remplaçant à la DDTM faute de quoi le bail peut être résilié.

Procédure de location

Les lots de chasse sont normalement loués par adjudication par voie d'enchères publiques ; ils peuvent l'être également par concession de licences à prix d'argent ou lorsque l'adjudication a été tentée sans succès, par voie de location amiable.

Ils peuvent être aussi loués à l'amiable sans mise en adjudication préalable aux associations qui ont adopté le statut d'association de chasse

maritime (ACM). C'est ce qui s'est passé lors des premières adjudications qui ont eu lieu en 1978.

Dans le cas où le Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres est attributaire du domaine public maritime, la convention d'attribution prévue par le CGPPP précise les modalités selon lesquelles le Conservatoire peut formuler toute proposition relative au respect des objectifs d'exploitation de la chasse

La convention d'attribution prévoit également les conditions dans lesquelles l'établissement public attributaire perçoit et recouvre les produits de la chasse.

La procédure d'adjudication

Les adjudications doivent être annoncées au moins un mois à l'avance par un avis publié dans deux journaux d'information générale du département et la mise à prix minimale est arrêtée par le directeur des services fiscaux.

L'adjudication est prononcée par le préfet assisté du directeur départemental des territoires et de la mer, qui a remplacé les anciens directeurs départementaux de l'équipement, de l'agriculture et de la forêt et des affaires maritimes, du directeur des services fiscaux, et du directeur ou par leurs représentants. Dans le cas où le Conservatoire est attributaire du domaine public maritime, l'adjudication est prononcée en présence du directeur du Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres ou de son représentant.

Ces adjudications et les locations qui en résultent sont régies par un cahier des charges générales établi par les ministres chargés respectivement de la chasse, du Domaine et de la Mer.

Le cas échéant, les adjudications ou locations peuvent faire l'objet de clauses particulières établies par le ou les préfets intéressés.

Les personnes qui peuvent se porter adjudicataires sont soit des personnes privées, soit des associations dont l'un des objets doit être l'exercice de la chasse. Cependant, la mise en adjudication ne peut intervenir que si l'association locataire pour la période précédente n'a pas demandé le renouvellement à l'amiable de cette location dans les délais requis. Cette situation ne s'est présentée qu'une seule fois depuis la mise en place de cette procédure, en 1987 dans le Morbihan. L'association en place n'avait pas demandé

au préfet le renouvellement de l'amodiation avant le 1^{er} janvier 1987. Aussi une association de protection animale s'était portée candidate auprès du préfet pour l'adjudication du deuxième lot du département qui englobait le golfe du Morbihan. La fédération des chasseurs du Morbihan s'est également portée candidate au côté de l'association en place.

Le ministre de l'époque a indiqué au préfet que la fédération ne pouvait faire acte de candidature, ses statuts ne le permettant pas. La même analyse d'incompatibilité des statuts a été retenue pour la SPA de Vannes qui a formé un recours contre la décision du préfet. Les buts poursuivis par cette association ne prévoyaient pas l'exercice de la chasse alors qu'il s'agissait du but poursuivi par l'État pour l'adjudication du lot. Par décision en date du 6 mai 1996 n°126253, le Conseil d'État rejetait la requête de la SPA. Pour le Conseil d'État « la location du droit de chasse sur le domaine public maritime a pour objet une gestion rationnelle du patrimoine cynégétique ; que, dès lors, seules les associations ou sociétés ayant pour objet-même la pratique de la chasse sont susceptibles d'être admises à soumissionner ».

Depuis, les associations en place ont veillé à respecter les délais de demande de renouvellement de leur lot.

La concession de licences

Dans les lots exploités par concession de licences, le nombre de ces licences et l'étendue des droits qu'elles confèrent à leurs bénéficiaires sont fixés, pour chaque lot, conjointement par le directeur départemental de l'équipement ou, le cas échéant, le chef du service maritime, par le directeur départemental de l'agriculture et de la forêt et par le directeur départemental des affaires maritimes ou par leurs représentants.

Le prix des licences est arrêté par le directeur des services fiscaux.

Les licences sont valables pour une année au maximum et leur validité expire, quelle que soit la date à laquelle elles ont été délivrées, au 30 juin suivant.

La location amiable

C'est le droit commun de la location des lots de chasse maritime.

Les locations amiables sans mise en adjudication préalable sont réservées aux associations de chasse maritimes.

Les demandes de location amiable sont adressées au directeur des services fiscaux qui est seul compétent pour fixer les conditions financières de la location.

Elles doivent être souscrites six mois au moins avant l'expiration du bail dont le lot intéressé fait l'objet.

Toutefois, la demande peut être souscrite à tout moment pour les lots qui n'auraient pas trouvé preneur en adjudication ou qui deviendraient vacants avant le terme normal de leur location ou encore dont la location aurait été différée.

Les locations sont conclues par le préfet sur proposition conjointe du DDTM ou, le cas échéant, du directeur chargé des services fiscaux, ou de leurs représentants. Dans le cas où le Conservatoire est attributaire du domaine public maritime, l'avis du directeur du Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres ou de son représentant est recueilli par le préfet.

Les textes applicables prévoient qu'en cas de demande de location d'un même lot par plusieurs associations qui accepteraient les conditions d'affermage imposées, la location est consentie à celle des associations qui est estimée par le préfet présenter les garanties les plus sérieuses, notamment au regard du triple objectif assigné à l'organisation de la chasse sur les parties du domaine public visées à l'article D. 422-115.

Si les garanties sont jugées équivalentes, il sera procédé à une adjudication restreinte entre les associations intéressées. Cette situation ne s'est pas encore présentée les associations de chasse maritime n'intervenant que sur leur département.

Le cahier des charges des clauses de location

C'est l'équivalent du bail de chasse. Ce document établi par le ministre chargé de la chasse et celui chargé des finances détermine les conditions financières et techniques de chasse maritime par un cahier des clauses générales applicable à l'ensemble des lots complété en tant que de besoin par un cahier des clauses particulières propres à chaque lot.

Le dernier en date a été approuvé par arrêté du 8 avril 2005 pour une période de 9 ans.

La location a pour objet l'exercice de la chasse à tir, à la botte, à l'affût et à partir de hutteaux mobiles.

Le locataire est aussi autorisé à pratiquer la chasse à poste fixe dans les huttes, tonnes, gabions ou installations implantées sur l'estran dont le nombre est fixé pour chaque lot l'installation ou l'utilisation des postes donne lieu à la délivrance d'autorisations d'occupation du domaine public par le préfet ou son représentant qui fixe l'emplacement et les caractéristiques de ces postes après consultation du directeur départemental des affaires maritimes. La distance entre les postes ne peut en aucun cas être inférieure à 150 mètres ; en fin de bail ou en fin d'autorisation, le locataire peut être tenu d'enlever les huttes, tonnes, gabions ou installations et de niveler convenablement le terrain. Les autorisations accordées peuvent être retirées à tout moment sans que l'Etat soit tenu de verser une quelconque indemnité. Le locataire et ses ayants droit sont tenus de laisser pénétrer les agents chargés de la police de la chasse à bord des engins flottants et dans toutes les installations implantées sur les parties du domaine visées à l'article 1er et destinées à la chasse à l'affût en vue de constater les infractions commises en matière de chasse maritime et de protection de la faune et de la flore.

En outre, le locataire peut recruter des gardes particuliers pour surveiller son lot.

Ceux qui ont interdit l'accès de leurs installations aux agents mentionnés à l'article L. 428-22 du code de l'environnement encourent la révocation de plein droit de l'autorisation d'occupation du domaine public.

Le loyer est révisé le 1^{er} juillet de chaque année et varie en fonction de la variation du salaire des gardes-chasse particuliers tel qu'il figure à la convention collective nationale du travail concernant ces personnes.

Le bail peut être résilié si le preneur ne se conforme pas à ses obligations ou ne remplit plus les conditions nécessaires pour l'exercice de la chasse. Il peut l'être aussi de plein droit dans le cas où la totalité du territoire de chasse reçoit une destination ou est grevée d'une servitude incompatible avec l'exercice de la chasse ou est mise en réserve.

En aucun cas le locataire ne peut sous-louer tout ou partie de ses droits sous quelque forme que ce soit. Il doit souscrire ou faire souscrire à ses membres une police d'assurance couvrant tous les risques de dommages

susceptibles de se produire dans l'exercice du droit de chasse et garantissant l'Etat contre le recours des tiers.

Le locataire a le droit de procéder, dans les conditions prévues par le cahier des causes applicables à son lot et la réglementation en vigueur, à la destruction des animaux classés nuisibles. Il est responsable en lieu et place de l'Etat de tous les dommages causés par les animaux nuisibles ou par le gibier qu'il est autorisé à détruire ou à chasser sur son lot.

Permis de chasser

Nous l'avons indiqué, le permis de chasser valable pour le temps et le lieu de chasse est obligatoire sur les territoires de chasse maritime. Toutefois une exception demeure pour les marins-pêcheurs professionnels et les conchyliculteurs assimilés administrativement auxdits marins. En effet, sont dispensés de validation de leur permis de chasser sous réserve d'être en possession d'une autorisation délivrée gratuitement par l'autorité administrative chargée des affaires maritimes dans le département, la DDTM. Ils doivent cependant être en possession d'une attestation d'assurance chasse souscrite dans les mêmes conditions que les autres chasseurs.

Modes de chasse

La chasse pratiquée sur les lots de chasse maritime est la chasse à tir avec arme à feu le plus souvent, même si la chasse à l'arc est possible.

La chasse se pratique dans les conditions fixées par le cahier des charges des clauses de location applicable au lot de chasse, à la botte, à l'affût et à partir de hutteaux mobiles. Elle peut aussi se pratiquer à partir d'embarcations ou engins mobiles de surface dépourvus de moteurs, pédalos, punt, etc. dans lesquels il ne peut pas y avoir plus de deux fusils non fixés sur affût et au maximum du calibre 12 (arrêté ministériel du 14 février 1977, *Journal Officiel* du 18 mars 1977) dans les conditions fixées par le cahier des clauses de location du lot

Le locataire est aussi autorisé à pratiquer la chasse à poste fixe dans les huttes, tonnes, gabions ou installations implantées sur l'estran. Leur nombre est fixé pour chaque lot dans la publicité ou l'acte de location amiable ; l'installation ou l'utilisation des postes donne lieu à la délivrance d'autorisations d'occupation du domaine public par le préfet ou son représentant qui fixe l'emplacement et les caractéristiques de ces postes après consultation du directeur chargé des affaires maritimes. Pour des raisons évidentes de sécurité la distance entre les postes ne peut en aucun cas être

inférieure à 150 mètres ; en fin de bail ou en fin d'autorisation, le locataire peut être tenu d'enlever les huttes, tonnes, gabions ou installations et de niveler convenablement le terrain.

Pour la chasse à partir de ces postes fixes ainsi que des hutteaux mobiles, le chasseur tient à jour un carnet de prélèvements selon les modalités fixées par l'arrêté du 21 janvier 2004 relatif au carnet de prélèvements pour la chasse de nuit au gibier d'eau. Ce carnet comptabilise les prélèvements effectués le jour et la nuit et doit être tenu également dans toutes les installations utilisées sur le lot.

L'utilisation des appelants est autorisée dans les conditions des clauses de location sur les lots de chasse maritime et le respect de l'arrêté du 4 novembre 2003 modifié. Seul l'emploi d'appelants vivants, nés et élevés en captivité, des espèces d'oies, de canards de surface et de canards plongeurs dont la chasse est autorisée et de la foulque macroule est autorisé pour la chasse à tir du gibier d'eau. Les appelants nés après le 1^{er} août 2006 sont marqués dans le délai de vingt jours suivant leur naissance par une bague fermée ; ceux nés avant doivent l'être depuis 2008 par une bague ouverte.

La détention de ces oiseaux se fait dans les conditions des élevages d'agrément (arrêté ministériel du 4 août 2004 modifié).

Postes fixes, tonnes, huttes, gabions et hutteaux mobiles

La loi du 27 juillet 2000 (dite loi Voynet) a légalisé la chasse de nuit du gibier d'eau à partir de postes fixes dans le temps où la chasse est ouverte tels que hutteaux, huttes, tonnes et gabions existants au 1^{er} janvier 2000 dans les départements où cette pratique est traditionnelle. S'est ainsi achevé une période d'incertitude pour les chasseurs dont le Conseil d'État ne reconnaissait pas la coutume.

Ces départements sont : l'Aisne, les Ardennes, l'Aube, l'Aude, les Bouches-du-Rhône, le Calvados, la Charente-Maritime, les Côtes-d'Armor, l'Eure, le Finistère, la Haute-Garonne, la Gironde, l'Hérault, l'Ille-et-Vilaine, les Landes, la Manche, la Marne, la Meuse, le Nord, l'Oise, l'Orne, le Pas-de-Calais, les Pyrénées-Atlantiques, les Hautes-Pyrénées, la Seine-Maritime, la Seine-et-Marne et la Somme.

Le déplacement d'un poste fixe est soumis à l'autorisation du préfet. Toutefois, pour les hutteaux, seul le changement de parcelle ou de lot de chasse est soumis à autorisation.

Les postes fixes doivent être déclarés à l'autorité administrative (la DDTM) contre délivrance d'un récépissé dont devront être porteurs les chasseurs pratiquant la chasse de nuit à partir de ce poste fixe.

La déclaration est accompagnée :

- d'un descriptif du poste fixe, assorti de la désignation cadastrale du fonds où ce poste fixe est situé ou de sa localisation sur le domaine public, et indiquant, dans la mesure du possible, l'année de sa création,
 - si le propriétaire de l'installation n'est pas simultanément propriétaire du fonds, de l'identité de ce dernier et du titre par lequel celui-ci lui a permis d'y installer un poste fixe pour la chasse au gibier d'eau,
 - d'un descriptif du plan d'eau ou du marais non asséché sur lequel s'exerce la chasse au gibier d'eau à partir du poste fixe, comportant la désignation cadastrale du fonds où est situé ce plan d'eau ou marais, ou sa localisation sur le domaine public, et faisant, le cas échéant, apparaître l'existence d'autres postes fixes de chasse au gibier d'eau sur le même plan d'eau ou marais non asséché,
 - d'une attestation du déclarant qu'il a pris connaissance de ses obligations.
- La déclaration d'un poste fixe engage son propriétaire à participer, selon des modalités prévues par le schéma départemental de mise en valeur cynégétique, à l'entretien des plans d'eau et des parcelles attenantes de marais et de prairies humides sur lesquels la chasse du gibier d'eau est pratiquée sur ce poste. Lorsque plusieurs propriétaires possèdent des postes fixes permettant la chasse du gibier d'eau sur les mêmes plans d'eau, ils sont solidairement responsables de leur participation à l'entretien de ces plans d'eau et des zones humides attenantes. Un carnet de prélèvements doit être tenu pour chaque poste fixe. Les chasseurs communiquent à la fédération départementale des chasseurs un récapitulatif annuel des prélèvements.

La fédération départementale des chasseurs procède au bilan annuel des prélèvements déclarés et le communique à la Fédération nationale des chasseurs et à l'Office national de la chasse et de la faune sauvage.

L'Office national de la chasse et de la faune sauvage publie chaque année le bilan national des prélèvements.

Les chasseurs adhérents de l'ACM sont tenus de laisser pénétrer les agents chargés de la police de la chasse à bord des engins flottants et dans toutes les installations implantées sur les parties du domaine visées à

l'article 1^{er} et destinées à la chasse à l'affût en vue de constater les infractions commises en matière de chasse maritime et de protection de la faune et de la flore.

Les autorisations accordées peuvent être retirées à tout moment sans que l'État soit tenu de verser une quelconque indemnité.

Périodes de chasse

Elles ont donné lieu à un contentieux très important sur lequel nous ne reviendrons pas.

Au moment où cet article est rédigé les dispositions applicables résultent de deux arrêtés ministériels l'un pour l'ouverture de la chasse en date du 24 mars 2006 dont la dernière modification est intervenue le 20 juillet 2011 le second pour sa fermeture du 19 janvier 2009 et dont la dernière modification est du 11 janvier 2011.

Il est possible que ces arrêtés soient soumis à de nouvelles modifications à l'avenir.

Conclusion

En conclusion, la chasse maritime est strictement encadrée par l'autorité administrative et doit être compatible avec l'utilisation du domaine public par les autres personnes intéressées qu'il s'agisse de professionnels (pêcheurs, conchyliculteurs, etc. ou de touristes notamment pendant la période estivale. Un des points essentiels que les ACM doivent faire appliquer à leurs adhérents est le respect des règles de sécurité à la chasse notamment lors des quelques battues aux sangliers qui peuvent y avoir lieu.

Par ailleurs les débats sont toujours intenses en ce qui concerne les zones laissées à la chasse, les périodes de chasse et la liste des espèces chassable et continuent de donner lieu à des décisions de jurisprudence du Conseil d'État toujours aussi nombreuses.

Le rôle du politique dans la gestion des espaces littoraux

Jean-Claude BUISINE

La gestion des espaces maritimes doit s'appuyer sur une double gouvernance. On pense d'abord celle des techniciens et scientifiques qui doivent scruter dans leurs moindres détails les différentes composantes de ces écosystèmes, diagnostiquer les problèmes, définir des solutions et les proposer aux différentes parties prenantes, notamment aux populations locales qui y pratiquent des activités économiques, récréatives ou sportives, voire culturelles. Leur travail est important, long, fastidieux, sans cesse remis en question en raison des demandes sociales, du caractère changeant de ces milieux battus par les flots et des énormes défis à relever au cours des prochaines années et des prochaines décennies pour que la biodiversité estuarienne et littorale demeure la plus élevée possible malgré les conséquences du changement climatique.

La gouvernance des politiques n'est pas moins importante. Elle vise à prendre des décisions justes, équitables et tenant compte des progrès des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes, des nécessités de protection exprimés sur ces espaces fragiles et des aspirations et sollicitations des populations locales. En effet, la partie « conservation » n'est pas la seule que le politique doit gérer, même s'il considère qu'elle est appelée à devenir de plus en plus importante. Il lui faut prendre en compte les nombreuses autres préoccupations liées à un usage croissant des milieux côtiers et à la pression forte exercée par l'ensemble des bassins versants. C'est généralement vers lui que se tournent les usagers dès lors qu'ils sont confrontés à des demandes de changements des pratiques. Celles-ci sont diverses, allant du maintien des pratiques à des interventions plus fortes pour le rétablissement de certains droits octroyés de longue date et remis en cause par une nouvelle politique de l'État, par exemple. Mais elles peuvent également être une demande d'intervention rapide en cas de pollution ou de recouvrement des plages par des algues toxiques et malodorantes.

Quel est le rôle du politique dans ce contexte ?

Un politique doit assurer de nombreuses fonctions et missions afin de faire en sorte que les espaces littoraux remplissent leurs différents rôles.

Contribuer à assurer la sécurité des biens et des personnes en apportant un appui financier et ou réglementaire

Dans des espaces soumis à l'élévation du niveau des mers, à des hypothèses de surcote de plus en plus importantes, donc à des risques de submersion de plus en plus forts, le politique doit veiller à l'application des textes réglementaires et aider à trouver les moyens de mettre en place les ouvrages nécessaires pour éviter la destruction des biens publics et privés et assurer la sécurité de ses administrés. La récente tempête Xynthia a lourdement rappelé qu'il ne fallait pas oublier les risques, pour l'Homme, liés à la mer, que celle-ci reprenait toujours ses droits et qu'il fallait donc être bien préparé, en permanence, pour faire face à toute situation de crise. Cela passe par la vérification que des mesures pertinentes et efficaces ont été prises, qui n'entraveront pas le développement économique local.

Veiller à ce que les activités économiques, sportives et récréatives se déroulent sans interférences les unes avec les autres et dans le respect des équilibres naturels

Les espaces littoraux sont de plus en plus restreints en raison de l'emprise des agglomérations et des installations portuaires. La loi « littoral » a figé les espaces constructibles et désormais, en dehors des agglomérations, il n'y a pratiquement plus de risques de destructions importantes des habitats. Par contre, les espaces restants font l'objet d'une grande convoitise. Il suffit d'observer ce qui se passe chaque week-end pour constater l'affluence des visiteurs sur le littoral. Tous veulent pratiquer leur activité le plus librement possible... Tous ou presque affirment que leur activité est compatible avec la préservation de la nature. Et pourtant combien sont capables de fournir des éléments probants, permettant de vérifier que l'activité en question est compatible avec les autres et laisse une empreinte minimale sur le milieu. Des négociations sont en cours un peu partout en France pour éviter les conflits stériles et trouver les meilleurs compromis possibles. Le Conservatoire du littoral a engagé une réflexion sur les sports de nature dans les espaces naturels, l'Agence des aires marines protégées lui a emboîté le pas, et localement, des initiatives sont à enregistrer. Dans la réserve naturelle de la baie de Somme, par exemple, la confrontation résultant d'un cumul et d'une opposition entre les activités a évolué vers la signature et l'application d'une charte de bonne conduite qui a instauré un dialogue permanent entre

les acteurs locaux et le Syndicat mixte baie de Somme. Certes, tout le monde n'est pas encore satisfait de l'application de la charte, que ce soit au niveau des structures qui la considèrent comme contraignante ou à l'inverse des esprits grincheux qui se complaisent dans l'opposition systématique à toute forme de dialogue, histoire de justifier leur propre inaction. Pourtant de nombreux résultats ont été enregistrés, et le politique ne peut que se réjouir que le dialogue l'emporte sur le réglementaire, même si le processus d'obtention de résultats peut paraître plus long qu'une application rigide de la loi. Le politique ne peut ici que se féliciter de la prise de conscience collective du bien public car l'appropriation du concept de respect des autres et de l'environnement par une démarche volontaire est seule garante du succès à long terme.

Veiller à ce que le développement économique et industriel prenne en compte les impératifs écologiques, mais également les différentes demandes sociales

Il n'est pas facile de faire comprendre à des structures ou des personnes qui vivent des ressources trouvées ou cultivées sur le littoral qu'elles doivent tenir compte également de personnes qui ne sont là que pour le plaisir de la contemplation ou de l'exercice physique. Le littoral se cultive, pour les moules, pour les huîtres, pour d'autres produits de la mer qui se raréfient à l'état naturel. La conchyliculture, la mytiliculture sont désormais des activités économiques de premier ordre, nécessitant la mise en place de structures comme des centres de nettoyage et de conditionnement. L'impact économique est donc très important et directement mesurable, contrairement à celui des activités de loisirs, et il est nécessaire d'assurer un juste équilibre entre tous. En baie de Somme, le Syndicat mixte baie de Somme a ainsi contribué à la création d'un centre conchylicole tout en attirant l'attention des mytiliculteurs sur la nécessité d'adopter un comportement irréprochable sur le terrain. Une charte entre ces acteurs de terrain et l'État est ainsi en négociation (juin 2011) et devrait inciter les mytiliculteurs à ne plus effectuer de dépôts et de rejets sur l'estran. Plus que jamais, un zonage des activités et/ou un code de bonne conduite sont nécessaires pour assurer l'utilisation du littoral la plus compatible avec sa conservation.

Quels sont les moyens à la disposition du politique ?

Le politique dispose pour répondre aux différentes sollicitations d'un arsenal énorme de politiques, lois et règlements qu'il doit assimiler en quelques semaines. En effet, une grande différence entre un politique et un technicien est que le second bâtit sa carrière sur la connaissance et la gestion

des milieux, tandis que le premier n'est là qu'à titre parfois temporaire et doit, sans formation, connaître rapidement, car les décisions ne peuvent attendre, ce qu'est la loi « littoral », la loi sur l'eau et les milieux aquatiques, les plans de prévention des risques, comment faire la différence entre une réserve naturelle nationale, un parc naturel marin, comment s'appliquent les directives habitats et oiseaux... en somme un ensemble de dispositifs destinés à faire de telle sorte que normalement tout se passe pour le mieux, mais dont la complexité est telle que le conseil des techniciens est indispensable.

L'un ne peut travailler sans l'autre. Le technicien a besoin de l' élu pour faire avancer ses idées, pour obtenir des moyens, augmenter son influence. L' élu a besoin que le technicien lui fournisse les informations les plus récentes, les plus complètes pour mesurer le niveau de gravité éventuelle, et prendre les décisions qui s'imposent. Il doit donc y avoir un échange permanent entre ces deux catégories. Sans cet échange, sans un travail régulier, sans le partage des connaissances, des problèmes, des pistes de solutions, les grands défis actuels et à venir auront du mal à être résolus.

Sur le littoral, la gestion concerne souvent les terrains du Conservatoire du littoral, les terrains communaux... et une vision assez claire de ce qu'il faut faire ou ne pas faire émerge facilement du travail au quotidien. L'association Rivages de France, qui regroupe les gestionnaires des espaces littoraux est là, par ailleurs, pour aider, conseiller, fournir des appuis aussi bien aux représentants des collectivités territoriales qu'aux techniciens.

La grande difficulté pour les élus est de raisonner sur l'espace marin, c'est-à-dire baigné par la mer. La part d'imprévu, de non programmé, y est importante. Elle est en lien direct avec les coefficients de marée, la météorologie. La conjugaison de tempêtes et de marées de vives-eaux devient une source d'inquiétude en raison des dégâts possibles, de la nécessité ensuite de tout remettre en état pour que les activités humaines puissent reprendre dans les meilleures conditions possibles. Outre ces catastrophes naturelles, plane toujours le spectre d'une pollution marine majeure qui peut à tout moment venir souiller le littoral, provoquer la mort de centaines, de milliers d'oiseaux, mettre à mal l'économie locale, et entraîner des conséquences à long terme particulièrement fâcheuses.

Des plans d'intervention existent mais n'offrent jamais une réponse appropriée à toutes les hypothèses, à tous les scénarii auquel un littoral peut être confronté. Aussi faut-il veiller à ce que les équipes soient prêtes structurées, disponibles pour veiller au plus pressé. Cela n'est pas facile tant la part

d'imprévu est grande. Pour qu'un dispositif soit efficace, il faut en effet que les techniciens qui seront chargés de le mettre en œuvre soient stables dans leurs fonctions, qu'ils aient acquis une grande expérience dans les relations avec les populations locales, une grande connaissance des milieux, notamment de ceux qui risquent de supporter le poids de la catastrophe. Le politique devra de son côté veiller à ce que les besoins soient clairement exprimés, afin qu'en dernier recours il ne puisse être avancé qu'il manque d'éléments importants et indispensables à la mise en œuvre d'un plan de secours.

Président du Syndicat mixte baie de Somme, Grand Littoral picard, un établissement public à caractère administratif, j'ai à prendre des décisions pour la gestion d'une réserve naturelle, d'une digue de galets, d'une extraction de galets (destinés à renforcer la digue) et à donner des avis sur différentes activités liées directement ou indirectement avec la gestion du milieu marin. Sur un linéaire côtier de 70 kilomètres se superposent de multiples mesures de conservation, mais également des activités économiques et récréatives de premier plan. Il ne se passe donc pas une semaine sans qu'un nouveau problème exige une solution. Et si on ajoute, pour du moyen et du long terme, l'ensablement de l'estuaire de la Somme et le recul du trait de côte, on obtient un mélange détonnant de problèmes, de solutions par des scientifiques ou par des autodidactes, toutes solutions meilleures les unes que les autres. Le politique doit discerner ce qui relève de la réalité scientifique ou du bon sens des idées non applicables. Il s'agit en baie de Somme d'une ébullition permanente, qui certes permet d'avancer et d'attirer sur cet espace tous les regards et les plus grandes distinctions, comme l'attribution très récente au Syndicat mixte du label « Grand Site de France », mais oblige à des compromis permanents afin de ne pas heurter les sensibilités. Le politique doit donc sans cesse tenter de discerner les meilleures idées, réajuster le travail de ses équipes afin que, même si une idée n'est pas recevable, elle puisse être débattue et que des arguments probants soient fournis au concepteur afin de ne pas le frustrer ou le dévaloriser.

À ces contraintes de gestion de l'espace, il faut ajouter les nécessités d'intervenir dans le dialogue pas toujours facile entre protecteurs des oiseaux, chasseurs et autres usagers des espaces marins. Il faut dire que les oiseaux constituent une richesse exceptionnelle et très convoitée, que ce soit pour le tourisme de vision que pour la chasse. Toutes les actions d'un gestionnaire politique doivent tenir compte de cette réalité car chaque décision trouvera une justification ou au contraire une désapprobation en fonction de son impact sur les populations locales d'oiseaux d'eau. Sans être ornitho-

logue, protecteur ou chasseur, le politique doit néanmoins disposer d'un minimum de connaissances sur l'importance de son aire de compétence pour différentes espèces, notamment pour celles décrites comme ayant un statut défavorable. C'est ainsi que la conservation du Gravelot à collier interrompu peut également faire partie des discussions relatives à l'aménagement du territoire. Les élus ont ainsi compris et accepté que de nouvelles pratiques devaient être mises en place, comme le ramassage des déchets de manière manuelle sur les secteurs sensibles ou l'interdiction de pénétration sur les zones de reproduction. Les mentalités évoluent donc, la gestion devient de plus en plus fine, mais également de plus en plus complexe, mais si cela est le prix à payer pour garantir la préservation du patrimoine, chacun peut et doit faire l'effort.

Je terminerai par ce texte poétique de Colette, qui, déjà il y a un siècle semblait bien interrogative sur les relations complexes entre les hommes et la baie de Somme, mais la situation décrite est la même dans bien d'autres espaces littoraux :

« Ce doux pays, plat et blond, serait-il moins simple que je l'ai cru d'abord ? J'y découvre des murs bizarres : on y pêche en voiture, on y chasse en bateau. [...] Étrange, pour qui ignore que le gibier s'aventure au-dessus de la baie et la traverse, du Hourdel au Crotoy, du Crotoy à Saint-Valery ; étrange, pour qui n'a pas grimpé dans une de ces carrioles à larges roues, qui mènent les pêcheurs tout le long des vingt-cinq kilomètres de la plage, à la rencontre de la mer [...] » Colette, *En baie de Somme, dans les Vrilles de la Vigne* (1908).

Références bibliographiques

- ANTHES N. (2004) Long-distance migration timing of *Tringa* sandpipers adjusted to recent climate change. *Bird Study*, 51: 203-211.
- ATKINSON P. W., CROOKS S., DREWITT A., GRANT A., REHFISH M. M., SHARPE J. & TYAS C. J. (2004) Managed realignment in the UK – the first 5 years of colonization by birds. *Ibis*, 146: 101-110.
- AUSTIN G. E., PEACHEL I. & REHFISH M. M. (2000) Regional trends in coastal wintering waders in Britain. *Bird Study*, 47: 352-371.
- AUSTIN G. E. & REHFISH M. M. (2003) The likely impact of sea level rise on waders (Charadrii) wintering on estuaries. *J. Nat. Conserv.*, 11: 43-58.
- AUSTIN G. E. & REHFISH M. M. (2005) Shifting nonbreeding distributions of migratory fauna in relation to climatic change. *Global Change Biology*, 11: 31-38.
- BAKER A. J., PIERSMA T., ROSENMEIER L. (1994) Unraveling the intraspecific phylogeography of Knots *Calidris canutus*: progress report on the search for genetic markers. *Journal of Ornithology*, 135: 599-608.
- BESSINETON C. (1997) La création de vasières artificielles dans l'estuaire de la Seine. *Les estuaires français, évolution naturelle et artificielle IFREMER*. Actes de colloques, 22.
- BESSINETON C. (2008) Historical records of *Nereis diversicolor* population in the Seine estuary. In AMIARD-TRIQUET, *Environmental assessment of estuarine Ecosystems: a case study*. Taylor & Francis Ed. 179-192.
- BEUKEMA J. J. (1992) Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winter. *Neth. J. of Sea Res.*, 30: 73-79.
- BEUKEMA J. J. (2002) Expected changes in the benthic fauna of Wadden Sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence. *Journal of Sea Research*, 47: 25-39.
- BOERE G. C. & TAYLOR D. (2004) Global and regional governmental policy and treaties as tools towards the mitigation of the effect of climate change on waterbirds. *Ibis*, 146: 111-119.
- BOTH C., PIERSMA T. & ROODBERGEN S. P. (2005) Climatic change explains much of the 20th century advance in laying date of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in The Netherlands. *Ardea*, 93: 79-88.
- BREGNBALLE T., MADSEN J., RASMUSSEN PALLE A. F. (2004) Effects of temporal and spatial hunting control in waterbird reserves. Available online at www.sciencedirect.com *Biological conservation*, 119: 93-104.
- CAMPHYUSEN C. J., ENS B. J., HEG D., HULSCHER J. B., VAN DER MEER J., SMIT C. J. (1996) Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in the Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea*, 84A: 469-492.
- Cellule de Suivi du Littoral Haut Normand (2005) *Mesures compensatoires de Port 2000 : Création d'un nouveau méandre en amont de la Fosse nord. Macrofaune benthique – Campagne de septembre 2004*. Rapport d'étude pour le PAH. 9 p. + annexes
- CHARLEZ A. & WAGUET P. (1991) *La chasse en France*. Presses universitaires de France, Que sais-je ?

- CHARLEZ A. (2002) La chasse du gibier d'eau après la loi du 26 juillet 2000. *Faune Sauvage*, 255 : 14-23.
- CRICK H. Q. P. (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146: 48-56.
- CURRAY J. R. (1964) Transgressions and regressions. In MILLER R. (ed). *Papers in marine geology, Shepard commemorative volume*. New-York, Mac Millan, p. 175-203.
- DANCY C. (2008) *Suivi du macrozoobenthos de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine – Campagne 2007*. Rapport de la cellule de suivi du littoral normand pour la Maison de l'Estuaire, juillet 2008.
- DAUVIN J.-C. (2005) The food web in the lower part of the seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia*, 540: 13-27.
- DAUVIN J.-C., BESSINETON C., GALICHON P., DUHAMEL S., SIMON S. (2006) Survey of benthic habitats after the extension of Le Havre harbour in the Seine estuary (2000-2005). *Benthic Ecology meeting Quebec*, March 2006.
- DAUVIN J.-C., RUELLET T., AULERT C., BESSINETON C., CUVILLER A., JOURDE J., LAFITE R., MORIN J. & SIMON S. (2008) The North Mudflat of the Seine Estuary: How much surface needs to be restored ? *6th European Conference on Ecological Restoration*. Gent, Belgium, 8-12 September 2008.
- DEBOUT G., BESSINETON C., AULERT C., GALICHON P. (2006) Conception d'îlots reposoirs pour les oiseaux marins dans l'estuaire de la Seine. In *Travaux, Fédération Nationale des Travaux Publics* : 103-105.
- DESPREZ M., LAFITE R. & LÉBOULANGER T. (1987) *Réactualisation de la cartographie biosédimentaire de la Grande Vasière*. Rapport GEMEL/DDE du Havre
- DEVICOR V., JULLIARD R., COUVET D. & JIGUET F. (2008) Birds are tracking climate change, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B.*, 275: 2743-2748.
- DUHAMEL S. & MAYOT S. (2002) *Suivi du macrozoobenthos intertidal de la grande vasière nord de l'estuaire de la Seine. Campagne 2000*. Rapport de la cellule de suivi du littoral haut-normand pour la DIREN Haute-Normandie. 38 p. + cartes.
- DUPLESSY J.-C. & MOREL P. (1990) *Gros temps sur la planète*. Odile Jacob, Paris, 337 p.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT & STILLMAN R. A. (2004) *La modélisation des effets de Port 2000 sur les limicoles de la Seine*. Rapport final. Centre for Ecology et Hydrology, GOP, GONm, CSLHN, Maison de l'Estuaire, 46 p.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, STILLMAN R. A., TRIPLET P., AULERT C., ONO DIT BIOT D., BOUCHET A., DUHAMEL S., MAYOT S. & GOSS-CUSTARD J. D. (2005) Modelling proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine Estuary, France. *Biological Conservation*, 123: 67-77.
- DURELL S.E.A LE V. DIT., STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., MC GRORTY S., WEST A. D. & HUMPHREYS J. (2006) Modelling the effect of environmental change on shorebirds: A case study on Poole Harbour, UK. *Biological Conservation*, 131: 459-473.
- ESTÈVE C. (2006) La chasse au gibier d'eau en France au 19^e siècle. *Ruralia revue* de l'Association des ruralistes français et du Laboratoire d'études rurales (Université de Lyon). Volume 18/19.

- FINLAYSON C. M., GITAY H., BELLIO M., VAN DAM R. & TAYLOR I. (2006) Climate variability and change and other pressures on wetlands and waterbirds: impacts and adaptation. In BOERE G. C., GALBRAITH C. A. & STROUD D. A. (eds) *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, UK: 8-97.
- FREITAS V., CAMPOS J., FONDS M. & VAN DER VEER H. (2007) Potential impact of temperature change on epibenthic predator-bivalve prey interactions in temperate estuaries. *Journal of Thermal Biology*, 32: 328-340.
- FRONTIER S., PICHOD-VIALE D., LEPRETRE A., DAVOULT D. & LUCZAK C. (2008) *Écosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. 4^{ème} éd., Dunod, Paris, 558 p.
- GALBRAITH H., PARK R., CLOUGH J., HERROD-JULIUS S., HARRINGTON B. & PAGE G. (2002) Global climate change and sea level rise: potential losses of intertidal habitat for shorebirds. *Waterbirds*, 25: 173-183.
- GALLIEN F. (2003) Les actions du GONm dans l'estuaire de la Seine. *Le Cormoran*, 13 : 4-5.
- GASTON K. J. & FULLER R. A. (2002) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 14-19.
- GEMEL (1984) *Étude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine – relations avec le substrat*. Actes du Museum de Rouen, 1985-3.
- GEMEL (1990) *Suivi biosédimentaire de la grande vasière nord de l'estuaire de la Seine au cours des travaux du Pont de Normandie - deuxième tranche d'études*. Rapport d'étude CCIH.
- GILL J. A., NORRIS K., POTTS P. M., GUNNARSSON T. G., ATKINSON P. W. & SUTHERLAND W. J. (2001) The buffer effect and large scale population regulation in migratory birds. *Nature*, 412: 436-438.
- GILYAZOV A. & SPARKS T. H. (2002) Change in the timing of migration of common birds at the Lapland nature reserve (Kola Peninsula, Russia) during 1931-1999. *Avian Ecol. Behav.*, 8: 35-47.
- GODET L., JAFFRÉ M. & DEVICTOR V. (2011) Waders in winter: long-term changes of migratory bird assemblages facing climate change. *Biology Letters* (in press). Doi: 10.1098/rsbl.2011.0152.
- GOELDNER-GIANELLA L. (2007) Dépoldériser en Europe occidentale. *Annales de Géographie*, 656 : 339-360.
- GUILBAUD J. & COLAS-BELCOURT J. (1999) *La chasse et le Droit*. Litec droit, 909 p.
- GUINOTTE J. M. & FABRY V. J. (2008) Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Year in Ecology and Conservation Biology* 1134: 320-342.
- HOLE D. G., HUNTLEY B., ARINAITWE J., BUTCHART S. H. M., CILLINGHAM Y. C., FISPOOL L. D. C., PAIN D. J. & WILLIS S. G. (2011) Toward a Management Framework for Networks of Protected Areas in the Face of Climate Change. *Conservation Biology*, 25: 305-315.
- HUGHES L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 56-61.
- HUGHES R. H. (2004) Climate change and loss of saltmarshes: consequences for birds. *Ibis*, 146: 21-28.

- IPCC (2001) *Climate change 2001: Synthesis Report. A contribution of working groups I, II, and III to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. R.T. Watson and Core Writing team. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New-York, USA.
- JULVE P. (1998) Baseflor. *Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France*. Version 30 novembre 2005. Programme Catminat. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- KENDALL M. A., BURROWS M. T., SOUTHWARDS A. J. & HAWKINS S. J. (2004) Predicting the effects of marine climate change on the invertebrate prey of the birds of rocky shores. *Ibis*, 146: 40-47.
- KENNISH M. J. (2002) Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environmental Conservation* 29: 78-107.
- LAWRENCE A. J. & SOAME J. M. (2004) The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrate. *Ibis*, 146: 29-39.
- LE DRÉAN QUÉNEC'H DU S., MAHÉO R. & BORET P. (1998) Les limicoles. *Penn ar Bed* 169 : *La Baie du Mont Saint-Michel* : 1-10.
- LEE M. (2001) Coastal defense and the Habitat Directive: prediction of change in England and Wales. *Geographical Journal*, 167: 39-56.
- LEVIN S. A. (1998) Ecosystems and biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1: 431-436.
- LEVIN S. A. & LUBCHENCO J. (2008) Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience*, 58: 27-32
- LINDLEY J. A., BEAUGRAND G., LUCZAK C., DEWARUMEZ J.-M. & KIRBY R. R. (2010) Warm-water decapods and the trophic amplification of climate in the North Sea. *Biology Letters*, 6: 773-776.
- LOXTON R. G. & SPARKS T. H. (1999) Arrival of spring migrants at Portland, Skokholm, Bardsey and Calf of Man. *Bardsey Observatory Report*, 42: 105-143.
- LUCZAK C. & BARNAGAUD J.-Y. (2009) *Is compensatory dynamic in ecological community the rule? Example from coastal wintering shorebirds in France (1984-2004)*. Poster, AMSA international conference, 5th-9th July, Adelaide, Australia.
- LUCZAK C., BEAUGRAND G., JAFFRÉ M., & LENOIR S. (2011) Climate impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters*. doi: 10.1098/rsbl.2011.0225.
- MACLEAN I. M. D., AUSTIN G. E., REHFISH M. M., BLEW J., CROWE O., DELANY S., DEVOS K., DECEUNINCK B., GÜNTHER K., LAURSEN K., VAN ROOMEN M. & WAHL J. (2008) Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Global Change Biology*, 14: 2489-2500.
- MAHÉO R. (1977-2009) *Limicoles séjournant en France de janvier 1977 à janvier 2009*. Rapports annuels ONC - Université de Rennes 1.
- Maison de l'Estuaire (2003) *Opération GH 54 : participation à la mise en œuvre des mesures d'accompagnement de Port 2000 aux abords de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine. Reposoir de la dune : suivi des populations d'oiseaux*. Bilan d'activités établi au titre de l'année 2002, 22 p.

- Maison de l'Estuaire (2004) *Opération SE8 : suivi de l'utilisation par les oiseaux du reposoir alternatif. Reposoir de la dune : suivi des populations d'oiseaux*. Bilan d'activités établi au titre de l'année 2003, 80 p.
- Maison de l'Estuaire (2006) *Opération SE8 : suivi de l'utilisation par les oiseaux du reposoir alternatif. Reposoir de la dune : suivi des populations d'oiseaux*. Rapport d'activité établi au titre de l'année 2004, 127 p + annexes.
- Maison de l'Estuaire (2006) *Opération SE8 : suivi de l'utilisation par les oiseaux du reposoir alternatif. Reposoir de la dune : suivi des populations d'oiseaux*. Rapport d'activité établi au titre de l'année 2005, 89 p.
- Maison de l'Estuaire (2006) *Opération SE8 bis : suivi du reposoir sur île*. Rapport d'activité établi au titre de l'année 2005, 50 p.
- Maison de l'Estuaire (2007) *Opération SE8 : suivi de l'utilisation par les oiseaux du reposoir alternatif. Reposoir de la dune : suivi des populations d'oiseaux*. Rapport d'activité établi au titre de l'année 2006, 96 p.
- MALAFOSSE J. de (1979) *Droit de la chasse et protection de la nature*. Presses universitaires de France, Paris.
- MARZEC L. & LUCZAK C. (2005) Statut des limicoles hivernants sur le littoral Nord-Pas-de-Calais (1988-2003). *Aves*, 42 : 57-67.
- MAYOT S. & DUHAMEL S. (2003) *Suivi du macrozoobenthos intertidal de la grande vasière nord de l'estuaire de la Seine*. Campagne 2002. Rapport de la cellule de suivi du littoral haut-normand pour la Maison de l'Estuaire, 28 p. + cartes et annexes.
- MCLUSKY D. S. & ELLIOTT M. (2004) *The estuarine ecosystem*. Oxford University Press, Oxford, 214 p.
- MELTOFTE H., BLEW J., FRIKKE J., ROSNER H.-U. & SMIT C. J. (1994) Numbers and distribution of waterbirds in the Wadden Sea: Results and evaluation of 36 simultaneous counts in the Dutch-German-Danish Wadden Sea. *Wader Study Group Bull* 34 (special issue).
- MITCHELL P. I., SCOTT I. & EVANS P. R. (2000) Vulnerability to severe weather and regulation of body mass of Icelandic and British Redshank. *Journal of Avian Biology*, 31: 511-521.
- MOLLER A. P., FIEDLER W. & BERTHOLD P. (eds) (2010) *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press, Oxford, 321 p.
- NORRIS K., ATKINSON P. W. & GILL J. (2004) Climate change and coastal waterbird populations – past declines and future impacts. *Ibis*, 146: 82-89.
- O'CONNELL M. J., HUISKES A. H. L., LOONEN M. L., MADSEN J., KLAASSEN M. & ROUNSEVELL M. (2006) Developing an integrated approach to understanding the effects of climate change and other environmental alterations at a flyway level. In BOERE G. C., GALBRAITH C. A. & STROUD D. A. (eds) *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, UK, p. 385-397.
- PARMESAN C. & YOHE G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- PASKOFF R. (2003) *Les littoraux. Impacts des aménagements sur leur évolution*. Armand Colin, Paris, 260 p.

- PIENKOWSKI M. W. (1981) How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behavior and availability. In JONES N.V. & WOLFF W. J. (eds). *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New York, p. 179-182.
- PIENKOWSKI M. W. (1983) The effect of environmental conditions on feeding rates and prey selection of shore plovers. *Ornis Scand.*, 14: 227-238.
- PIERSMA T. (1994) *Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in Knots*. Den Burg, Publisher Het Open Boek.
- PIERSMA T. & WIERSMA P. (1996) Family *Charadriidae* (plovers). In DEL HOYO J.A., ELLIOT A. & SARGATAL J. (eds). *Handbook of the birds of the world, vol. 3., Hoatzin to auks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 384-442.
- PIERSMA T., VAN GILS J. & WIERSMA P. (1996) Family *Scolopacidae* (sandpipers, snipes and phalaropes). In DEL HOYO J. A., ELLIOT A. & SARGATAL J. (eds). *Handbook of the birds of the world, vol. 3., Hoatzin to auks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 444-533.
- PIERSMA T. & MORRISON R. I. G. (1997) Energy expenditure and water turnover of incubating ruddy turnstones: high costs under high arctic climate conditions. *Auk*, 111: 366-376.
- PIERSMA T. & LINDSTRÖM A. (2004) Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. *Ibis*, 146: 61-69.
- PIRAZZOLI R. (1976) Les variations du niveau marin depuis 2000 ans. *Mémoires du laboratoire de géomorphologie de l'École pratique des hautes études*, n° 30, 421 p.
- REHFISH M. M. & AUSTIN G. E. (1999) Ringed plovers go east. *BTO News*, 22: 14-15.
- REHFISH M. M. & AUSTIN G. E. (2006) Climate warming and coastal waterbirds: the United Kingdom experience reviewed. In BOERE G.C., GALBRAITH C.A. & STROUD D.A. (eds) *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, UK: 398-404.
- REHFISH M. M. & CRICK H. Q. P. (2003) Predicting the impact of climatic change on Arctic-Breeding waders. *Wader Study Group Bulletin*, 100: 86-95.
- REHFISH M. M., AUSTIN G. E., FREEMAN S. N., ARMITAGE M. J. S. & BURTON N. H. K. (2004) The possible impact of climate change on the future distributions and numbers of waders on Britain's non-estuarine coast. *Ibis*, 146: 70-81.
- SELMAN J. & GOSS-CUSTARD J. D. (1988) Interference between foraging redshank *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 36: 1542-1545.
- SPARKS T. H. & MASON C. F. (2001) Dates of arrivals and departures of spring migrants taken from Essex Bird Reports 1950-1998. *Essex Bird Report*, 1999: 154-164.
- SPARKS T. H. & MASON C. F. (2004) Can we detect change in the phenology of winter migrant birds in the UK? *Ibis*, 146: 58-61.
- STRANN K. B., SUMMERS R. W. & RAE R. (2006) Population structures and origins of Purple Sandpiper *Calidris maritima* in north Norway during winter. *Ringing & Migration*, 23: 95-100.

- THORNTON I. W. B. (2001) Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. I. General introduction. *Journal of Biogeography*, 28: 1299-1310.
- TOWNSHEND D. J. (1985) Decisions for a lifetime: establishment of spatial defence and movement patterns by juvenile grey plovers *Pluvialis squatarola*. *J. Anim. Ecol.*, 54: 267-274.
- UKCCIRG – United Kingdom Climate Change Impacts Review Group. (1996) *Review of the potential effects of climate change in the United Kingdom*. Second report to the Department of the Environment. London, UK HMSO.
- VAN DE KAM J., ENS B., PIERSMA T. & ZWARTS L. (2004) *Shorebirds: an illustrated behavioural ecology*. The Netherlands: KNNV Publishers, Utrecht.
- VAN DE POL M., VINDENES Y., SAETHER B. E., ENGEN S., ENS B. J., OOSTERBEEK K. & TINBERGEN J. M. (2010) Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology*, 91: 1192-1204.
- WENINK P. W., BAKER A. J. & TILANUS M. G. J. (1993) Hypervariable control region sequences reveal global population structuring in a long-distance migrant shorebird, the Dunlin *Calidris alpina*. *PNAS*, 90: 94-98.
- WENINK P. W., BAKER A. J. & TILANUS M. G. J. (1994) Mitochondrial control region sequence in two shorebird species, the Turnstone and the Dunlin, and their utility in population genetic studies. *Mol. Biol. Evol.*, 11: 22-31.
- WENINK P. W., BAKER A. J. & TILANUS M. G. J. (1996) Global mitochondrial DNA phylogeography of Holarctic breeding Dunlins (*Calidris alpina*). *Evolution*, 50: 318-330.
- WIERSMA P. & PIERSMA T. (1994) Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor*, 96: 257-279.
- YATES M. G., GOSS-CUSTARD J. D., MC GRORTY S., LAKHANI K. H., DURELL S. E. A. LE V DIT, CLARKE R. T., RISPIN W. E., MOY I., YATES T., PLANT R. A. & FROST A. E. (1993) Sediment characteristics, invertebrate densities and shorebird densities on the inner banks of the Wash. *Journal of Applied Ecology*, 30: 599-614.
- ZEDLER J. B., CALLAWAY J. C. & SULLIVAN G. (2001) Declining biodiversity: why species matter and how their functions might be restored. *Bioscience*, 51: 1005-1017.
- ZEDLER J. B. (2004) Compensating for wetland losses in the United States. *Ibis*, 146: 92-100.
- ZÖCKLER C. (2002) Declining Ruff *Philomachus pugnax* populations: a response to global warming? *Wader Study Group Bulletin*, 97: 19-29.
- ZWARTS L. (1996) *Waders and their estuarine food supplies*. Lelystad, Van Zee tot Land 60, 386 p.

La chasse au gibier d'eau dans la gestion intégrée des estuaires. Actes du colloque université du littoral de la Côte d'Opale, faculté de droit, Laboratoire d'analyses et de recherches juridiques- 2 février 2006.

En guise de conclusion : quels programmes pour les oiseaux côtiers dans les prochaines années ?

Patrick Triplet

Cet ouvrage n'est pas une fin en soi, et n'a aucunement la prétention d'avoir fait le tour des différents aspects de la biologie des oiseaux d'eau et de leurs exigences en matière de conservation et de gestion des habitats côtiers. Il paraît nécessaire de poursuivre les études comportementales, de développer les modèles prédictifs, de tester de nouvelles méthodes de gestion.

On retiendra que le concept de gestion reposant sur l'analyse des effectifs n'est pas suffisant. La connaissance de la condition physique des oiseaux et de la probabilité de mortalité hivernale en lien direct avec les conditions difficiles d'alimentation paraît devenir un enjeu fort pour les prochaines études à mener. Les travaux de Goss-Custard et de son équipe, aujourd'hui dissoute, ont apporté un éclairage nouveau sur les paramètres démographiques liés aux conditions du milieu. Ils ont permis de montrer que, lorsque les conditions alimentaires se détérioraient et que la compétition s'intensifiait, on atteint un point à partir duquel la réussite des oiseaux (*fitness*) commence à diminuer et le taux de mortalité ou la proportion d'oiseaux en mauvaise condition physique commence à augmenter, en raison d'une fonction densité-dépendante (Goss-Custard, 2003). Les idées développées par cet auteur lui ont permis d'affirmer que pour maintenir une population de limicoles à son niveau actuel sur un site, c'est-à-dire pour maintenir

sa capacité d'accueil, il ne faut pas laisser la quantité de nourriture présente par oiseau à l'automne descendre en dessous d'une certaine quantité nécessaire pour que les oiseaux maintiennent leur niveau de réussite. Les ressources alimentaires jouent donc un rôle essentiel dans la mortalité et la condition corporelle des oiseaux au cours de l'hiver. Elles doivent donc faire l'objet d'une attention particulière, ce qui passe par un contrôle des prélèvements, dans le cas de ressources exploitables par les humains, ou d'un contrôle de la fréquentation, quand les dérangements sont tels qu'ils risquent de réduire les possibilités d'exploitation par les oiseaux. Une diminution des surfaces alimentaires n'est pas forcément synonyme d'une diminution d'oiseaux car les densités de ceux-ci peuvent augmenter si elles étaient en dessous d'une valeur à partir de laquelle les interférences conduisent à une limitation des possibilités d'alimentation. Ceci souligne l'importance de la connaissance des densités de proies rapportées au m² et la surface et distribution des ressources.

Les espaces littoraux ont donc un rôle considérable à jouer pour la conservation des différentes espèces d'oiseaux qui y séjournent durant la migration ou l'hiver ou se reproduisent en haut de plage. Des études et actions ponctuelles ou s'insérant dans un cadre plus général peuvent permettre de remédier à différents maux dont souffrent les espèces, mais aucune ne sera suffisante sans un meilleur respect et une meilleure gestion de l'ensemble des espaces encore fonctionnels. Les idées ci-dessous ne sont pas exhaustives, elles peuvent être développées, complétées, améliorées. Elles visent surtout à lancer des pistes de réflexion pour une meilleure organisation des études, pour un plus grand partage et une meilleure connaissance des travaux en cours et des résultats obtenus. La priorité est de parvenir, dans un contexte qui n'a jamais été aussi défavorable, avec des zones intertidales coincées entre la pression humaine et l'élévation du niveau des mers, à agir le plus efficacement possible pour préserver les sites indispensables aux espèces fréquentant ces habitats.

Les gestionnaires de sites littoraux, aires marines protégées ou non, doivent travailler à trois niveaux, international, national et local, même si, à première vue, le niveau local leur est le plus accessible. Il est en effet important d'inscrire les travaux et la vision que l'on se fait d'un site dans une perspective plus large, trop souvent oubliée. Un site littoral ne fonctionne pas seul, à aucun moment. Il tire son importance de sa complémentarité avec

d'autres sites. Et une décision prise (ou non prise) localement, peut avoir des conséquences aux niveaux supérieurs.

Travailler à une échelle locale

- Identifier et développer les actions de conservation ayant montré leur pertinence pour stabiliser, au moins localement la diminution des effectifs (par exemple, généraliser les mesures de conservation des espèces nichant sur les hauts de plage (Gravelot à collier interrompu). Un partage d'expériences entre les sites permettra de définir les meilleures méthodes à dupliquer pour augmenter l'efficacité de la conservation.
- Gérer autant que possible les milieux afin qu'ils ne constituent pas des facteurs limitants (contrôle du développement des Spartines, du Chiendent, utilisation encadrée du pâturage comme outil de diversification des habitats, entretien des hauts de plage compatible avec le développement de la flore locale et avec leur utilisation par les espèces nicheuses).
- Lancer des études de quantification de la prédation sur des espèces commerciales (Coques) afin de disposer d'arguments pertinents vis-à-vis des pêcheurs à pied et de leur expliquer qu'un zonage des activités et des objectifs est nécessaire afin que les espaces littoraux répondent aux besoins de chacun, oiseau ou humain.
- Mettre en œuvre des mesures de gestion de la fréquentation, par création de zones d'exclusion (période de nidification) ou zonage dans les zones estuariennes. Pour cela, une recherche de solutions librement acceptées sera toujours préférable et plus efficace, sur le long terme, que l'instauration de mesures coercitives, mal comprises, mal acceptées, et pour lesquelles les moyens de mise en œuvre risquent de ne jamais être suffisamment importants.
- Veiller à la quiétude des reposoirs existants et analyser la possibilité d'en créer d'autres situés à proximité immédiate des zones alimentaires. Mettre en place une zone tampon autour des reposoirs afin d'éviter les dérangements. Cette zone doit permettre d'empêcher les dérangements terrestres et d'origine marine (passage de bateaux, kitesurfs...). Une sensibilisation des pratiquants de sports de voile est à envisager afin qu'ils comprennent la responsabilité qui est la leur dès lors qu'ils s'approchent trop de zones indispensables pour la quiétude des oiseaux.
- Analyser les ressources alimentaires disponibles pour les oiseaux tout au long du cycle annuel et répéter l'opération à intervalles réguliers afin de

vérifier que la valeur du site ne change pas. Bien que cela soit fort lourd, une analyse selon un maillage à déterminer paraît être la plus pertinente et la mieux utilisable pour comprendre l'utilisation des sites et les modifications interannuelles dans la répartition, voire dans l'abondance des espèces.

- Étudier les causes locales de changement dans les effectifs et mettre en place les mesures correctives si nécessaires. Ce point est extrêmement important. Les modifications et notamment les diminutions d'effectifs ne sont pas systématiquement dues à des causes locales, mais peuvent être la conséquence d'un élément affectant l'espèce ou les espèces sur l'ensemble de leur aire de répartition. La connaissance précise des facteurs limitants locaux, potentiels ou réels, permet de les relativiser et de déterminer les mesures les plus appropriées.

- Communiquer et sensibiliser sur la valeur du site pour les oiseaux, organiser des sorties de terrains, des conférences, des expositions afin de rallier le plus grand nombre aux objectifs de conservation

Travailler à une échelle nationale

- Renforcer les réseaux existants. En France, par exemple, il est nécessaire de poursuivre la participation aux dénombrements de la mi-janvier et de s'inscrire dans le cadre du réseau limicoles côtiers coordonné par Réserves naturelles de France. Ce réseau doit se développer pour intégrer d'autres sites qui ne sont pas en réserves naturelles mais dont la conservation est indispensable pour l'avenir des populations d'oiseaux d'eau.

- Lancer des projets intersites, comme, par exemple, celui qui avait consisté à comparer le rythme d'activité du Courlis cendré sur différentes réserves naturelles, afin de mieux comprendre les exigences des espèces et de mieux ajuster les éventuelles mesures de conservation à mettre en place. Un travail approfondi et comparé sur le régime alimentaire des anatidés permettrait de fournir des arguments sur les choix de gestion à adopter et à appliquer sur les marais maritimes. Une analyse comparative de la fréquentation, des dérangements et de mesures prises pour appréhender et atténuer ceux-ci serait également fort utile pour de nombreux gestionnaires.

Travailler à une échelle internationale

- Développer les relations dans un vaste réseau, comme celui mis en place par Wetlands International ou pour les limicoles, par le Wader Study Group, avec des échanges plus intenses, en inscrivant les actions dans le cadre de

préconisations de l'Accord sur la conservation des oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique et d'Eurasie (AEWA).

- Initier ou participer à des projets, notamment destinés à comparer les situations entre les différents pays, sur les tendances des populations, sur les modalités d'exploitation des ressources.
- Collecter des données standardisées pouvant ultérieurement permettre l'élaboration de modèles multi-sites comme, par exemple, l'application d'un modèle MORPH développé sur un ensemble de sites.
- Lancer des suivis plus précis et des études pour mieux connaître les raisons de la diminution des espèces les plus menacées et pour apporter des arguments permettant de prendre des mesures de conservation appropriées. Ces suivis doivent s'attacher aux espèces considérées comme menacées au niveau international. La priorité doit donc être donnée aux espèces de l'annexe I de la directive oiseaux et aux espèces faisant l'objet d'un plan d'action.

Et enfin

Les oiseaux d'eau sont une véritable richesse, un bien collectif irremplaçable. Ils sont les indicateurs de la bonne vitalité des zones littorales. Ils représentent une source d'inspiration pour les promenades, mais aussi une très forte valeur économique et sociale par les activités de loisirs qu'ils permettent, que ce soit la chasse ou le tourisme de vision. La prise en compte de ce rôle dans toutes les politiques d'aménagement du territoire, dans les réflexions sur les projets d'urbanisation, de développements portuaires, de recul maîtrisé du trait de côte, de développement d'activités sportives et récréatives est, plus que jamais, nécessaire.

Référence bibliographique

GOSS-CUSTARD J. D. (2003). Fitness, demographic rates and managing the coast for wader populations. *Wader Study Group Bull.*, 100: 183-191.

Coordonnées des auteurs

	adresse postale	adresse électronique
PATRICK TRIPLET	Syndicat mixte Baie de Somme, Grand Littoral Picard, 1, place de l'Amiral Courbet, 80100 Abbeville	Patrick.triplet1@orange.fr
JEAN-CLAUDE LEFEUVRE		jeanclaudelefeuvre@wanadoo.fr
FERNAND VERGER	École normale supérieure, Département de Géographie, 48, boulevard Jourdan, 75014 Paris	Fernand.Verger@ens.fr
JULIA BASTIDE	EnvirEnE 16, rue du Général Leclerc - 02800 Travecy	julia.bastide@envirene.com
CHANTAL BONNOT-COURTOIS	UMR 8586 PRODIG CNRS, Laboratoire de géologie et environnement littoral. EPHE, D	chantalbonnot0577@orange.fr
JACQUES-ÉDOUARD LEVASSEUR	11, square des Hautes-Ourmes, 35200 Rennes	spart56@wanadoo.fr
SOPHIE LE DRÉAN QUÉNEC'H DU	Clinique vétérinaire, 10, rue de La Mézière, 35520 Mélesse	sophie.le-drean-quenechdu@wanadoo.fr
ALAIN PONSERO	Réserve naturelle nationale baie de Saint-Brieuc, site de l'Étoile, 22120 Hillion	alain.ponsero@espaces-naturels.fr
ANTHONY STURBOIS	Réserve naturelle nationale baie de Saint-Brieuc, site de l'Étoile, 22120 Hillion	anthony.sturbois@espaces-naturels.fr
MUSTAPHA AKSISSOU	Département de Biologie, Faculté des sciences. PO Box 2121 Tetouan 93002 Maroc	aksissou@uae.ma
YOUNES SAOUD	Département de Biologie, Faculté des sciences. PO Box 2121 Tetouan 93002 Maroc	ysaoud@uae.ma
ANTOINE MEIRLAND	Groupe d'étude des milieux estuariens et littoraux, 115, Quai Jeanne d'Arc, 80230 Saint-Valery-sur-Somme Unité dynamique des systèmes anthropisés (JE 2532 DSA), Plant Biodiversity Lab, Université de Picardie Jules Verne, 1, rue des Louvels, F-80037 Amiens Cedex	gemel.meirland@aliceadsl.fr

AUDREY BOUVET	Groupe d'étude des milieux estuariens et littoraux, 115, Quai Jeanne d'Arc, 80230 Saint-Valery-sur-Somme	
OLIVIER CHABRERIE	Unité dynamique des systèmes anthropisés (JE 2532 DSA), Plant Biodiversity Lab, Université de Picardie Jules Verne, 1, rue des Louvels, F-80037 Amiens Cedex	
FREDERIC BIORET	Institut de géoarchitecture, Université de Bretagne Occidentale, 6, avenue le Gorgeu CS 9383729238 Brest Cedex 3	frederic.bioret@univ-brest.fr
VINCENT SCHRICKE	Office national de la chasse et de la faune sauvage, 39, bd Albert Einstein, 44000 Nantes	vincent.schricke@oncfs.gouv.fr
MATTHIEU GUILLEMAIN	Office national de la chasse et de la faune sauvage. La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles	matthieu.guillemain@oncfs.gouv.fr
MAUD POISBLEAU	University of Antwerp Department Biology - Ethology Building C - Room 2.16 Campus Drie Eiken, Universiteitsplein 1 2610 Antwerp (Wilrijk) Belgique	maud.poisbleau@ua.ac.be
DAPHNÉ DURANT	CNRS UPR 1934, Centre d'études biologiques de Chizé, 79360 Beauvoir-sur-Niort Adresse actuelle: Unité expérimentale de Saint-Laurent-de-la-Prée, INRA SAD, 545, route du Bois-Mâché, 17450 Saint-Laurent-de-la-Prée	daphne.durant@stlaurent.lusignan.inra.fr
PATRICK LE MAO	CRESO station IFREMER – 38, rue du Port-Blanc - BP 80108 - 35801 Dinard Cedex	patrick.le.mao@ifremer.fr
PASCAL HACQUEBART	GEMEL- station marine, 54, rue du docteur Charcot, 14530 Luc-du-Mer	pascalhacquebart@hotmail.com
MICKAËL JAFFRE	Station marine de Wimereux, 28, avenue Foch, 62930 Wimereux	mikael.jaffre@ed.univ-lille1.fr
LAURENT GODET	UMR 6554 LETG - Laboratoire Géolittomer (CNRS-Université de Nantes) :	laurent.godet@univ-nantes.fr
FRANÇOIS SUEUR	Le Bout-des-Crocs, 80120 Saint-Quentin-en-Tourmont	francois.sueur@wanadoo.fr
YANN TURGIS	Syndicat mixte des espaces littoraux de la Manche, Archipel de Chausey, Ancienne Base nautique Louis Paulou – Grande-Île de Chausey, 50400 Granville	yann.turgis@manche.fr
MARIE-CHRISTINE EYBERT	UMR ECOBIO, Campus de Beaulieu, Bâtiment 25, avenue du Général Leclerc 35042 Rennes Cedex	marie-christine.eybert@univ-rennes1.fr
NICOLAS LE CORRE	Institut universitaire européen de la Mer, Laboratoire Géomer (UMR 6554 LETG-CNRS), Technopôle Brest-Iroise, place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané	Nicolas.Lecorre@univ-brest.fr

LOUIS BRIGAND	Institut universitaire européen de la Mer, Laboratoire Géomer (UMR 6554 LETG-CNRS), Technopôle Brest-Iroise, place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané	louis.brigand@univ-brest.fr
GUILLAUME GELINAUD	Réserve naturelle des marais de Séné Bretagne-Vivante-SEPNB, Brouel-Kerbihan, 56860 Séné	sepnb.sene@wanadoo.fr
SOLENN LE BERRE	Institut universitaire européen de la Mer, Laboratoire Géomer (UMR 6554 LETG-CNRS), Technopôle Brest-Iroise, place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané	solenn.leberre@univ-brest.fr
FAUSTINE SIMON	Syndicat mixte baie de Somme, Grand Littoral Picard, 1, place de l'Amiral Courbet, 80100 Abbeville	faustine.simon@gmail.com
RICHARD STILLMAN	School of Applied Sciences Bournemouth University Fern Barrow Poole Dorset BH12 5BB UK	rstillman@bournemouth.ac.uk
JOHN GOSS-CUSTARD	Havering, Church Road, Lympstone Devon, UK EX8 5JT, UK	johngc66@gmail.com
STEPHANIE VILAIN	Université Bordeaux 1 - Bâtiment B8, avenue des Facultés, 33405 Talence	stephanie.vilain@live.fr
PHILIPPE CARRUETTE	Syndicat mixte baie de Somme, Grand Littoral Picard, 1, place de l'Amiral Courbet, 80100 Abbeville	philippecarruette@baiedesomme.fr
LOÏC VALERY	Département d'écologie et de gestion de la biodiversité & service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Université de Rennes 1, avenue du général Leclerc, 35042 Rennes cedex	loicvalery@voila.fr
CHRISTOPHE LUCZAK	UMR 8187 LOG, station marine de Wime-reux (CNRS-Université de Lille 1)	Christophe.Luczak@univ-lille1.fr
CHRISTOPHE AULERT	Antenne Manche-mer du Nord de l'Agence des aires marines protégées DDTM-DIRM, 4, rue du colonel Fabien, BP 34 76083 Le Havre cedex	christophe.aulert@aires-marines.fr
PASCAL PROVOST	Observatoire de l'avifaune de la ZPS Estuaire et marais de la Basse-Seine, 20, rue Jean Caurret, 76600 Le Havre	observatoireavifaune@wanadoo.fr
CHRISTOPHE BESSINETON	Maison de l'estuaire, Réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine, 20, rue Jean Caurret, 76600 Le Havre	christophe.bessineton@maisondelestuaire.org
CHRISTELLE DUTILLEUL	Maison de l'estuaire, Réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine, 20, rue Jean Caurret, 76600 Le Havre	christelle.dutilleul@maisondelestuaire.org
ANNIE CHARLEZ	Office national de la chasse et de la faune sauvage, 85 bis, avenue de Wagram, 75017 Paris	annie.charlez@oncfs.gouv.fr
JEAN-CLAUDE BUISINE	Syndicat mixte baie de Somme, Grand Littoral Picard, 1, place de l'Amiral Courbet, 80100 Abbeville	jean-cl.buisine@orange.fr

Ouvrages parus

Æstuarια, sciences humaines et environnement

Marais et zones humides : cultures, société et territoires, 1, 2000. (épuisé)

L'estuaire de la Loire : nouvelles approches, 2, 2001.

L'invention de l'estuaire : patrimoine, territoire, représentations, Actes des journées d'études des 28 et 29 juin 2001, 3, 2002 (épuisé).

Æstuarια, cultures et développement durable

L'invention de l'estuaire : l'estuaire des naturalistes, Actes des journées d'études des 27 et 28 juin 2002, 4, 2003.

Collection Les Dossiers d'Ethnopôle

Pour une géoarchéologie des estuaires, coordination : Loïc MENANTEAU et Alain GALLICE, 5, 2004.

Pour une gestion durable des zones humides : l'exemple des parcs naturels régionaux, textes réunis par Bernard GUIHENEUF, Aurélie LAUNAY et Alain GALLICE, 10, 2007.

Collection Paroles des Marais Atlantiques

La gestion des espèces exotiques envahissantes en zones humides, coordination Loïc ANRAS, Gilbert MIOSSEC et Alain GALLICE, 6, 2005.

Élevages et prairies en zones humides, textes réunis par Gilbert MIOSSEC et Alain GALLICE, 8, 2006.

L'élevage en prairies naturelles humides, Actes du colloque national de Fontenay-le-Comte, 28-29 septembre 2006, textes réunis par Gilbert MIOSSEC et Alain GALLICÉ, 11, 2007.

Les plantes envahissantes du littoral atlantique : le cas de la Spartine anglaise (Spartina anglica), textes réunis par Patrick TRIPLET et Alain GALLICÉ, 13, 2008.

Faire face à Procamburus clarkii et aux écrevisses invasives, Actes de la journée d'études organisée par le Parc naturel régional de Brière, Saint-André-des-Eaux, 2 février 2009, textes réunis par Jean-Patrice DAMIEN et Alain GALLICE, 15, 2009.

Zones humides, chasse et conservation de la nature, Actes du colloque tenu à la Maison de la baie de Somme et de l'oiseau, 17-19 juin 2009, textes réunis par Gilbert MIOSSEC, Grégoire BOUTON, Patrick TRIPLET et Alain GALLICE, 17, 2010.

Collection Fleuves et archéologie

La rivière aménagée : entre héritages et modernité. Formes, techniques et mise en œuvre, Actes du colloque international, Muséum des sciences naturelles d'Orléans, textes réunis par Virginie SERNA et Alain GALLICE, 7, 2005.

Archéologies en Loire : actualité de la recherche dans les régions Centre et Pays-de-la-Loire, textes réunis par Anne de SAULCE, Virginie SERNA et Alain GALLICE, 12, 2007.

Collection Histoire et Terres humides

Les zones humides européennes : espaces productifs d'hier et d'aujourd'hui, Actes du premier colloque international du Groupe d'histoire des zones humides, Le Blanc, 21-23 octobre 2005, textes réunis par Corinne BECK, Renaud BENARROUS, Jean-Michel DEREK et Alain GALLICE, 9, 2006.

Histoire économique et sociale de la tourbe et des tourbières, Actes du deuxième colloque international du Groupe d'histoire des zones humides, naturAgora, Laon, 18, 19 et 20 octobre 2007, éditeurs scientifiques Jean-Michel DEREK et Fabrice GREGOIRE, textes réunis par Fabrice GREGOIRE et Alain GALLICE, 14, 2009.

Estuarium, 2, avenue des Quatre-Vents, 44360 Cordemais

tél. : 02 40 57 71 80

adresse électronique : estuarium@wanadoo.fr

site internet : www.estuarium.org



œ *stuaría*
est éditée
par Estuarium



Il est connu et reconnu que les zones littorales constituent des habitats indispensables pour la survie de centaines de milliers d'oiseaux, anatidés, limicoles, laridés et certains passereaux. Afin de remplir ces fonctions, ces espaces demandent à être mieux connus, mieux protégés, mieux gérés. L'objectif de ce manuel est de mettre à la disposition des ornithologues, des agents des réserves et des gardes du Conservatoire du littoral, un outil, un ouvrage de référence dans lequel ils trouveront facilement des éléments sur le fonctionnement des milieux, sur les relations entre les espèces et leur environnement, et surtout, une véritable boîte à outils avec laquelle ils pourront lancer des études et des suivis.

À notre connaissance, il s'agit du premier ouvrage en langue française qui réunisse autant d'informations sur le même thème. Il est le fruit du travail de différents spécialistes, non seulement français, mais aussi belges, anglais et marocains. Il a été conçu selon deux niveaux de lecture pour chaque chapitre : une introduction plus ou moins importante sur ce qu'il faut savoir du thème traité par le chapitre, une série de fiches présentant le protocole à utiliser pour obtenir des informations complémentaires sur un sujet déterminé. Les méthodes présentées ont toutes été employées par les auteurs et fournissent donc un cadre de travail pouvant être mis en place par pratiquement tous les techniciens disposant d'un peu de moyens et de matériel.



Collection *Paroles des
Marais Atlantiques*
coéditée par
Estuarium et le Forum
des Marais Atlantiques

