

▶ Les patelles et la régression des algues brunes dans le Morbihan

Auguste LE ROUX

La disparition des algues brunes (fucacées) sur les estrans rocheux du Morbihan en Bretagne-Sud constitue un spectacle attristant. Les patelles ou berniques (*Patella vulgata*) apparaissent comme les responsables immédiats de ce phénomène, mais l'intensification de leur activité traduit certainement une importante modification dans le fonctionnement de l'écosystème côtier.

Depuis de nombreuses années, lorsqu'on parle des algues marines, c'est pour se plaindre de leur surabondance, des nuisances visuelles et olfactives qu'elles occasionnent, des coûts enfin de leur ramassage et de leur élimination. Nous décrivons ici une situation inverse de raréfaction, voire, d'anéantissement de champs d'algues sur de vastes étendues. Précisons dès à présent qu'il s'agit cette fois d'algues brunes (ou Phéophycées) et non pas des algues vertes (ou Chlorophycées) dont nous évoquons ci-dessus la prolifération.

Petit rappel à propos des algues brunes

Les algues brunes dont il sera question sont les grandes algues (ou macroalgues) que l'on désigne habituellement sous le nom de goémon.

Ces plantes n'ont ni racines ni tige ni feuilles, leur appareil végétatif, appelé thalle dans son ensemble, est de forme très variable. Elles se développent principalement sur les côtes rocheuses où elles s'accrochent au support par un disque ou des crampons qui ne s'y enfoncent pas.

Leur abondance varie largement selon le degré d'exposition de la côte à l'action des

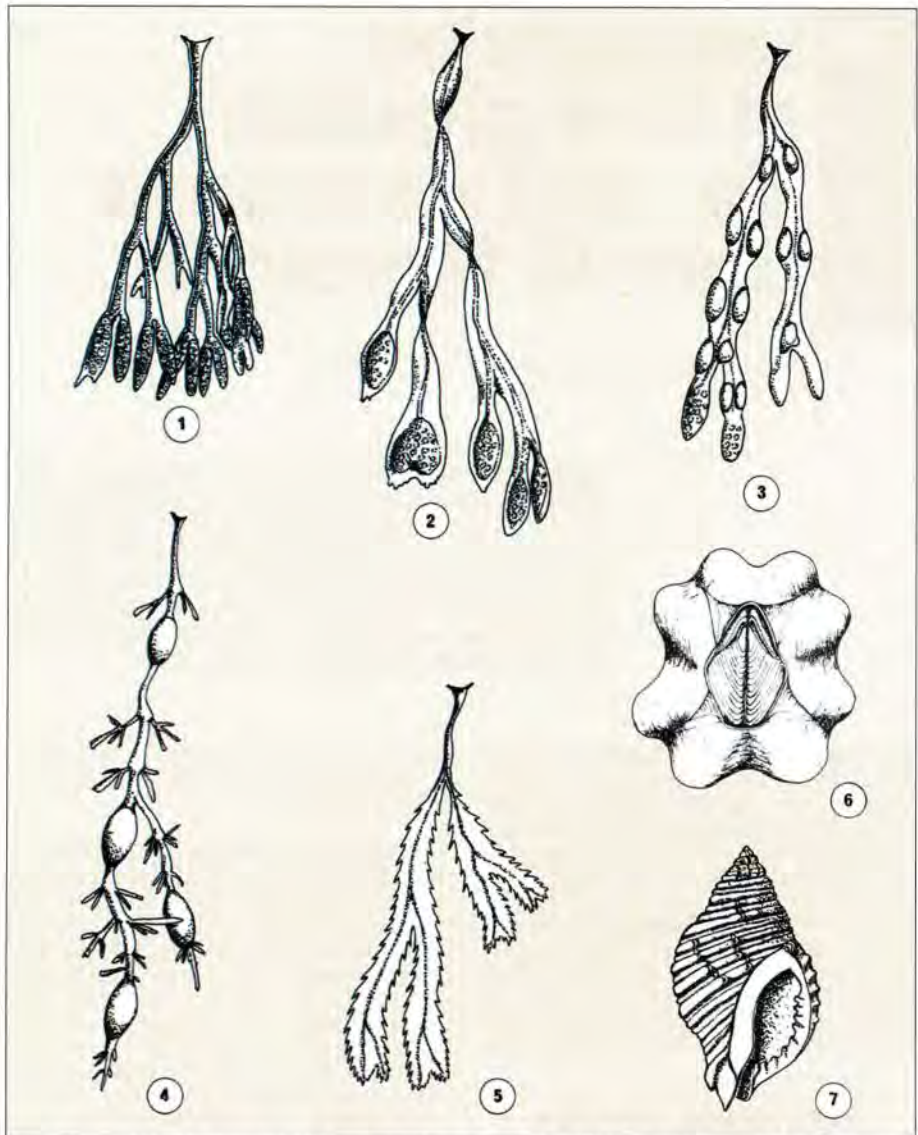
vagues et de la houle, ce qu'on appelle le « mode » de l'estran (partie de la côte soumise à la marée).

Lorsque le rivage est très exposé à l'action mécanique de la mer, ce qui est le cas sur les côtes dites « sauvages » (côte ouest de Quiberon, de Belle-Ile, etc.), on dit qu'on est en mode battu. Les grandes algues ne peuvent alors résister aux forces d'arrachement exercées par l'eau sur la surface des rochers. Ceux-ci, en apparence nus, sont recouverts de balanes (petits crustacés cirripèdes - tout comme les pouces-pieds-munis d'une coquille, également appelés « cravants », « gravants » ou, improprement, « petites berniques »), de berniques vraies (ou patelles, qui sont des mollusques) et de moules principalement.

Lorsque l'estran est soumis à une action de la mer moins brutale, quand il est à l'abri de la houle et des vagues engendrées par les vents dominants, on dit qu'il est en mode calme (ou abrité). Dans ce cas les rochers sont recouverts d'un manteau plus ou moins dense et continu de goémon.

Evidemment, entre ces deux cas extrêmes, il existe une infinité de situations intermédiaires.

Les différentes espèces d'algues brunes sont disposées du haut en bas de l'estran



Quelques-unes des espèces évoquées dans l'article. 1- *Pelvetia canaliculata* ; 2- *Fucus spiralis* ; 3- *Fucus vesiculosus* ; 4- *Ascophyllum nodosum* ; 5- *Fucus serratus* ; 6- *Elminius modestus* (balanes d'origine indo-pacifique) ; 7- pourpre, Thais (*Nucella lapillus*). Les échelles sont différentes selon les espèces.

de manière très caractéristique, constituant des ceintures successives mais susceptibles de s'interpénétrer plus ou moins profondément.

On reconnaît, à partir du haut de l'estran, les espèces suivantes aisément identifiables qui appartiennent à la famille des Fucacées :

- la pelvétie (*Pelvetia canaliculata*)
- le fucus spiralé (*Fucus spiralis*)
- l'ascophylle (*Ascophyllum nodosum*) ou le fucus vésiculeux (*Fucus vesiculosus*), ces

deux espèces occupent la même bande de l'estran, l'ascophylle étant prédominante en mode très calme et le fucus vésiculeux en mode plus exposé.

- le fucus denté (*Fucus serratus*)

Les deux premières ceintures sont étroites (un ou deux décimètres de dénivellée), la troisième occupe une très large bande de l'estran, au-dessus du fucus denté, lui-même disposé au-dessus des laminaires et d'autres espèces qui ne découvrent que partiellement aux marées de vive eau.

Ces grandes algues captent l'énergie lumi-

neuse et assurent l'essentiel de la production de matière vivante ou production primaire de l'estran. Elles constituent, à l'échelle des invertébrés avec lesquels elles cohabitent, une véritable forêt ; mais ce terme, hormis lorsqu'il s'applique aux espèces géantes comme les *Macrocystis*, ne convient guère pour désigner la formation végétale qui nous intéresse et, symétriquement au « hallier » du domaine terrestre, nous proposons de l'appeler « thallier. »

Ce thallier, source de nourriture pour certaines espèces dites phytophages, notamment des littorines obtuses (*Littorina obtusata* et *L. mariae*) modifie radicalement les conditions de vie sur l'estran, surtout à basse mer.

Le tapis de goémon protège alors les espèces végétales et animales qu'il recouvre contre la dessiccation, les variations excessives de température et de salinité, l'action nocive des rayons ultra-violets etc.). Il soustrait également de nombreuses espèces (crabes, poissons, mollusques etc.) à la vue des prédateurs (surtout les oiseaux comme les goélands). Il en résulte que tout un cortège d'espèces phytophages, prédatrices, filtreuses, libres ou fixées, dont il serait trop long de donner la liste, vit dans le thallier et participe aux

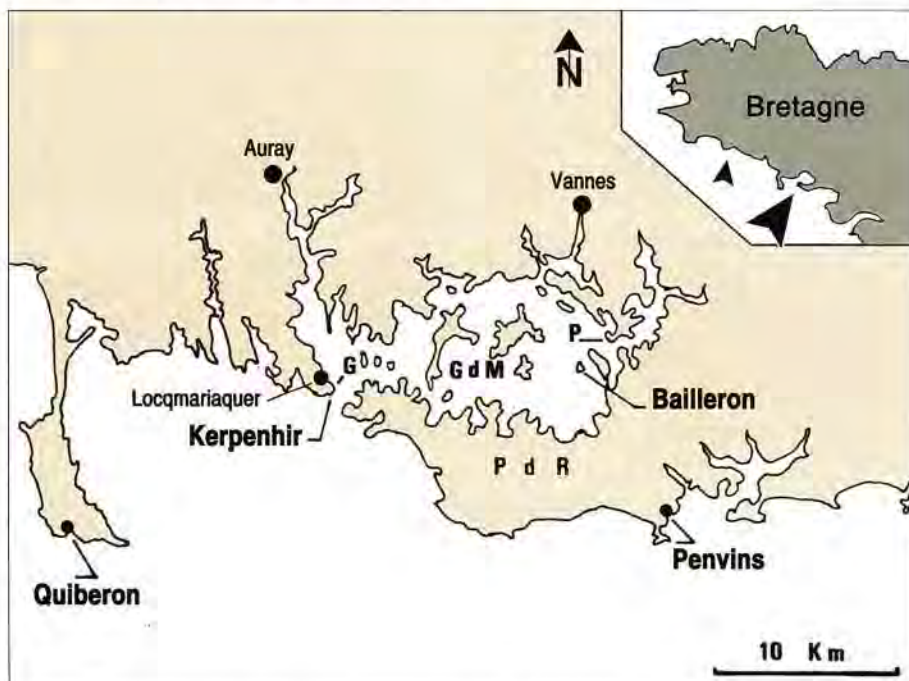
échanges avec la colonne d'eau lorsqu'elle est présente.

Enfin, décrochées de leur support ou sectionnées par les brouteurs, les algues s'accumulent en haut de l'estran sous forme de « laisses de mer ». Elles servent alors de fourrage aux puces de mer (*Orchestia*, *Talitrus*) qui à leur tour seront la proie des poissons et d'oiseaux terrestres ou limicoles.

La couverture d'algues apparaît donc comme un élément de stabilité, de diversité et de richesse, de la plus haute importance pour les estrans rocheux.

Diminution ou disparition de la couverture algale

La première régression de la couverture algale qui ait attiré notre attention s'est produite à Brigneau (pointe de Beg Morc'h et anse de Stank ar Cherc'ho à l'ouest de l'entrée de la ria) en Moëlan-sur-Mer, Sud Finistère, entre 1980 et 1985. Par ailleurs, depuis une, voire deux décennies, nous constatons sur des estrans rocheux du Morbihan, notamment à Penvins et à



Localisation des lieux étudiés. G, tourelle du Goëmorent ; GdM, Golfe du Morbihan ; P, Pêchit ; PdR, presqu'île de Rhuys. Sur la carte de Bretagne, la grande flèche pointe vers le golfe du Morbihan, la petite vers la côte de Brigneau.

Locmariaquer, une réduction de la continuité et de l'épaisseur de la couverture algale. Ces phénomènes, non quantifiés, pouvaient apparaître comme une perception subjective des faits ou des processus cycliques et réversibles. Or tel n'est pas le cas et, au fil des années, ils progressent sans qu'aucun indice d'un retour à l'état initial ne se manifeste.

Pour décrire les faits d'une manière plus précise, nous évoquerons le cas de trois sites morbihannais : l'estran de l'île Bailleron à Saint Armel, dans la partie est du golfe du Morbihan, la pointe de Kerpenhir en Locmariaquer et la pointe de Penins à Sarzeau.

L'estran ouest de l'île Bailleron

La houle ne pénètre pas dans le golfe du Morbihan et les vents dominants de secteur ouest n'exercent leur action que sur une étendue réduite d'eau (2,5 km de large) avant d'atteindre l'île Bailleron, ils ne soulèvent que des vagues de 1 à 2 mètres de hauteur maximale.

L'estran ouest de l'île est en conséquence en mode calme et l'ascophylle y domine largement sur le fucus vésiculeux. Lorsque l'épaisseur du manteau est maximale, on enregistre des poids de 15 à 25 kg (poids frais) d'algues au mètre carré. Ce thallier d'ascophylles est bosselé de roches et, au niveau des têtes les plus saillantes, la couverture algale est mince, instable, voire absente temporairement.

Sur deux ouvrages artificiels, l'embarcadere et la retenue d'eau de mer (cf. fig. ci-contre), les peuplements en ascophylles et fucus vésiculeux ont toujours été faibles mais continus et quelque peu instables cependant. Ces constructions ainsi que la partie moyenne de la petite cale ont été densément colonisées par les huîtres du Pacifique (huîtres creuses = *Crassostrea gigas*) dès les années 80.

Telle était la situation jusqu'en l'an 2000 comme l'atteste une vue aérienne de l'île qui fait cependant apparaître quelques petites taches dénudées à la pointe ouest.

En novembre 2003, on constate que la situation a sensiblement évolué. Il est possible de la résumer en disant que toutes les parties saillantes de l'estran ouest et sud-ouest sont totalement dégarnies d'asco-



Plan de l'île Bailleron, emplacement des principales constructions. 1, embarcadere ; 2, petite cale ruinée ; 3, retenue d'eau de mer ; 4, pointe ouest de l'île ; 5, vasière. Le pointillé le plus proche de la terre indique la ceinture de *Pelvetia* (discontinue) ou la limite supérieure de *Fucus spiralis*. Le pointillé au large est la limite inférieure de *Fucus serratus*. Les taches noires représentent les pointements rocheux sans fucacées et plus ou moins colonisés par les huîtres. Les flèches indiquent les parois verticales des ouvrages artificiels occupées par les huîtres.

phylls et occupées plus ou moins densément par des huîtres, auxquelles s'ajoutent des balanes (surtout *Elminius modestus*), des patelles (*Patella vulgata*) et des pourpres (Thais = *Nucella lapillus*) principalement (cf. pl. 1, photos 1, 2 et 3, p. 6). Ces surfaces apparaissent comme autant de clairières dans la couverture végétale.

Dans ces clairières, un élément très constant et caractéristique attire l'attention : ce sont des touffes d'ascophylles réduites à leurs bases, longues de 1 à 2 décimètres environ, souvent dressées d'où leur aspect « en brosse » (pl. 1, photos 1-4). La partie terminale de ces restes de thalles laisse apparaître, sur de plus ou moins grandes étendues, le parenchyme jaune de la plante qui semble avoir été usée par frottement sur la roche ou partiellement grignotée. Ces traces s'observent aussi, mais

moins fréquemment, à l'extrême base des thalles. Des groupes plus ou moins serrés de patelles peuvent exister dans les clairières (cf. pl. 1, photo 2) et plus fréquemment en bordure, près de la limite des ascophylles (cf. pl. 1, photo 3).

Quelques unes de ces touffes subsistent dans la clairière même (Pl. 1, photos 3 et 4) mais généralement elles sont situées à la frontière entre le thallier et la zone dépourvue d'algues. A première vue, elles rappellent, blessures en plus, les formes rabougries que l'on rencontre au sommet de la ceinture d'ascophylles.

Notons également que les fucus et ascophylles de l'embarcadère et de la retenue d'eau de mer sont pratiquement éliminés sauf dans les parties les plus proches de terre.

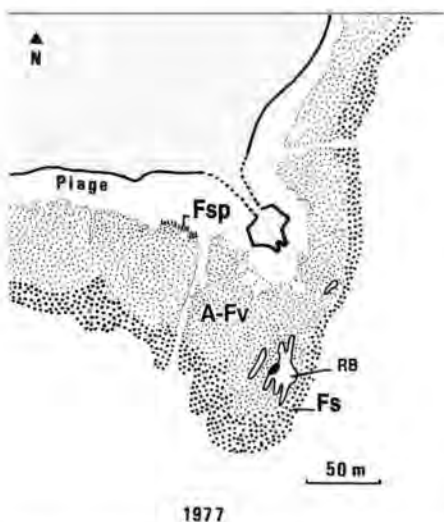
La pointe de Kerpenhir

Jusqu'au milieu de la décennie 1990 la pointe de Kerpenhir était intéressante du point de vue pédagogique en ce sens qu'elle présentait la juxtaposition d'une crête rocheuse en mode battu flanquée à

l'est et surtout à l'ouest par des étendues en mode plus calme. Le mode battu s'explique ici par le fait que l'entrée du golfe du Morbihan est parcourue par des courants violents qui produisent un clapot vigoureux lorsque le vent souffle dans un sens qui leur est opposé.

Les effets de cette agitation se font sentir sur les reliefs les plus saillants de l'estran où les roches sont couvertes de balanes et, dans les parties plus basses, de moules. Une moulière située immédiatement à l'ouest des rochers battus, occupait une étendue plus ou moins grande selon les années.

Le plan incliné situé à l'ouest de ces rochers portait un thallier pratiquement continu d'*Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus* et *F. serratus*, excepté sur les pans de roche particulièrement lisses ou pentus, les fonds de sillons garnis de blocs instables, les zones soumises à l'abrasion par les galets et quelques flaques permanentes. A ces algues était associé un cortège d'espèces végétales (*Polysiphonia lanosa*, *Cladophora rupestris*, *Chondrus crispus*, etc.) et animales (spongiaires, hydraires et bryozoaires fixés, trochidés, patelles, littorinidés, isopodes, amph-



La pointe de Kerpenhir. Régression du revêtement algal entre 1977 et 2000 d'après photos aériennes. Fsp, *Fucus spiralis* ; les ceintures à *Pelvetia* et *F. spiralis* sont éliminées au pied du belvédère par l'abrasion due au sable de la plage. A-Fv, ceinture d'*Ascophyllum* et *Fucus vesiculosus* ; Fs, ceinture de *Fucus serratus* ; B, belvédère ; RB, rochers en mode battu, dépourvus de fucacées en 1977 ; SV, statue de la Vierge à l'enfant. Le cercle au sud ouest du belvédère indique l'emplacement du dernier lambeau relativement continu du manteau d'*Ascophyllum* subsistant en décembre 2003 et du « front » de patelles (pl. 2, photo 1, p. 7). Le cercle à l'est du belvédère indique l'emplacement du champ d'ascophylles fragmenté (pl. 2, photos 3 et 4). Les bancs de moules sont figurés en noir.



Planche 1. Côte ouest de l'île Bailleron, fin novembre début décembre 2003. De gauche à droite et de haut en bas :

1. Pointe ouest de l'île. L'extrémité rocheuse se situe dans la partie supérieure de la ceinture de *Fucus serratus*. Les huîtres sont souvent en position dressée. Des touffes en brosse d'*Ascophyllum* apparaissent à l'angle supérieur du manteau qu'elles constituent, à gauche.

2. Clairière dans le manteau d'*Ascophyllum*. Les touffes en brosse, à la limite de la zone dénudée, apparaissent en vert sombre. La coloration jaune du reste du champ algal est due aux organes reproducteurs. La population de patelles est dense mais distribuée en agrégats. La surface rocheuse elle-même est pratiquement nue.

3. Le front patelles-fucacées sur la petite cale. On notera la densité des patelles à proximité des touffes d'algues et la dispersion des huîtres sur l'espace situé en arrière du front.

4. Touffe en brosse dont la plupart des éléments sont sectionnés à la base, ceux qui subsistent ont perdu leur épiderme et laissent apparaître le parenchyme jaune.

Planche 2. Estran de la pointe de Kerpenhir, décembre 2003. De gauche à droite et de haut en bas.

1. Dernier vestige presque continu de la ceinture d'*Ascophyllum-Fucus vesiculosus*. Au premier plan, sur les deux tiers gauche, la pierre récemment dégarnie de ses algues est pratiquement nue, hormis les patelles. Sur un tiers droit, des balanes et quelques huîtres colonisent la roche.

2. La moulière et, légèrement au-dessous, les roches recouvertes d'huîtres, au sud de la statue de la Vierge.



3. Aspect typique d'une population dense d'huîtres, couverture de balanes sur les roches, patelles discrètes mais bien présentes.

4. La moulière. Paquets solidement ancrés dans les fissures, rocher recouvert de balanes, quelques huîtres et des patelles (en bas) au milieu de leur domaine intensément brouté.

5. Touffe en brosse d'*Ascophyllum* encerclée par un cordon serré de patelles. Noter les taches jaunes sur les extrémités des thalles à droite et la nudité de la roche.

6. Le « dernier carré » d'une touffe d'*Ascophyllum*. La couche chlorophyllienne superficielle des thalles est enlevée, ce qui fait bien apparaître le parenchyme de couleur jaune.

podés, décapodés, poissons, etc.) classiques dans ce type de milieu.

Balanes sur roche et valves d'huîtres n
Macroalgues 0

Dès le début de la décennie 1990, le tapis algal donnait des signes de régression qui devenaient plus évidents et inquiétants entre 1995 et 2000.

En l'an 2000 (cf. fig. p. 5, "2000") une vue aérienne du site révèle une extension considérable de la zone dénudée autour des rochers battus ainsi qu'à l'ouest dans la partie moyenne et basse de la ceinture d'*Ascophyllum-Fucus vesiculosus*. La réduction du thallier en surface est de l'ordre de 40 % et probablement bien supérieure en termes de biomasse algale. La moulière s'est étendue dans la zone la plus exposée et s'est implantée sur les rochers à l'ouest.

En novembre 2003 (pl. 2, p. 5, photos 1 et 2), à l'ouest de la crête en mode battu et au-delà des limites de la figure 4 de la page 5, sur une distance de 400 mètres environ, les fucacées ont disparu hormis quelques lambeaux du côté terre et des restes, bien éclaircis, de la ceinture de *Fucus serratus* au bas de l'estran. Les flaques et les zones de ruissellement sont occupées par des sargasses (*Sargassum muticum*) à l'état de « souches » comme il est normal à la fin de l'automne. La moulière s'est considérablement développée, occupant les points les plus saillants, auxquels elle confère une couleur sombre qui tranche avec le reste de l'estran blanchi par la présence dense des huîtres (*Crassostrea gigas*) et des balanes.

L'estran s'est donc radicalement métamorphosé et la toison vert sombre dont il était auparavant revêtu a fait place à une surface d'aspect que l'on qualifierait volontiers de lunaire, n'était la présence de la communauté animale qui la recouvre. En apparence, il est passé d'un mode calme à un mode battu.

La densité des huîtres atteint son maximum au niveau du tiers inférieur de l'exceinture d'*Ascophyllum*. Elles y sont disposées selon un maillage constitué de plaques de quelques décimètres réunies, plus ou moins régulièrement, par des cordons. Les vides de la maille sont occupés par des balanes et des patelles. A titre d'exemple, un comptage dans un carré 25 cm de côté donne le résultat ci-dessous.

<i>Crassostrea gigas</i> (85% de la surface)	26
<i>Patella vulgata</i>	4
<i>Littorina littorea</i>	6
<i>Mytilus edulis</i> de 1 à 2 cm	10
<i>Thais lapillus</i>	1

Les huîtres sont également présentes, mais moins densément, dans la ceinture de *Fucus serratus* où elles se concentrent sur les têtes de roches les plus élevées. Au sud ouest du belvédère subsiste une tache relativement continue d'*Ascophyllum* de la partie haute de la ceinture (pl. 2, photo 1), elle est en continuité vers le sud avec une surface rocheuse intégralement décapée sur laquelle on observe cependant de nombreuses patelles (80 ind. m²), un fort recrutement de *Littorina littorea* (800 ind. m²), des groupes de *Monodonta lineata*, quelques *Gibbula umbilicalis* et des taches délavées de rhodophycées (algues rouges) incrustantes (*Hildenbrandia* ?). Ces dernières, avec la nudité générale de la roche, témoignent du fait que la disparition des fucacées est probablement récente ici.

A la limite de la plaque d'ascophylles on note, comme à Bailleron, la présence de touffes à thalles courts portant à leur extrémité les marques jaunes déjà décrites. Les patelles sont nombreuses le long de ce front, distribuées de manière agrégative (14 individus dans un carré de 25 x 25 cm dont 6 ind. dm²).

Le brouteur habituel des ascophylles, *Littorina obtusata*, est présent dans le thallier mais à une densité inférieure à 10 ind. m²

A l'est du belvédère le relief est vigoureux, le manteau d'ascophylles est réduit à des touffes courtes et dispersées. Les images que l'on y observe sont importantes pour l'interprétation du phénomène qui nous intéresse : chaque touffe d'ascophylles est littéralement encerclée par de très nombreuses patelles disposées en cordons serrés. La photo 5 de la planche 2 fournit un exemple de cette situation : la touffe ovoïde, mesure 85 x 39 cm dans ses dimensions maximales. Le comptage de la faune qui lui est associée (cadre de la photo) révèle la présence de :

<i>Patella vulgata</i>	160
<i>Monodonta lineata</i>	22
<i>Gibbula umbilicalis</i>	50 dont 30 juvéniles
<i>Littorina obtusata</i>	5
<i>Littorina littorea</i>	3
<i>Thais lapillus</i>	9
<i>Crassostrea gigas</i>	2

Si les cinq premières espèces sont, à des titres divers, des mangeurs d'algues, la patelle avec 160 individus de grande taille, représente le consommateur potentiel le plus important. Sur l'ascophylle, les traces

jaunes, correspondant à la disparition de la couche chlorophyllienne superficielle, sont bien apparentes aux extrémités des thalles. Elles sont encore plus nettes sur la photo 6 de la planche 2 où le végétal, réduit à sa plus simple expression, compte dans ses environs immédiats (le pointement rocheux) 25 patelles.

En décembre 2003, la ceinture d'*Ascophyllum nodosum*-*Fucus vesiculosus* ainsi que la majeure partie de la ceinture de *F. serratus* ont disparu à la pointe de Kerpenhir et l'estran qui lui fait suite vers l'ouest sur plus de 300 m.

Au-delà et jusqu'aux Pierres Plates, ce sont les pointes rocheuses les plus avancées dans la mer qui sont dénudées. Le même constat est valable côté golfe du Morbihan, au nord de Kerpenhir, jusqu'après de la tourelle du Goémorient (cf. fig. p. 3).

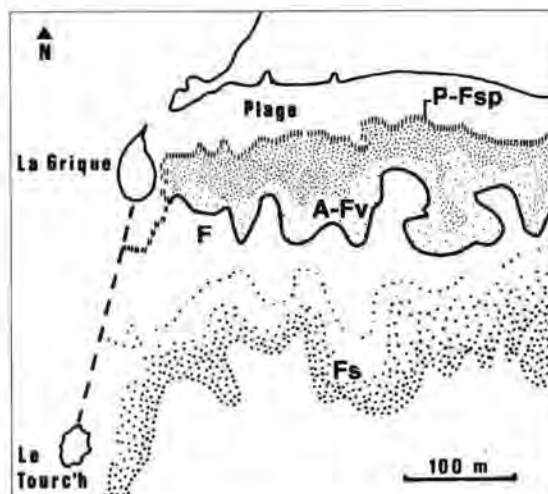
Dans les espaces où les algues ont été éliminées s'établit une communauté dont la production primaire se limite à celle des microalgues de surface (microphytobenthos) qui représentent une biomasse extrêmement faible et sujette à de fortes variations saisonnières ainsi qu'à quelques algues rouges comme *Laurencia pinnatifida* apparemment peu consommées. La communauté animale (macrofaune) se réduit à seulement une dizaine d'espèces parmi lesquelles les patelles, les monodontes, les littorines et les gibbules exploitent les algues ci-dessus et interdisent la recolonisation par les fucacées. Les balanes (1 à 5 espèces), les huîtres et les moules sont quant à elles des suspensivores qui se nourrissent du seston (végétaux, animaux microscopiques et détritus en suspension dans l'eau). Le seul prédateur d'importance est le pourpre *Thais lapillus*.

La pointe de Kerpenhir ayant été souillée par du pétrole suite au naufrage de l'Erika au début de l'an 2000 et ayant fait l'objet de nettoyages ponctuels dont l'intensité et la localisation précise ne sont pas connues, nous avons effectué des observations complémentaires sur un troisième site : la pointe de Penvins.

La pointe de Penvins

Sur le pourtour de la pointe proprement dite (roche du Tourc'h), la ceinture de *Fucus serratus* reste bien représentée sur la partie basse de l'estran. Par contre, la ceinture d'*Ascophyllum-Fucus vesiculosus*

naguère discontinue côte ouest (en mode battu) mais bien présente à l'est, a totalement disparu. L'espace ainsi laissé libre est occupé par la communauté habituelle : huîtres (*Crassostrea gigas*), balanes, patelles et moules.

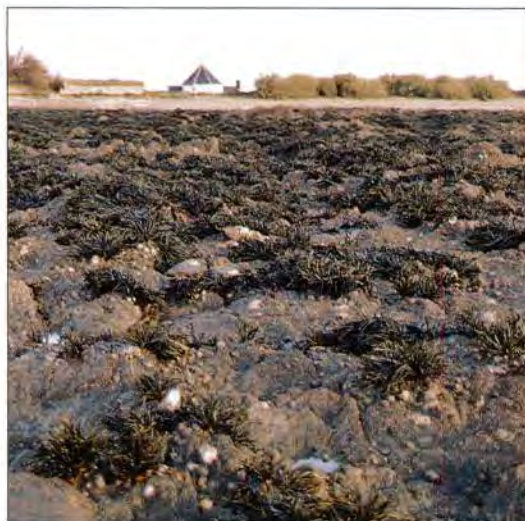


Pointe de Penvins, représentation schématique des ceintures d'algues en février 2004. P-Fsp, *Pelvetia* et *Fucus spiralis* ; A-Fv, *Ascophyllum-Fucus vesiculosus* ; Fs, *Fucus serratus* ; F, limite vers le large, du front patelles-ascophylles. Le tireté gras représente symboliquement la barre rocheuse qui unit le Tourc'h à la Grique et protège l'estran représenté vis-à-vis des vagues et de la houle d'ouest. L'espace blanc entre les *Fucus serratus* et le front est dépourvu de fucacées, le pointillé qui le parcourt figure l'ancienne limite entre ascophylles et *Fucus serratus*. C'est principalement au sud de cette ligne que l'on observe les patelles revêtues de *Ralfsia*. Le gisement d'huîtres n'est pas représenté, il occupe l'essentiel de l'espace en blanc.

À l'est de la pointe et donc sur un estran abrité, environ la moitié inférieure de la ceinture d'*Ascophyllum-Fucus vesiculosus* est éliminée.

Partant du bas vers le haut de l'estran on traverse successivement :

- la moitié inférieure de la ceinture de *Fucus serratus* présente un degré de couverture proche de 100% ;
- une zone de *Fucus serratus* de plus en plus dégradée où les patelles sont peu abondantes de même que les huîtres (*Crassostrea gigas*) installées principalement sur les pointements rocheux ;
- ensuite un large espace pratiquement





- ▲ **Planche 4. De gauche à droite et de haut en bas :**
1. Ile Berder, golfe du Morbihan. Etat d'une surface rocheuse avec un reliquat d'ascophylles encerclé par un front de patelles le 23 mai 2004.
 2. Même site le 14 septembre 2004 ; toutes les algues ont disparu, les patelles sont toujours très nombreuses sur leur emplacement initial. Flèches = bloc rocheux caractéristique.
 3. Trace de broutage superficiel sur un thalle d'ascophylle, les sillons correspondant aux grandes dents de la radula sont bien apparents.
 4. Radula de patelle : les grandes dents de la bande médiane (2 larges dents à 3 pointes sur les côtés, 4 dents simples au milieu) se distinguent nettement tandis que, en marge sur les bandes claires, 3 dents peu saillantes sont à peine visibles (bande brune médiane d'environ 0.5mm de large).
 5. marque de broutage profond sur un thalle d'ascophylle, les grandes indentations correspondent au passage de la radula et leur striation à celui des dents, principalement les quatre dents disposées en croc. Photos 3, 4 et 5 : A. Le Roux et E. Goubert (UBS).

- ◀ **Planche 3. Estran abrité à Penvins, février 2004. De gauche à droite et de haut en bas.**
1. Vue d'ensemble de l'estran prise à partir du niveau des *Fucus serratus*. On note la forte densité du recouvrement par les huîtres dans l'espace dégarni d'algues. Au second plan, le reliquat de ceinture d'ascophylles constitue une bande sombre.
 2. Le front patelles-ascophylles très profond ici. On remarque les touffes d'ascophylles en brosse à proximité desquelles se regroupent les patelles. Les huîtres sont éparpillées et la roche densément recouverte de balanes.
 3. Recouvrement total de la roche par les huîtres en haut de l'ex-ceinture de *Fucus serratus*, patelles nombreuses et recouvertes de *Ralfsia*.
 4. Même niveau que la photo précédente. Roches densément colonisées par les balanes, patelles recouvertes de *Ralfsia* brouté par *Littorina littorea* (flèches).
 5. Touffes d'ascophylles en brosse du front. La disparition de la majeure partie des algues est récente et des restes de l'éponge orangée *Hymeniacidon perleuve* recouvrent encore la roche.
 6. Ascophylle brouté au sommet des thalles et à la base.

dépourvu de fucacées qui correspond à la partie supérieure de la ceinture de *Fucus serratus* éliminée et une large moitié inférieure de celle d'*Ascophyllum*. Dans la partie basse, les huîtres sont très abondantes, souvent empilées, les patelles sont également nombreuses (cf. tableau, p. 13) et presque toutes porteuses de l'algue encroûtante noire *Ralfsia verrucosa* plus ou moins broutée. Fréquemment, elles sont chevauchées par le bigorneau *Littorina littorea*, voire par de jeunes patelles qui se nourrissent du *Ralfsia*. Cette algue ne s'observe plus sur les huîtres ni sur les rochers, ce qui résulte probablement du broutage intense auquel ils sont soumis. Dans la partie haute, les *Ralfsia* sont moins abondants de même que les *Littorina littorea*. Enfin, juste quelques mètres avant les premières touffes d'ascophylles, les huîtres deviennent très dispersées et les rochers sont garnis de balanes ;

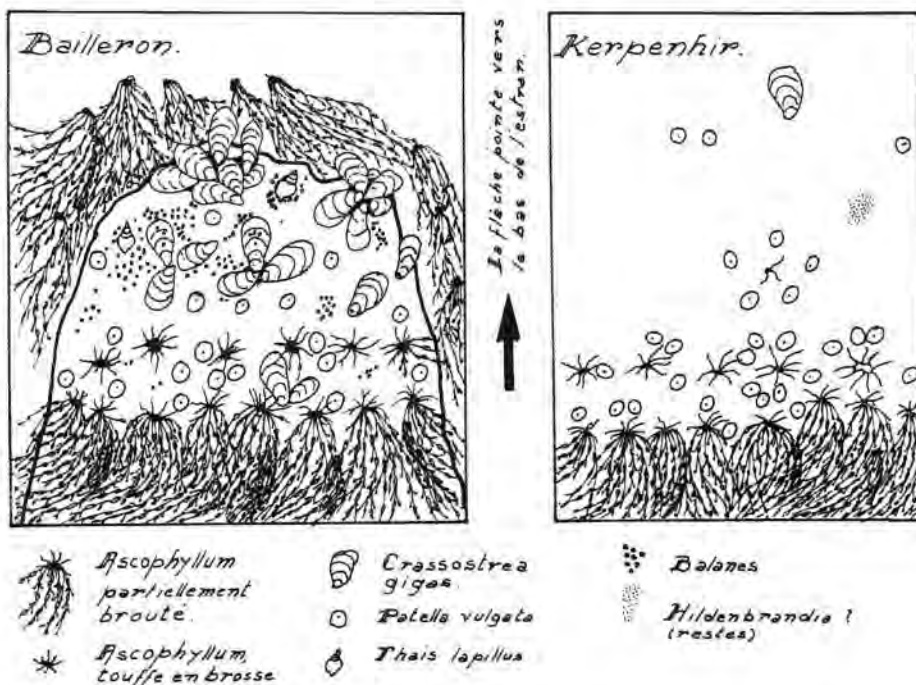
- on atteint enfin la moitié supérieure de la ceinture d'ascophylles qui est caractérisée, lorsqu'on va du bas vers le haut, par un allongement et une densification des thalles.

A la base, sur une largeur de plusieurs mètres (pl. 3, photo 2, p. 10), la longueur des premières touffes isolées (touffes en

brosse), généralement très bien circonscrites, varie de 10 à 30 cm environ. Ces thalles présentent très fréquemment des blessures à leur apex ainsi qu'à leur base pour ceux situés en périphérie des touffes lesquelles en sont notablement fragilisées (pl. 3, photo 6). C'est à ce niveau que l'on observe les plus fortes densités de patelles (jusqu'à 20.6 individus par carré de 25 cm de côté, soit environ 300 ind. m²), toujours à proximité des ascophylles: c'est le front.

La longueur des thalles ainsi que leur densité augmente progressivement en allant du front vers le haut de l'estran. Cependant, une couverture complète des rochers n'est atteinte qu'au bout de 20 à 30 m et même dans ce cas la couche d'ascophylles demeure mince car de nombreux thalles sont sectionnés. La densité des patelles, par contre, décroît (cf. tableau de la p. 13). On trouve cependant dans les espaces dénudés, de quelques décimètres carrés, des groupements de 10 à 13 individus par carré de 25 x 25cm.

L'évolution de la biocénose intertidale et son appauvrissement dramatique, observés à Penvins sont tout à fait comparables à ceux décrits pour Locmariaquer.



Le front patelles/ascophylles, vu de dessus, sur un pointement rocheux à Bailleron et à Kerpenhir (schématique).

	A (n = 10)	B (n = 10)	C (n = 5)
<i>Patella vulgata</i>	6.1 (±1.24)	15.2 (±1.10)	6.2 (±0.40)
<i>Littorina littorea</i>	0.3 (±0.23)	0.7 (±0.42)	2.4 (±1.2)
<i>Crassostrea gigas</i>	0.2 (±0.14)	3.5 (±0.85)	33.2 (±2.50)
<i>Littorina obtusata</i>	0.4 (±0.23)	0.4 (±0.28)	0.0
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0.0	0.2 (±0.14)	0.4 (±0.3)
<i>Gibbula pennanti</i>	0.0	0.1 (±0.10)	0.0
<i>Monodonta lineata</i>	0.1 (±0.10)	0.1 (±0.10)	0.0
<i>Thais lapillus</i>	0.1 (±0.10)	0.5 (±0.17)	1.2 (±0.44)
<i>Mytilus edulis</i>	0.3 (±0.32)	0.0	0.0

Nombre moyen de mollusques recensés par carrés de 25 x 25 cm. A : dans la partie haute de la ceinture d'ascophylles ; B : sur le front ascophylles-patelles (carré centré sur une touffe en brosse.) ; C : sur le banc d'huîtres.

Ainsi donc, dans les trois sites prospectés, on observe à la périphérie des zones dénudées des concentrations de patelles formant un front plus ou moins continu à proximité de touffes d'ascophylles en brosses, éventuellement encerclées, situées à la limite du champ d'algues sub-sistant (cf. fig., p. 12).

Quel coupable ?

Les patelles sont décrites, classiquement, comme des animaux sédentaires, « brou-teurs de surface » voire « brou-teurs micro-phages » (Jenkins & Hartnoll, 2001), qui s'alimentent en consommant la mince pellicule (biofilm) composée d'algues unicellulaires ou de jeunes pousses de grandes algues, mêlées à divers invertébrés, qui tapisse la surface rocheuse de leur petit territoire (cf. Hill & Hawkins, 1991). Seraient-elles aussi responsables de la consommation et de l'élimination de la couverture de goémon ? Leur abondance comme leur disposition à proximité des touffes d'algues le donnent à penser et, effectivement, dans une publication de 1948, regrettamment méconnue, Fisher-Piette, suite à des études réalisées dans la région de Dinard, décrit le brou-tage des grandes algues (*Ascophyllum* et *Fucus*) par ces mollusques.

Contrairement à l'opinion communément admise, Fisher-Piette considère que les

berniques consomment en priorité les grandes fucacées et ne se rabattent sur le biofilm que lorsqu'elles viennent à manquer. Ces algues sont même, selon lui, celles qui sont susceptibles d'assurer la plus grande « prospérité » (rapidité de croissance, longévité, turgescence, précocité de maturité sexuelle) des patelles. Il observe et figure les marques du brou-tage sur les ascophylles, donne les caractéristiques des excréments qui en résultent, signale l'élimination des touffes de goémon encerclées, la formation de clairières et décrit le front des mollusques à proximité des algues, bref, tous les éléments qui nous sont apparus sur la côte morbihannaise. Il semble cependant que dans les environs de Dinard les fucacées n'aient été éliminées que sur de petites surfaces (quelques mètres carrés ?).

Southward & Southward (1978) rapportent également que des fronts très étendus de berniques dévorant les fucus se sont constitués sur les rochers de la Cornouaille britannique entre 1971 et 1977, dans le cadre un peu particulier des séquelles de la marée noire du Torrey Canyon. Ces auteurs observent de petites berniques (longueur <20 mm) sur les frondes des algues. A Penvins également de tels jeunes individus se rencontrent sur les thalles des ascophylles auxquels ils adhèrent très faiblement, ce qui les rend particulièrement vulnérables aux prédateurs.

L'action des berniques est aussi attestée par les traces très caractéristiques que leur radula (sorte de très longue râpe cornée, insérée sur le plancher buccal et servant à l'arrachement, voire à la mastication de la nourriture, cf. pl.4) grave sur les algues. La radula des patelles possède en effet, outre de faibles dents marginales transparentes, des rangées de six puissantes dents brunes, saillantes, dont quatre dents simples dans la partie médiane, disposées comme les fourchons d'un croc de jardinier. La radula dans son ensemble provoque des entailles semi circulaires dans lesquelles apparaissent de profondes scarifications dues principalement au passage des dents simples (cf. pl. 4). Les autres gastéropodes de l'estran possèdent des radulas d'un type bien différent de celui des patelles et équipées de dents nettement plus courtes. La littorine obtuse notamment, consommateur régulier des ascophylles et des fucus leur inflige des blessures plus ou moins profondes mais dont le relief est à peine marqué.

Enfin, nous avons gardé en captivité durant trois mois et demi (mai-septembre 2004) un groupe de 10 patelles de 37 mm de longueur moyenne, recueillies à proximité des touffes en brosse à Penvins. L'aquarium étant maintenu à l'obscurité les algues microscopiques ne pouvaient se développer sur ses parois et les berniques ne disposaient pour toute nourriture que des morceaux d'ascophylle mis à leur disposition. Ces algues ont été régulièrement et abondamment consommées (de même que, accessoirement, *Pelvetia canaliculata*, *Fucus spiralis*, *F. ceranoides* et *F. vesiculosus*). Toutes les patelles ont survécu et accompli une croissance de leur coquille de l'ordre de 1 à 3 mm permettant son adaptation à la forme circulaire du récipient. En fin d'expérience leur masse viscérale était turgescente et leur gonade développée.

Les berniques sont donc capables, selon l'expression de Fisher-Piette, de « prospérer » en consommant des fucacées. Comment s'y prennent-elles pour prélever leur nourriture ? Fréquemment en immobilisant une extrémité d'algue entre leur coquille et le rocher ce qui leur permet de la brouter commodément (Fisher-Piette, 1948 ; Davies, comm. pers.), en soulevant leur coquille et en « tendant le cou » (voir fig., p. 15) et, éventuellement (jeunes individus), en se déplaçant sur les thalles mêmes (Southward & Southward, 1978). Des observations en plongée apporteront certainement des informations plus complètes sur le comportement alimentaire des patelles durant la période d'immersion. Malgré l'étendue des zones mises à nu et

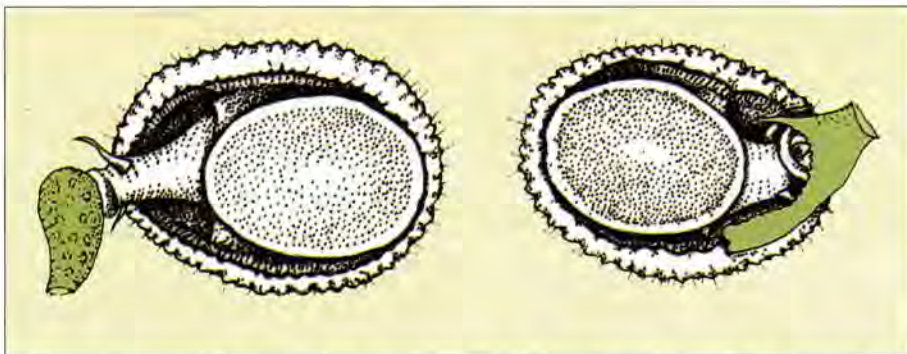
bien qu'on ne dispose d'aucune donnée chiffrée sur la question, il semble que le volume d'algue consommé par les berniques est relativement faible (probablement inférieur à 5% par rapport au volume initial des touffes) : l'étendue des dégâts s'explique par le fait que les thalles sont sectionnés ou fragilisés (d'où leur aspect en brosse pour les ascophylles) et leur base ainsi que l'organe de fixation au rocher (hapter) grignotés.

Il faut donc tordre le cou à cette idée reçue selon laquelle les patelles ne seraient que des « racle-cailloux » timorés et indéfiniment attachées à leur petit domaine propre. « Racle-cailloux », elles le sont certes mais elles sont aussi susceptibles de devenir de redoutables « bûcherons » en s'attaquant en masse aux grandes fucacées, des *Pelvetia* aux *Fucus serratus* inclus. C'est à l'abri de ces végétaux qu'elles accomplissent leur croissance la plus rapide (Fisher-Piette, 1948 ; Southward, 1964, Southward & Southward, 1978 ; Davies, 2004) et on est amené à se demander pourquoi, dans ce cas, elles ne colonisent pas et n'exploitent pas plus intensément ce milieu ? Raisons mécaniques ? Présence de substances répulsives dans les algues ? Action défavorable des prédateurs ? Il n'y a pas de réponses claires à ces questions.

En ce qui concerne la formation des fronts de patelles, Fisher-Piette envisage plusieurs mécanismes (migrations, faible mortalité) mais n'aboutit à aucune réponse satisfaisante et cette importante question est toujours pendante ; la migration des grands individus nous paraît être la plus probable.

La constitution de fronts et de figures d'encerclement par les patelles ainsi que la régression récente de l'étendue de champs d'ascophylles dans le Strangford Lough, en Irlande du Nord, sont également décrits par Davies (2004). Ces phénomènes, observés pour la première fois en Bretagne il y a une soixantaine d'années, ont donc une extension géographique qui dépasse largement le cadre de notre région. Le broutage des grandes algues n'est pas, par lui-même, un phénomène anormal, ni même exceptionnel, ce qui paraît préoccupant, c'est l'extension qu'il prend actuellement et surtout le fait que la situation qu'il crée ne manifeste aucun signe de réversibilité dans les zones dénudées depuis deux décennies.

La vitesse à laquelle régresse le tapis d'algues n'a pas encore été déterminée mais l'activité des patelles a des effets perceptibles en l'espace de quelques mois (cf. pl.4, p.11).



En aquarium, patelles en train de manger un réceptacle (à gauche) et un thalle (à droite) de Fucus spiralis.

Evidemment, les autres prosobranches brouteurs, et particulièrement *Littorina obtusata*, participent à la consommation des fucacées, mais leur rôle paraît être tout à fait accessoire tout comme celui des crustacés (amphipodes principalement). Sur l'estran de Bailleron, pour des densités de 50 à 100 *L. obtusata* au mètre carré, on constate que des ramifications d'ascophylle sont sectionnées et les thalles portent de profondes blessures mais jamais les touffes en brosse ni les clairières n'apparaissent.

Essai d'explication de l'action des patelles

Quelques éléments clés

Dans la recherche des causes de la disparition plus ou moins complète des ceintures d'algues, il nous paraît important de prendre en compte les éléments suivants :

- 1 - Le phénomène s'est manifesté pour la première fois, à notre connaissance, sur des estrans de Moëlan-sur-Mer dans les années 1980-85.
- 2 - Il ne s'agit pas d'un accident brièvement localisé dans le temps, mais d'un processus qui s'inscrit dans la durée (au moins deux décennies) et tend à s'étendre. Dans le Morbihan, il s'est manifesté sur des estrans de la mer ouverte (Mor Braz), où il progresse encore, puis a pénétré dans le golfe (Mor Bihan).
- 3 - L'intervention de populations de patelles relativement denses pour des estrans situés initialement en mode abrité, ce qui traduit sinon une explosion, du moins une forte croissance démographique.
- 4 - L'existence d'un front plus ou moins

développé (quelques décimètres à Bailleron, plusieurs mètres à Penvins), zone d'instabilité entre deux états d'équilibre représentés par la biocénose ancienne à fucacées et la nouvelle qui en est dépourvue. Cette organisation dont il faudra expliquer le mode de formation (recrutement, survie plus forte de larves à l'abri du goémon, migration des grands individus), montre qu'il n'y a pas eu invasion massive des champs d'algues et explique par ailleurs la relative lenteur de la progression du phénomène.

5 - Sur ce front, on observe une forte concentration de patelles qui s'attaquent massivement aux fucacées. La nudité de la roche dans cette zone donne à penser que la consommation des grandes algues traduit une situation de famine ou du moins de disette chez les patelles. Bien que ceci soit en contradiction avec les observations de Fisher-Piette et de Davies, nous maintenons cette opinion. Cependant, la question de la préférence alimentaire des patelles ne nous semble pas encore bien élucidée.

Prenant en compte ces éléments, essayons de faire apparaître les causes possibles du phénomène.

Les facteurs météorologiques ou climatiques

En perdant leur couverture algale les estrans sont passés en apparence du mode abrité au mode battu dont ils possèdent les communautés animales caractéristiques, ce qui peut conduire logiquement à attribuer la cause de cette modification au renforcement de l'agitation de la mer provoquée par le vent.

Que certains points du littoral se soient trouvés depuis longtemps en position limite (pour autant qu'elle existe) entre ces deux modes et aient basculé à la suite

d'un léger durcissement des conditions météorologique, ne paraît pas impossible. Cependant lorsqu'il s'agit de sites aussi abrités que ceux placés à l'intérieur du golfe du Morbihan ou le fond des rias finis-tériennes, cela paraît moins vraisemblable. Une cause météorologique aurait par ailleurs eu des effets simultanés sur l'ensemble de la côte. Or nous avons affaire à un phénomène progressif.

Un hydrodynamisme vigoureux, ou le choc des vagues contre les rochers, jouent cependant un rôle certain dans le déclenchement de la régression des algues puisque ce sont toujours les têtes rocheuses les plus saillantes sur l'estran ou les plus avancées dans la mer qui sont dégarnies en premier lieu. Les patelles s'installent sur ces endroits où la couverture algale est la plus mince, elles l'éliminent, agrandissent ensuite la clairière et favorisent ainsi la fixation des autres espèces (balanes, moules, huîtres principalement) et aussi le recrutement de nouvelles berniques qui participent ultérieurement à la destruction du tapis algal. Ce mode de progression par mitage à partir des points les plus exposés est particulièrement net dans le golfe du Morbihan (île Bailleron et Berder). Eventuellement, les tempêtes, en arrachant les algues ou en rompant les thalles, favorisent le démarrage du phénomène.

Le rôle de la température doit également être envisagé. En effet, selon Bowman & Lewis (1977), deux des conditions les plus favorables à un bon recrutement des patelles seraient une maturation précoce des gonades (résultat probable d'un été chaud) et une mer agitée dès que les gonades sont mûres, provoquant une ponte en septembre ou début octobre. Encore que la conjonction de ces deux conditions ne soit pas nécessairement réalisée, on peut penser que les étés particulièrement chauds que nous avons connus au cours des dernières décennies ainsi que le réchauffement général de la mer ont pu favoriser leur croissance démographique. L'élévation de la température du milieu marin augmente les besoins métaboliques des patelles, ce qui logiquement a dû se traduire par une consommation accrue de nourriture.

Si ces facteurs météorologiques paraissent bien impliqués dans la croissance démographique et l'augmentation des besoins alimentaires des populations de patelles, il est surprenant que la régression des algues n'ait été observée qu'en des points aussi distants que le sud Bretagne et l'Irlande du Nord. Un examen des sites intermédiaires

révélera peut-être des situations comparables à celle de ces deux régions.

Alcock (2003) prévoit un recul vers le nord d'espèces aux affinités boréales, auxquelles appartient *Ascophyllum* et *Fucus vesiculosus*, comme conséquence du réchauffement climatique. Ce recul sera peut-être fortement accentué, de manière indirecte, par le broutage des patelles (*Patella vulgata* d'abord, puis *Patella depressa*, espèce plus méridionale, affectionnant les roches dénudées, prenant le relais).

Les sels nutritifs

Les larves de patelles passent environ dix jours dans le plancton où elles se nourrissent d'algues unicellulaires (phyto-plancton) avant de s'établir sur les rochers. L'augmentation des apports de sels nutritifs (nitrates et phosphates) d'origine agricole ou domestique au cours de dernières décennies a stimulé la production phyto-planctonique des eaux côtières. L'apport de nourriture qui en résulte peut avoir eu pour effet d'améliorer le taux de réussite larvaire du mollusque et donc de son recrutement sur l'estran.

Les effets des nutriments sur la production des végétaux unicellulaires benthiques (microphytobenthos) sont moins constants car ils peuvent être masqués par ceux de facteurs environnementaux limitants plus importants (Grall et Chauveau 2002). La production du microphytobenthos, mesurée d'après sa teneur en chlorophylle, est maximale en hiver et début du printemps (Hill et Hawkins, 1991, Jenkins et Hartnoll, 2001). Des augmentations de turbidité, suite à des vents violents par exemple, peuvent provoquer des baisses temporaires de productivité.

On peut alors imaginer que de forts recrutements induits par des températures élevées et la forte productivité phyto-planctonique augmentent la population de patelles au-delà des capacités trophiques du microphytobenthos en période de production minimale faisant ainsi apparaître une situation de disette.

Inhibition de la croissance du microphytobenthos

L'observation à l'œil nu ne permet pas une estimation très réaliste de la densité du biofilm sur les rochers cependant, l'aspect minéral des roches mises à nu par les patelles est assez inhabituel et résulte probablement d'un broutage intense et répété. On peut toutefois se demander si le développement du microphytobenthos ne serait pas inhibé par une substance du

type désherbant ou un dérivé. Si tel était le cas, d'autres algues, dont les macroalgues et aussi le phytoplancton seraient certainement affectées, ce qui n'a pas été noté et, d'autre part, les effets des substances ci-dessus, véhiculées par les eaux douces, seraient les plus spectaculaires au fond des baies et des rias (golfe du Morbihan et Finistère, cf. F. & F. Madic dans ce numéro). Or c'est précisément l'inverse que l'on constate. Cette situation peut, par contre s'expliquer par une réduction de l'activité, voire une élimination des patelles par les fortes variations de salinité. L'intervention d'un désherbant ne semble donc pas devoir être retenue.

Le cas de *Ralfsia*, à Penvins, subsistant sur les seules patelles, c'est-à-dire dans une situation peu accessible, indique par ailleurs que c'est bien le broutage qui paraît être responsable de l'extrême nudité des autres supports

Les perturbateurs endocriniens

Chez les patelles les sexes sont séparés mais, pour *Patella vulgata*, une partie des mâles se transforme en femelles en vieillissant (hermaphrodisme protandre) (cf. Choquet, 1966, 1968). Un changement de sexe plus précoce provoquerait une augmentation de la production d'œufs qui pourrait se traduire par une amélioration du recrutement et une croissance démographique. Une stimulation des fonctions génitales des femelles aurait le même effet.

La pollution par le redoutable tributylétain (TBT) des peintures antisalissures des bateaux, qui a pour effet de transformer plus ou moins complètement les femelles de mollusques gastéropodes (150 espèces recensées à ce jour) en mâles, et ce pour des doses de quelques milliardièmes de grammes (nanogrammes) d'étain par litre d'eau, démontre l'extrême sensibilité de la physiologie sexuelle de ces animaux vis-à-vis de substances exogènes que l'on nomme globalement les perturbateurs endocriniens.

Dans le cas de la patelle, ce n'est pas le TBT qui serait impliqué puisque la modification se ferait dans le sens mâle-femelle. Mais il existe des substances susceptibles de produire de tels effets, ce sont les oestrogènes ou leurs mimétiques (xéno-oestrogènes). A titre d'exemple, Oehlmann et coll. (2000) ont exposé un gastéropode d'eau douce et *Thais lapillus* à de telles substances (bisphénol A et octylphénol) au laboratoire et obtenu de « superfemelles » dont l'appareil génital est plus ou moins profondément modifié

et chez lesquelles la production d'ovocytes est considérablement augmentée. Chez les mâles l'activité génitale est ralentie.

A notre connaissance, aucun phénomène de ce genre n'a été mis en évidence dans les conditions naturelles en milieu marin, mais les substances incriminées pourraient y être véhiculées par les fleuves et il est souhaitable de les avoir présentes à l'esprit lorsque des anomalies qui pourraient leur être imputables se manifestent. Pour l'heure, nous ne retiendrons pas ce facteur, pour des raisons similaires à celles invoquées pour les désherbants.

La prédation

L'abondance des patelles, notamment au niveau du front peut être qualifiée de surpopulation dans la mesure où elle se trouve à la limite des capacités trophiques du milieu. Elle évoque des situations bien connues dans le domaine terrestre d'herbivores (lapins par exemple, multiples insectes) échappant au contrôle de leurs prédateurs et causant des dégâts considérables à la végétation.

On est peu documenté sur les prédateurs des patelles ou du moins, leurs effets sur les populations ne sont pas quantifiés. Nous examinerons deux cas : l'Homme d'une part et les prédateurs « naturels » d'autre part.

Les berniques, consommées crues ou cuites (ragoûts), ont constitué au cours des siècles passés une part non négligeable de l'alimentation des habitants du littoral, la nourriture gratuite sur laquelle on pouvait se rabattre lorsque les autres venaient à manquer. Les prélèvements dus à cette pratique, qui a fortement régressé ou s'est éteinte à partir des années soixante, étaient certes variables selon les localités mais représentaient probablement quelques pourcents de la population de mollusques. Or si, (à tout hasard !), on suppose que ces prélèvements atteignaient 3% de l'effectif, leur suppression autorise théoriquement un doublement de la population en environ 20 ans. D'un autre côté, il est vraisemblable que la collecte portait prioritairement sur les fronts, où le panier était vite rempli, ce qui limitait l'intensité du broutage. On peut bien sûr douter de l'importance de cet impact mais celui-ci a l'avantage d'être certain. Il doit donc être pris en considération.

Thompson et coll. (2002) passent en revue plusieurs travaux concernant les effets de la pêche sur des communautés des côtes

rocheuses dont au moins un (collecte des fissurelles au Chili) met en évidence l'impact de cette activité sur la couverture de macroalgues.

Lorsqu'elles s'installent sur le fond, à la taille de 0.2 mm environ, les jeunes patelles peuvent être consommées par les adultes eux-mêmes (Lewis & Bowman, 1975). Les juvéniles et les individus de grande taille ont des prédateurs divers (cf. Branch, 1981) parmi lesquels on compte des oiseaux, principalement l'huîtrier pie (Geroudet, 1982 ; Lewis & Bowman, 1975) et les goélands, des étoiles de mer, qui opèrent au bas de l'estran, et des crabes. Parmi ces derniers il faut citer le crabe vert, omniprésent sur l'estran, bien qu'il se fasse plus discret en hiver, lorsque les grands individus migrent vers le bas de la zone intertidale ou au-dessous du niveau des basses mers. Plusieurs auteurs mentionnent cette espèce comme consommatrice de patelles. Ainsi Little et coll. (1990) considèrent qu'elle est leur principal prédateur dans le Lough Hyne en Irlande mais ne quantifient pas ses prélèvements.

A titre d'hypothèse, et bien qu'elle ne s'appuie sur aucune donnée précise, hormis les références ci-dessus, si ce n'est la voracité bien connue du crabe vert, sa présence sur tous les niveaux de l'estran et la fréquente densité de ses effectifs, nous considérerons que celui-ci peut être le prédateur-régulateur le plus important des populations de patelles dans notre région. Mais d'autres crustacés décapodes doivent intervenir sur une plus petite échelle et nous soupçonnons les crevettes (dont le bouquet *Palaemon serratus*) de participer à la consommation des juvéniles.

La croissance démographique de la patelle donne à penser qu'elle a échappé

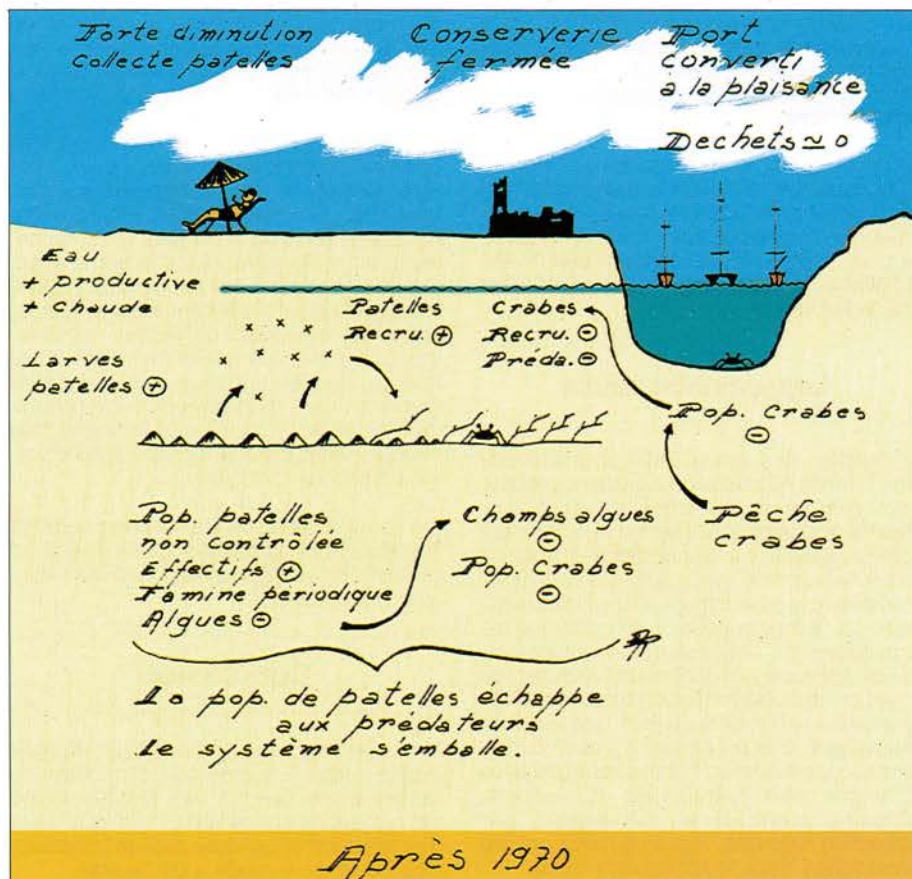
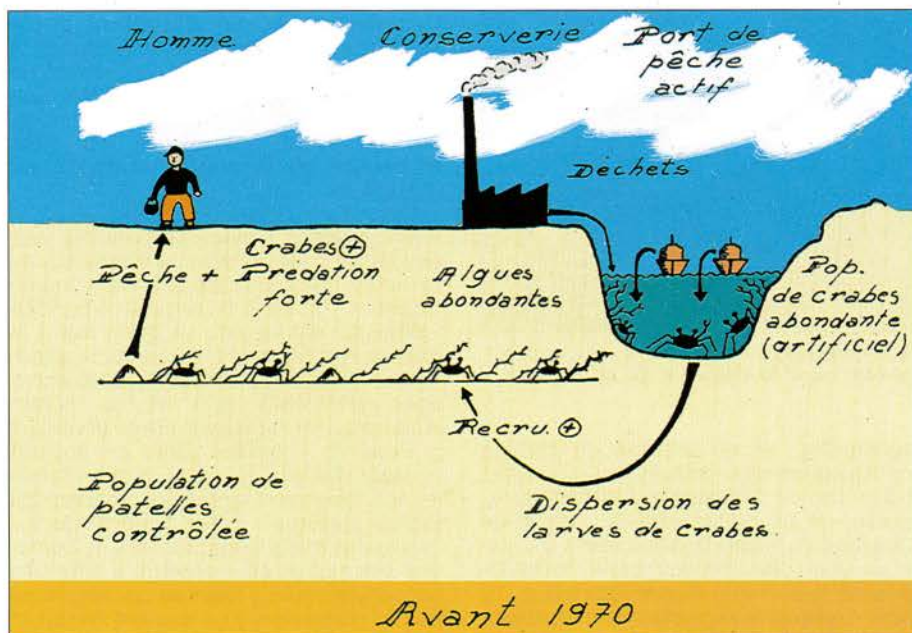
au contrôle de ses prédateurs en général parmi lesquels le crabe vert jouerait le rôle principal. On peut alors faire remarquer que plus les patelles éliminent de fucacées, plus leur population, ainsi que leur potentiel reproductif (oeufs, larves) augmente. Le phénomène a donc tendance à s'accélérer. Inversement les crabes, rares dans les espaces dégarnis (où ils sont très vulnérables) et beaucoup plus abondants dans les champs d'algues, voient leur territoire rétrécir et leur population diminuer, ce qui dans notre hypothèse est un autre facteur d'accélération voire d'emballlement de la croissance démographique des patelles. Ce phénomène apparaît donc comme auto-entretenu à partir du moment où il a été déclenché.

Un élément extrêmement frappant dans le comportement des patelles situées dans les zones de forte densité est le fait que de nombreux individus s'y observent non pas sur des emplacements où leur coquille épouse étroitement le relief du rocher mais placées en porte à faux sur des surfaces irrégulières ou bien situées en partie sur le substrat et chevauchant une autre patelle dont elles broutent les *Ralfsia* (cf. fig., p. 20). Ces individus adhèrent faiblement au support dont leur coquille est souvent séparée de plusieurs millimètres, ce qui les rend très vulnérables aux des crabes, aux oiseaux aux des pourpres. De telles attitudes donnent à penser que la pression de prédation doit être faible lorsqu'elles se manifestent.

En nous appuyant sur l'hypothèse ci-dessus, sur le fait que la régression des fucacées s'est manifestée pour la première fois, autant que nous le sachions, dans les secteurs de Brigneau, ce en quoi les observations de F. & F. Madic et les nôtres

Essai d'explication de la régression des fucacées basé sur l'évolution des activités humaines à Brigneau au cours de la période 1960-1980 : réduction des prélèvement anthropiques de patelles, déclin de la pêche côtière et de la conserverie d'où forte diminution des rejets de déchets dans la ria. Ces rejets entretenaient artificiellement une population de crabes verts qui aurait contribué à maintenir un effectif important dans les zones intertidales voisines. L'arrêt de cette pratique et le démarrage de la pêche des crabes verts auraient affaibli leur population. La population de crevettes roses, non figurée, aurait évolué dans le même sens pour les mêmes raisons. Cette espèce interviendrait au niveau des juvéniles de patelles. Une fois que la bascule en faveur de la proie s'est produite, celle-ci détruit le biotope (champ d'algues) de ses prédateurs, ce qui accentue le processus et éventuellement provoque son emballlement.

Les signes + et - cerclés sont respectivement synonymes d'augmentation et de diminution. Pop., population ; recru., recrutement ; préda., prédation. 1970 n'est pas à prendre au sens d'une date précise mais comme le milieu d'une période de une ou deux décennies. Attention, ceci n'est qu'une hypothèse !





Une bernique en position très vulnérable, râpe la coquille de sa voisine.

concordent, et en prenant en compte quelques-uns des facteurs locaux connus (abandon de la collecte des berniques, déclin de la pêche côtière, début de l'exploitation halieutique du crabe vert, surexploitation des crevettes roses), nous proposons le scénario illustré figure 8, p. 19 pour expliquer la régression des fucacées. Les causes invoquées se développent sur plusieurs décennies et ne se superposent pas exactement dans le temps mais elles contribuent toutes au grossissement de la population de patelles, phénomène auquel ont dû également participer le réchauffement climatique et l'eutrophisation des eaux littorales.

Bien entendu, concomitance ne signifie pas causalité et il s'agit là d'une construction de l'esprit quelque peu caricaturale. Elle n'a d'autre but que de servir de base à une discussion, de susciter des investigations qui la confirmeront, la modifieront ou la réfuteront.

Les envahisseurs

L'invasion des estrans morbihannais par les huîtres (*Crassostrea gigas*) constitue par elle seule un très important problème écologique qu'il est urgent d'étudier. Elle s'explique par la présence d'un stock d'environ 20 000 tonnes d'individus potentiellement reproducteurs, dans l'ensemble baie de Quiberon-golfe du Morbihan où les températures estivales relativement élevées des eaux permettent une réussite fréquente de la reproduction et du développement larvaire. D'autre part, des souches sauvages mieux adaptées aux conditions locales que les huîtres commerciales d'origine plus méridionale (Charentes, Arcachon) ont dû se développer, par sélection naturelle, depuis qu'elles ont été introduites dans le Morbihan (1975).

Ces mollusques ne s'installent guère sous les couvertures épaisses d'algues. A Bailleron, selon le niveau de l'estran, on ne recense dans ces conditions que quelques individus (<10) au mètre carré. Ils colonisent par contre les têtes rocheuses où la couche d'algues est plus mince.

Leur présence s'avère défavorable aux algues (aux ascophylles notamment), ne serait-ce que pour des raisons « mécaniques ». En effet la coquille, très lisse lorsqu'elle est intacte, se prête mal à la fixation des plantules, sa surface rapidement fragilisée par les attaques d'annélides (*Polydora* sp.) et du lichen *Arthrogyria sublittoralis* (très abondant à Penvins) constitue alors un support instable. De plus les « pousses » lamelleuses, très tranchantes, sectionnent les thalles appliqués à leur contact par les mouvements de la mer et enfin, la longévité des huîtres est inférieure à celle des ascophylles qui s'y fixent ce qui ne permet pas la réalisation d'un couvert dense et permanent.

Le rôle des huîtres seul apparaît par exemple au Pêchit dans le golfe et de manière encore plus spectaculaire à Pen Lan dans l'estuaire de la Vilaine (10 km à l'est de Penvins). À cet endroit, la roche est couverte de *Fucus vesiculosus*, type *vesiculosus* (mode battu !) et de touffes éparpillées d'ascophylles. Les patelles sont rares (influence de la salinité vraisemblablement), mais les huîtres, abondantes, occupent 50 % de la surface de la roche, excluant sérieusement les fucus. L'élimination des algues par les patelles, si elle n'est pas rigoureusement indispensable, constitue cependant un facteur extrêmement favorable à l'installation massive des huîtres. Sur les surfaces ainsi occupées l'activité des gastéropodes brouteurs, dont les patelles, contribue évidemment de manière efficace à empêcher la recolonisation par les fucacées.

On constate donc qu'il existe une certaine synergie entre la présence des huîtres et l'action des patelles, aboutissant à l'exclusion des fucacées.

Conclusion

L'installation d'une communauté du type « côte battue » sur les estrans abrités du Morbihan ne semble pas résulter d'une intensification de l'action mécanique de la mer et ne constitue donc pas un indicateur très fiable du « mode » de l'estran.

Cette installation est la conséquence du broutage des fucacées (principalement de l'ascophylle) et par là même de l'élimination du cortège d'espèces qui leur est associé, par les patelles dont les effectifs ont considérablement augmenté.

Plusieurs facteurs (température, eutrophisation, prédation etc.) ont pu contribuer de manière synergique à provoquer ou entretenir cette croissance démographique mais le mécanisme du phénomène est encore bien obscur.

Southward (1964) évoque la possibilité d'une alternance cyclique entre les communautés avec et sans algues sur les estrans rocheux (voir aussi Hawkins & Hartnoll, 1983). Une telle alternance est signalée par Little (*in* Little & Kitching, 1996) dans l'estuaire de la Severn (Royaume Uni). Elle consiste en une disparition des ascophylles, attribuée à une tempête, suivie d'une recolonisation par *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum* au bout d'environ 15 ans. La période intermédiaire est caractérisée par une abondante population de patelles.

La réversibilité du phénomène observé en Bretagne sud ne s'est pas manifestée au bout de 20 ans dans le Finistère et paraît bien compromise dans le Morbihan du fait de l'installation de l'huître du Pacifique. Il est à craindre que l'équilibre écologique de nos estrans rocheux ait été soumis à une bascule due aux activités humaines ou aux changements climatiques et que la situation initiale, avec dominance des fucacées ne se rétablisse pas.

L'élimination des fucacées et l'installation des huîtres creuses sur les rochers conduit à l'apparition d'une biocénose extrêmement appauvrie par rapport à celle qui existait initialement (mauvais coup pour la biodiversité !). Ceci aura inévitablement un effet sur les populations d'espèces commerciales comme le bar (*Dicentrarchus labrax*), la seiche (*Sepia officinalis*) qui ne rencontreront plus sur l'estran les crabes (notamment le crabe vert), crevettes et petits poissons littoraux qui constituent l'essentiel de leurs proies. La population de crevettes roses (*Palæmon serratus*) risque aussi d'être affectée car ses juvéniles ne trouveront plus auprès du rivage les conditions convenables à leur développement et les adultes subiront une pression de chasse plus forte de la part des bars et des seiches notamment.

Pour ce qui est des remèdes, il est évidemment possible d'envisager l'éradica-

tion des patelles mais cela n'est réalisable que sur de petites surfaces (quelques mètres carrés ou quelques ares tout au plus) et l'opération serait en outre à renouveler périodiquement pour éliminer les nouvelles recrues. Elle permettrait la reconstitution d'un tapis algal comme l'a montré Jones (1948, cité par Southward, 1964, entre autres) sur l'île de Man. Une incitation à consommer les berniques risque de ne soulever qu'un enthousiasme... modéré et donc de n'avoir pas un impact mesurable sur le milieu naturel. Indépendamment des interventions humaines directes, la survenue d'un hiver particulièrement froid, type 1963, réduirait considérablement les populations de patelles et favoriserait probablement la recolonisation de l'estran par les algues mais aurait aussi de multiples effets indésirables !

Nos interrogations concernant la recrudescence d'activité des patelles conduit à souligner les lacunes qui subsistent dans notre connaissance de la biologie de ces animaux (notamment au sujet de la dynamique de leurs populations) qui figurent parmi les plus communs, les plus populaires et pourrait-on croire les plus étudiés de ceux qui peuplent l'estran.

Dans cet article nous avons incriminé *Patella vulgata*, l'espèce la plus fréquente sur les estrans abrités. Ceci n'absout pas *Patella depressa*, plus abondante sur les rochers exposés et dénudés, qui pourrait succéder à *P. vulgata* sur les espaces qu'elle a dégarnis. Les deux espèces ont probablement des actions similaires sur les ceintures d'algues et elles jouent un rôle de premier plan dans l'aspect et l'organisation de toute la communauté intertidale dont elles constituent en quelque sorte la clé de voûte en mode battu et, on le voit ici, également en mode calme.

Pour terminer cet article sur une note de modestie et atténuer tout jugement hâtif et probablement dépréciatif que l'on pourrait porter sur les patelles, observons que ce qu'elles accomplissent silencieusement sur l'estran, l'Homme le réalise à grand fracas de tronçonneuses à l'échelle planétaire ! ■

Pour en savoir plus

Nous avons fait le choix de ne pas émailler cet article de multiples références bibliographiques.

On trouvera dans les publications ci-dessous des renseignements complémentaires sur :

Le milieu marin en général :

TURQUIER Y. & LOIR M. 1981 - Connaître et reconnaître la faune du littoral. 332 p. Ouest-France éd..

Les côtes rocheuses :

LITTLE C. & KITCHING J.A. 1996 - The biology of rocky shores. 238 p., Oxford University Press éd..

Les algues :

CABIOC'H J., FLOC'H J.Y., LE TOQUIN A., BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A. & VERLAQUE M. 1992 - Guide des algues des mers d'Europe. 231 p. Delachaux et Niestlé éd.

Les patelles et divers :

ALCOCK R. 2003 - The effects of climate change on the rocky shore communities in the Bay of Biscay, 1895-2050. Thèse Université de Southampton, septembre 2003, 323 p.

BOWMAN R.S. & LEWIS J.R. 1977 - Annual fluctuations in the recruitment of *Patella vulgata* L.. *Journal of the Marine Biological Association of U.K.*, 57, p 793-815.

BRANCH G.M. 1981 - The biology of limpets : physical factors, energy flow and ecological interactions. *Oceanography and Marine Biology*, 19, p 235-380.

CHOQUET M. 1966 - Biologie de *Patella vulgata* dans le Boulonnais. *Cahiers de Biologie marine*, 7, p 1-22.

CHOQUET M. 1968 - Croissance et longévité de *Patella vulgata* L (Gastéropode prosobranch) dans le Boulonnais. *Cahiers de Biologie Marine*, 9, p 449-468.

DAVIES, A.J., 2004 - The effects of wave exposure and grazing on *Ascophyllum* over different temporal scales. Thèse inédite, Queen's University Belfast (Résumé, communication personnelle). Voir aussi www.freakinfucus.co.uk.

FISHER-PIETTE, E. 1948 - Sur les éléments de prospérité des patelles et sur leur spécificité. *Journal de Conchyliologie*, 88, p 45-96.

GEROUDET P. 1982 - Limicoles, gangas et pigeons d'Europe. Delachaux et Niestlé Ed., 240 p.

GRALL J. & CHAUVAUD L. 2002 - Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global change Biology*, 8, p 813-830.

HAWKINS S.J. & HARTNOLL R.G. 1983 - Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and marine biology Ann. Rev.*, 21, p 195-282.

HILL A.S. & HAWKINS S.J. 1991 - Seasonal and spatial variation of epilithic microalgal distribution and abundance and its ingestion by *Patella vulgata* on a moderately exposed rocky shore. *Journal of the Marine Biological Association of UK*, 71, p 403-423.

JENKINS S.R. & HARTNOLL R.G. 2001 - Food supply, grazing activity and growth rate in the

limpet *Patella vulgata* L.: a comparison between exposed and sheltered shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 258, p 123-139.

JONES N.S. 1948 - Observations and experiments on the biology of *Patella vulgata* at Port Saint Mary, Isle of Man.. *Proceedings and transactions of the Liverpool Biological Society*, 56, p 60-77.

LEWIS J.R. & BOWMAN R.S. 1975 - Local habitat-induced variations in the population dynamics of *Patella vulgata* L.. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 17, p 165-203.

LITTLE C., MORRITT D., PATERSON D., STIRLING P. & WILLIAMS G.A. 1990 - Preliminary observations on factors affecting foraging activity in the limpet *Patella vulgata*. *Journal of the Marine Biological Association U.K.*, 70, p 181-195.

OEHLMANN J., SCHULTE-OEHLMAN U., TILLMANN M. & MARKERT B. 2000 - Effects of endocrine disruptors on prosobranch snails (Mollusca: Gastropoda) in the laboratory. Part I : bisphenol A and octylphénol as xenoestrogens. *Ecotoxicology*, 9, p 383-397.

SOUTHWARD A.J. 1964 - Limpet grazing and the control of vegetation on rocky shores. In : Grazing in terrestrial and marine environments. D.J. CRISP ed. Blackwell, Oxford, p 265-273.

SOUTHWARD A.J. et SOUTHWARD E.C. 1978 - Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up the Torrey Canyon spill. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 35, p 682-706..

THOMPSON R.C., CRONES T.P. & HAWKINS S.J. 2002 - Rocky intertidal communities : past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental conservation*, 29, p168-191.

Remerciements

L'auteur remercie vivement les personnes ci-dessous qui lui ont fourni d'utiles renseignements ou documents : C. Beaupoil (Collège de France, Concarneau), P. Camus (IFREMER, La Trinité), M. Fortin (Bretagne vivante-SEPNB, Réserve Naturelle des Marais de Séné), C. Rebout (Bretagne Vivante-SEPNB, Réserve Naturelle des Marais de Séné).

Il adresse un grand merci à L. Allano (Université Rennes I) qui lui a donné toutes facilités pour se rendre à l'île Bailleron, à G. Gélinaud (Bretagne Vivante, directeur scientifique de la Réserve Naturelle des Marais de Séné) qui lui a procuré de la documentation et aide pour la préparation du manuscrit et enfin à F. & F. Madic (Moëlan-sur-Mer) pour leur collaboration enthousiaste.

* Sauf mention contraire toutes les photos et les dessins sont de l'auteur.

Auguste LE ROUX était maître de conférences à la Station de Biologie Marine de Bailleron, Université Rennes I. Adresse : 1, impasse des Mouettes, 56000 Vannes.
<auguste.le-roux@wanadoo.fr>