

La productivité primaire du domaine intertidal : intérêt pour le fonctionnement global de la baie

Virginie BOUCHARD, Alain RADUREAU,
Bernard SAVOURE & Jean-Paul VIVIER

La forte turbidité des eaux de la baie du Mont saint-Michel empêche la lumière d'y pénétrer, interdisant ainsi toute production phytoplanctonique. Pourtant la production animale est très élevée sur l'estran, tant pour les espèces exploitées (principalement moules, huîtres et crevettes), que non exploitées. Il semble que les courants de marée jouent un rôle déterminant dans les transferts de matière nutritive des espaces continentaux bordant la baie vers le milieu marin.

Les eaux particulièrement turbides de la baie du Mont Saint-Michel empêchent la pénétration de la lumière dans la masse d'eau interdisant ainsi toute production de matière organique par le phytoplancton. Cette faible productivité est en opposition avec la production secondaire très élevée de l'estran : 10 000 tonnes de moules, 3 000 tonnes d'huîtres et quelques milliers de kilos de crevettes grises et de coquillages sont exportés chaque année de la baie, sans parler d'une faune riche et abondante non exploitée. Ce dysfonctionnement apparent soulève la question du rôle des apports continentaux et des échanges de nutriments et de matière organique entre les différents compartiments écologiques de l'espace intertidal. Tout permet de penser que la marée, dont l'amplitude est particulièrement importante en baie, joue un rôle déterminant dans les transferts entre espace continental, marais salés, vasières et eaux marines.

Dès le début des années 60, c'est en observant les incroyables richesses biologiques de certaines eaux côtières qu'est née dans l'esprit des scientifiques l'idée de l'enrichissement de la mer par la matière organique des marais salés voisins (Teal, 1962 ; Odum, 1968). Les ressources

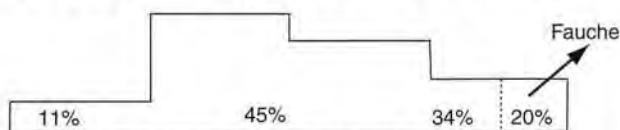
des eaux marines ne pouvaient à elles seules expliquer leur forte productivité secondaire sans apports de matière organique d'un système adjacent. Les marais salés ont alors été considérés comme des pourvoyeurs de matière organique et de nutriments, assurant ainsi la richesse des zones de pêches dans tous les lieux du littoral où aucun processus d'upwelling n'avait été observé. Dans le cadre de la baie du Mont Saint-Michel, une telle déduction peut sembler, de prime abord, tout à fait légitime : toute cette multitude de vies peuplant le domaine intertidal et les eaux côtières de la baie peut-elle se développer sur l'estran sans apports extérieurs ?

La mesure de la productivité primaire de l'estran renseigne sur la quantité de matière organique potentiellement exportable vers les autres compartiments écologiques de la baie et, ainsi, disponible pour les différents réseaux trophiques.

La productivité des marais salés

Les marais salés « naturels » de la baie sont principalement localisés dans la réser-

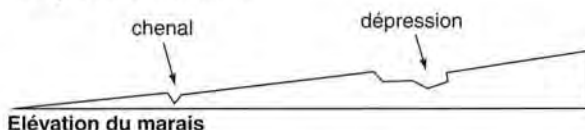
Bas schorre Moyen schorre Haut schorre



Répartition schématisée de la productivité (%)

5 à 16	0,2 à 5	< 0,2
--------	---------	-------

Fréquence d'immersion



Élévation du marais

Représentation schématisée de la répartition de la productivité primaire dans un marais salé « naturel »

ve de chasse créée en 1973 dans les vastes herbues situés à l'Ouest du Mont Saint-Michel. Partout ailleurs, les marais sont parcourus par des troupeaux de moutons, de chevaux, de vaches et même d'oies. Sous l'impact de ce pâturage, la structure de la végétation est totalement transformée. La végétation des marais 'naturels' est dominée par une espèce buissonnante *Atriplex portulacoides*, mais celle-ci disparaît au profit d'une pelouse rase à *Puccinellia maritima* en présence des troupeaux (cf article Bouchard, Digaire, Tessier & Vivier).

Les marais salés non-pâturés

Atriplex portulacoides occupe ainsi de vastes surfaces dans les marais salés « naturels ». Elle est généralement considérée comme l'espèce climacique de ces milieux (Gehu & Gehu-Franck, 1982). Pourtant, la végétation de ces espaces se caractérise par une importante zonation des communautés végétales. Cette zonation

conduit à la mise en place d'une hétérogénéité spatiale de la distribution de la matière organique à travers le marais salé. Cette hétérogénéité est également temporelle puisque la quantité de matière organique disponible dans un lieu donné évolue tout au long de l'année.

Les espèces végétales les plus productives (*Atriplex portulacoides*, *Elymus pungens* et *Festuca rubra*) sont localisées dans le moyen et le haut-schorre ; ces espèces peuvent produire près de 2 500 g/m² de matière organique par an. Elles fournissent ainsi plus de 90% de la productivité globale des marais salés naturels. Elles ne sont pourtant immergées que lors des marées de vives-eaux, voire pour les communautés situées le long de la digue de mer, lors des marais d'amplitudes exceptionnelles. Par contre, les espèces végétales du bas schorre (*Salicornia* spp., *Suaeda maritima* et *Puccinellia maritima*) sont bien moins pro-



Filet de piégeage des macro-détritus dans un chenal de marais. Au loin, Tombelaine.

ductives mais elles sont tout naturellement immergées bien plus régulièrement (Danais, 1988 ; Levasseur *et al.*, 1993; Bouchard, 1996).

Une fraction très faible de la matière organique produite par les halophytes est exportée directement vers les eaux de la baie sous forme de matériaux flottants. L'utilisation de filets de captage disposés lors des marées de vives-eaux dans les chenaux de drainage a permis d'estimer que moins de 1 % de la production végétale était exportée du marais salé sous cette forme. Le reste de la production se décompose sur place, soit directement sur son lieu de production, soit dans les laines de mer. Sur le sédiment, la matière organique se décompose rapidement : lorsque les conditions sont très favorables, elle disparaît en moins de 30 à 40 jours. Elle profite alors aux invertébrés du milieu et tout particulièrement à *Orchestia gammarellus*. Mais, une part non négligeable de la matière organique produite dans le marais est stockée au niveau de la végétation haute à chiondent sous forme de laines de mer. Les hautes touffes à chiondent s'avèrent être de véritables pièges : elles captent les matériaux flottants qui remontent vers la digue lors des marées de vives-eaux. Les débris végétaux sont alors immobilisés et se décomposent plus lentement en position suspendue. On peut ainsi estimer que la matière organique du marais est rapidement redistribuée au vaste système marais salé-baie lorsqu'elle se décompose dans le bas et le moyen schorre, alors que le recyclage est plus lent dans le haut schorre (Bouchard, 1996).

Ainsi, dans les marais salés « naturels » de la baie, la matière organique potentiellement exportable est produite en très grande quantité, mais le processus de décomposition a un rôle clé dans le fonctionnement de cet écosystème. La matière organique ne peut être exportée vers les eaux côtières que sous des formes dégradées (Troccaz *et al.*, 1994) après avoir subi une fragmentation et une miné-

ralisation sous l'action des micro-organismes.

Les marais salés pâturés

Est ce que le Puccinellietum secondaire du marais pâturé, qui remplace les communautés à *Atriplex portulacoides* et *Elymus pungens* du marais non pâturé, possède le même potentiel de production de biomasse végétale et donc de matière organique ? Le pâturage augmente-t-il les potentialités d'exportation de matière organique ? Il est également intéressant de savoir si la pression de pâturage est bien adaptée au milieu dans un souci d'une gestion efficace des herbues.

Dans les herbues pâturées, la végétation est sans cesse rajeunie par le broutage. Les plantes pâturées peuvent compenser leurs pertes de matériel végétal, voir présenter une plus grande productivité grâce à une stimulation de la photosynthèse par exemple ; on parle alors de surcompensation. Ces mécanismes de compensation sont très complexes et sont dépendants de l'intensité du pâturage (Mc Naughton, 1983). En effet, en conditions de pâturage intensif, le piétinement de la végétation peut entraîner une productivité plus faible. La comparaison de la production primaire de l'herbu avec la production en exclos correspondant à la production témoin du marais nous permet de savoir si la pression de pâturage est bien adaptée au milieu.

Les productions mesurées dans le marais pâturé correspondent essentiellement aux productions de la puccinellie. Il est intéressant de noter que la production du haut-marais est la plus élevée alors que le préférendum écologique de la puccinellie en conditions naturelles est le bas-marais. Le déplacement des potentialités de production de cette espèce sont à mettre en relation avec une histoire de pâturage plus ancienne dans les parties hautes du marais sélectionnant des individus adaptés au broutage et au piétinement (port prostré, tallage, pousses axillaires...). Toutefois, la comparaison des productions de l'herbu avec celles des exclos nous

	Haut-marais	Moyen-marais	Bas-marais
Marais « naturel » (Ferme Foucault)	16.7	19.2	7.9
Marais pâturé (Polder Bertrand)	5.7	3.3	3.1
Marais pâturé en exclos	6.8	9.2	5.7

Productivité des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel (t/ha/an).



Transport de macro-détritus le long de la digue de mer lors d'une marée de vive-eau.

montre que le pâturage dans les herbus face au polder Bertrand a un effet négatif sur la croissance de la végétation. Cette partie de l'herbu est certainement surpâturée ; la charge animale n'est pas adaptée aux potentialités de production de l'herbu. Les nombreuses zones de sol nu confirment cette surexploitation du milieu (voir tableau page précédente, Vivier, 1997).

La majeure partie de la production est consommée par les moutons. Ces productions sont largement inférieures à celles mesurées sur le site non pâturé de la réserve de chasse. En fait, la biomasse végétale dans le marais pâturé est essentiellement sous forme racinaire (90%) alors que dans le marais non pâturé, seulement 8 à 10% de la biomasse se trouve sous forme racinaire pour *Atriplex portulacoides* par exemple. Ce constat est important dans le cadre des échanges de matière organique avec le milieu marin puisque seule les parties aériennes peuvent être exportées. Ces différents résultats sont schématisés dans la figure ci-dessous (Vivier, 1997).

Une part importante de la végétation consommée retourne sur le marais sous forme de fèces et d'urine. A titre d'exemple, on considère que 65 à 95% de l'azote ingéré est excrété dont 85% sous forme d'urine. Une quantité non négligeable de végétation est également arrachée sans être consommée. Fèces et végétation arra-

chée sont déplacés vers les parties hautes de l'herbu ou à proximité de la digue. Seule, une faible partie est donc exportée vers le milieu marin (Vivier, 1997).

Le pâturage, en bloquant les successions au stade Puccinellietum, élimine donc des communautés à fort potentiel exportateur de matière organique telles que l'obione (*Atriplex portulacoides*) et le chiendent (*Elymus pungens*). Cependant, il retarde le phénomène de continentalisation du marais car il maintient une végétation halophile à structure rase ; la végétation ne tient plus son rôle de piège à sédiments et à laisses de mer comme dans le marais naturel. On peut donc prédire que le pâturage à long terme maintient les surfaces d'échange avec le milieu marin en diminuant l'effet rugosité de la végétation mais

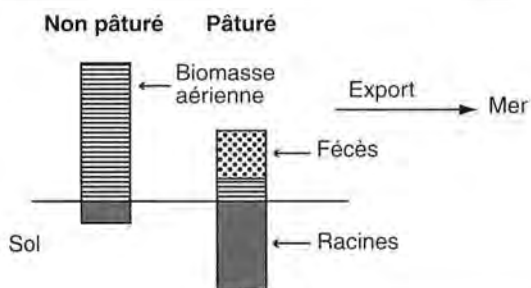
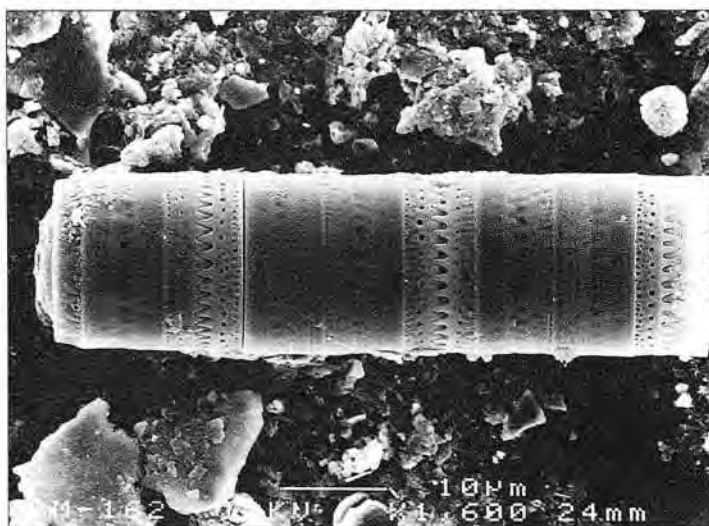


Schéma de la répartition de la biomasse végétale sous l'action du pâturage.

Ces photographies représentent six espèces de diatomées vues en microscopie électronique. Chaque cliché représente non pas une microalgue mais seulement son « squelette » siliceux appelé frustule. Cette frustule est constituée d'une boîte discoïde ou linéaire, comportant deux parties de tailles sensiblement égales (le fond et le couvercle), emboîtées l'une dans l'autre. Chacun de ces éléments se compose d'une plaque plane, bombée, ou gaufrée, ornée de stries ou de lignes de perforations. La juxtaposition de ces pores forme des sortes de cribles ou de très fines grilles qui permettent des échanges permanents entre l'algue et le milieu extérieur.

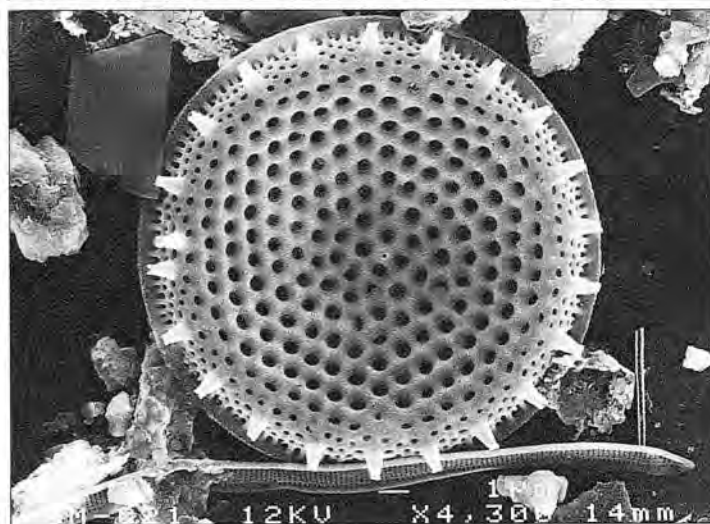
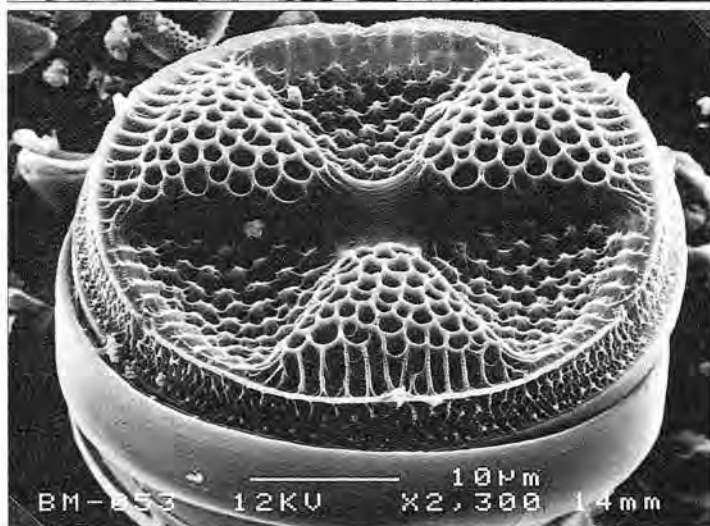


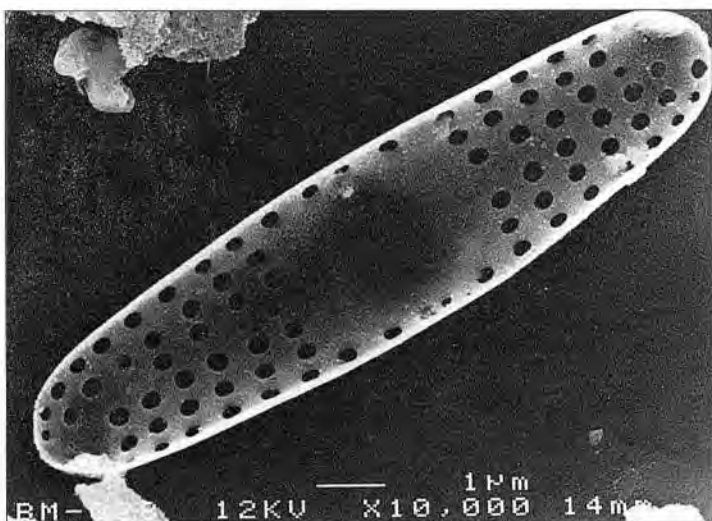
de haut en bas :

Paralia sulcata (Ehrenberg) Kütz :
Espèce marine littorale, répandue
dans les estuaires, fréquente dans
les sédiments des régions tempérées.

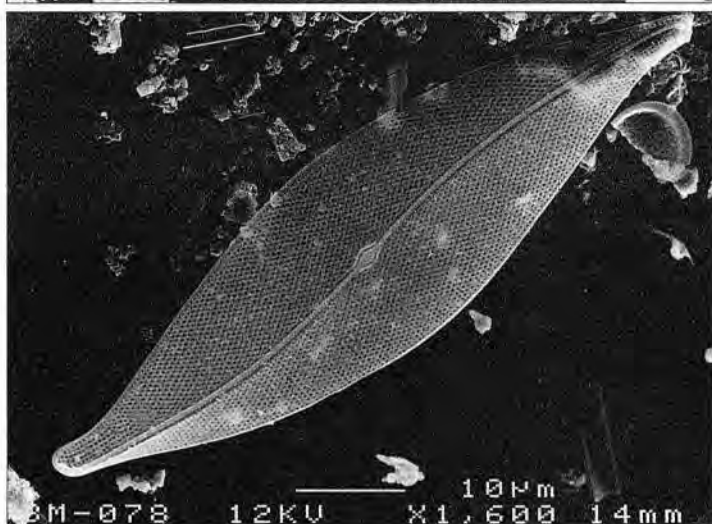
Actinoptychus senarius
Ehrenberg :
Espèce marine, littorale, abondante
dans les sédiments, plus rare
dans les eaux libres. Algue également
fréquente en eaux saumâtres
au niveau des estuaires.

Thalassiosira decipiens
(Grunow ex Van heurk) Jörgensen :
Cette espèce se présente souvent
sous la forme de chaîne
ou les différentes cellules sont
réunies par un lien chitineux.
C'est une espèce côtière
essentiellement planctonique.





Brockmanniella brockmannii (Hustedt)
Hasle et al :
Forme marine à la fois planctonique et benthique, spécialement sur les fonds sableux.



Pleurosigma aestuarii
(de Brébisson ex Kützinger) Wm. Smith :
Espèce côtière essentiellement benthique, très fréquente en baie du Mont Saint-Michel en particulier dans les plaques brunes qui, par moments, tapissent la surface des sédiments.



Melosira Westii W. Smith :
Espèce côtière marine, fréquente dans les sédiments comme en pleine eau. Cette espèce présente la particularité d'être présente en quantité régulière toute l'année.



Fèces et végétation arrachée par les moutons formant des laisses de mer sur les parties hautes de l'herbu.

en contre partie il diminue le potentiel exportateur de matière organique du marais en éliminant les communautés fortement productives.

Productivité des vasières

Par opposition aux herbues, la production primaire des vasières est peu apparente et difficile à cerner. Cette production est constituée par deux types d'organismes se développant sur, ou dans, la couche superficielle des sédiments marins de la zone de balancement des marées : les bactéries et, surtout, les micro algues.

Nous ne disposons pas, pour l'instant, de méthodes fiables et suffisamment rapides pour permettre l'évaluation de la production primaire du microphytobenthos des estrans à l'échelle de la baie. De même la part prise par la production bactérienne est extrêmement difficile à apprécier. En revanche on sait bien reconnaître et dénombrer les micro-algues du sédiment. Il nous faut donc nous contenter de ces approches, certes plus qualitatives, mais dont les résultats sont néanmoins intéressants.

Le microphytobenthos est constitué d'algues microscopiques que l'on ne peut donc pas repérer à l'oeil nu. Sur les estrans

elles trahissent parfois leur présence en formant à la surface du sédiment des plaques colorées, particulièrement évidentes en période printanière et estivale (plaques de couleur jaune-vert en début de printemps et dont la couleur va progressivement tendre au brun-rouge vers l'automne). Le développement d'importantes populations de micro-algues benthiques est étonnant compte tenu de la turbidité de l'eau de mer. En raison de leur position, elles ne peuvent recevoir pendant la marée haute, qu'une part très infime du rayonnement lumineux. Aussi, on fait généralement l'hypothèse que ces algues se développent pour une bonne part, à marée basse en utilisant le rayonnement lumineux intense et l'eau interstitielle contenue dans le sédiment.

A partir des études réalisées en 1994-95 sur six points de l'estran à l'ouest du Vivier, quelques caractéristiques de ces peuplements peuvent être mise en évidence. Le peuplement microphytobenthique des estrans de la baie du Mont est essentiellement et, pour de nombreuses périodes, exclusivement composé de diatomées. Tout au long de l'année, une dizaine d'espèces dominent largement le peuplement et, parmi celles-ci, trois ou quatre espèces composent l'essentiel des organismes. Au cours de l'année et en fonction des points de prélèvement, la densité d'organismes oscille entre quelques centaines et quelques mil-

liers de cellules par gramme de sédiment sec. De plus, la population d'algue subsiste même pendant la période hivernale (avec cependant une diversité spécifique légèrement plus faible) et ne semble pas trop altérée par les phénomènes d'érosion très importants qui se produisent, sur les estrans, en période de tempêtes.

Ces diatomées présentent, malgré leur très petite taille, un squelette siliceux qui permet leur identification, par exemple dans le tractus digestif des mollusques ou des poissons. Nous avons développé cette démarche sur les arénicoles, les coques et les moules de bouchots. Il est ainsi étonnant de constater que les moules de bouchots, pourtant installées au cœur de la lame d'eau, consomment ces algues benthiques, sans doute, remises en suspension par le flot. En revanche, et contrairement à ce que l'on attendait, les moules, du moins dans la partie ouest de la baie, ne semblent pas ingérer de phytoplancton pélagique. La croissance des moules est donc pour une bonne part, liée à la production primaire de la zone côtière.

Par ailleurs, l'étude confirme que les coques et les arénicoles exploitent les micro-algues benthiques de l'estran, et l'on peut penser qu'il en est de même pour la plupart des invertébrés de l'estran.

Ces algues, malgré leur discrétion, jouent un rôle considérable dans le fonctionnement de la baie, puisqu'elles nourrissent directement de nombreux invertébrés benthiques, et certains poissons à divers stades de développement. Elles se trouvent donc probablement à l'origine d'une part significative des chaînes alimentaires de l'espace intertidal.

A l'échelle de la baie....

L'étape suivante et indispensable de cette analyse serait de quantifier les productivités relatives de différents compartiments écologiques de la baie. Ce travail, qui nécessite au préalable l'amélioration des méthodes d'analyse, devrait ainsi permettre de mieux cerner les rôles respectifs des différents écosystèmes dans l'alimentation des réseaux trophiques de la baie.

Bibliographie

BOUCHARD V. 1996 - Production et devenir de la matière organique dans un marais salé européen en système macrotidal. Thèse Université de Rennes 1, 209 p.

DANAIS M. 1988 - Production primaire du schorre et transport de matière organique flottante en baie du Mont Saint-Michel. In : Le HIR et coll.(eds), Etude régionale intégrée du golfe Noamano-Breton, vol. 6, 280 p Contrat IRIEC, DERO-86.27-EL, IFREMER & CEE. p. 146-226.

GEHU J.M. et GEHU-FRANCK J. 1982 - Etude phytosociologique analytique et globale de l'ensemble des vases et des prés salés et saumâtres de la façade atlantique Française. Bull. Ecol., t.13, 4, p. 357-386.

LEGENDRE C. 1986 - Aspects qualitatifs et quantitatifs de la microflore en baie du mont saint-Michel. In : Le HIR et coll.(eds), Etude régionale intégrée du golfe Noamano-Breton, vol. 6, 280 p Contrat IRIEC, DERO-86.27-EL, IFREMER & CEE. p. 84-146

LEVASSEUR J.E., AMELINE M., GRESILLON-LEGEAY L., GUENEGOU M.C., LE GARREC M.J., LE RHUN J. et PEREZ G. 1993 - Physiographie et végétation. In : Comparative studies on salt marsh processes, J.C. LEFEUVRE (ed.), 258 p. Contrat C.E.E. Lab. ESNM, Université de Rennes 1 et M.N.H.N. p. 11-144.

TROCCAZ O., GIRAUD F., BERTU G. & LEFEUVRE J.C. 1994 - Methodology for studying exchanges between salt marshes and coastal marine waters. Wetland ecology and management, 3 (1), p. 37-48.

SAVOURE B. et RADUREAU A., 1996 - Production primaire microphytobenthique en milieu instable et mytiliculture. In : Effect of environmental change on European salt marshes, J.C. LEFEUVRE (ed.), 251 p, p. 182-192.

VIVIER J.P. 1997 - Disponibilité de l'azote dans un marais salé pâturé en baie du Mont Saint-Michel : Conséquences sur les échanges de matière organique. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes I, 250 p.

Virginie BOUCHARD, Alain RADUREAU, Bernard SAVOURE et Jean Paul VIVIER, Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes 1, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex