Variations de la profondeur d'enfouissement et de l'indice de condition des bivalves en réponse à la prédation par les oiseaux

Pim EDELAAR[1,2], Patrick TRIPLET[3], Cédric FAGOT[3] & Bart GRONEVELD[1]

1: Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P.O.Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands, edelaar@nioz.nl
2: Centre for Ecological and Evolutionary Studies (CEES), University of Groningen, P.O.Box 14, 9750 AA Haren, The Netherlands
3 : Syndicat Mixte pour l'Aménagement de la Côte Picarde, Réserve Naturelle de la Baie de Somme, Station Biologique de Blanquetaque, 1 Place de l'Amiral Courbet, 80 100 Abbeville, patricktriplet@baiedesomme.org

EDELAAR P., TRIPLET P., FAGOT C. & GROENEVELD B. (2006) Variations of bivalves' depth and condition index in response at birds predation. ***Avifaune picarde*** **16 : 18-26.**
This paper deals with an experiment involving *Macoma* behaviour on places where bivalves are predated and places where they are not due to hunting of Oystercatcher. It appears that *Macoma* cope with the likelihood of predation. Inside the Nature Reserve (where Oystercatchers are present), *Macoma* depth is higher than outside (with a low predation). Then *Macoma* invest more in shell building inside the reserve than outside, so to be able to counteract the attacks of its predator.

Mots-clefs : *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Haematopus ostralegus*, Prédation, Adaptation, Profondeur d'enfouissement, Baie de Somme.

Keywords: *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Haematopus ostralegus*, predation, adaptation, bivalve depth, Somme estuary.

Introduction

L'impact de la prédation de l'avifaune sur les stocks de bivalves fait actuellement l'objet de nombreuses études, aussi en Baie de Somme ((SUEUR & TRIPLET, 1998 et 1999 et TRIPLET & al., 1997, 1998 a et b, et 1999 a à c). Les différentes études s'attachent à quantifier les proies ingérées ainsi que leurs caractéristiques (âge, taille, matière organique individuelle et équivalent énergétique). La diminution d'abondance des proies n'est pas le seul impact de la prédation sur les principaux bivalves de la Baie de Somme, la Coque, *Cerastoderma edule* et la Telline baltique, *Macoma balthica* (L.). La prédation a également d'autres effets sur les proies, tels que des modifications comportementales et physiologiques, ce que se propose de démontrer cette étude.

Dans l'absolu, pour ce type d'étude, il faut comparer des zones similaires avec et sans prédation. L'utilisation d'enclos anti-prédateurs fournit des informations qualitatives et quantitatives sur l'impact de la prédation (REISE 1985). Cependant, les effets directs des enclos sont souvent confondus avec les résultats et, en raison des caractéristiques de l'expérimentation (courants, tempêtes, accumulation de débris végétaux sur les structures), les enclos ne constituent que des expériences à court terme. De plus, ils ne permettent que d'appréhender les effets locaux. Les effets à long terme sur le recrutement et / ou sur les variations génétiques

ne sont pas mesurables par cette méthode. Des enclos qui excluraient la prédation pendant de longues durées pourraient mettre en évidence des adaptations des proies selon la pression de prédation qu'elles subissent.

Les estuaires français fournissent l'opportunité d'étudier ces questions car les populations de bivalves y sont relativement isolées, comparativement à celles de la Mer des Wadden et les densités de prédateurs peuvent varier du nord au sud. Dans certains cas, la chasse empêche la prédation de s'exercer librement sur les vasières, ce qui fournit une situation unique, de longue durée, de variation de la prédation. Il est donc possible d'étudier les effets à long terme de l'absence de prédation sur des populations en les comparant à celles qui se développent dans les réserves où la chasse est interdite. Ces différences peuvent concerner les effectifs et la structure de taille. Dans des situations présentant un risque moindre de prédation (dans les zones de chasse), on peut s'attendre à un moindre investissement anti-prédateur. La Baie de Somme présente l'avantage de disposer d'une limite entre zone de chasse et Réserve naturelle qui traverse l'estran, séparant ainsi des secteurs de même faciès différenciés par l'intensité de la prédation des oiseaux.

Matériel et méthodes

Localisation et date des prélèvements

La Baie de Somme présente les conditions idéales pour ce type d'étude, puisqu'une partie du site est classée en Réserve Naturelle depuis 1994 et fait l'objet d'une fréquentation importante par l'avifaune et une autre partie du site fait l'objet d'une pression cynégétique qui limite la fréquentation par l'avifaune et réduit ainsi la prédation des bivalves par l'avifaune.

Pour tester l'incidence de l'avifaune sur les populations de bivalves, cinq radiales de deux kilomètres de long ont été mises en place. Ces radiales sont sécantes en leur milieu à la limite de la Réserve naturelle et sont parallèles au trait de côte de manière à conserver les faciès les plus similaires possibles dans la Réserve et hors Réserve.

Ces radiales ont été échantillonnées en décembre 1997 et en janvier, février et avril 1998. A chaque campagne, un prélèvement tous les 100 mètres est effectué sur chacune des radiales (soit 10 dans la Réserve, 10 hors réserve et 1 sur la limite par radiale).

En complément des radiales, en mars 1998, huit enclos de 2 m x 2 m ont été matérialisés sur le terrain par quatre piquets métalliques dépassant du sol d'environ 50 cm et reliés par des fils métalliques situés à 15 et 50 cm de la surface. Ces enclos ont été échantillonnés entre le 7 et le 9 avril 1998. Un d'entre eux a été détruit à la suite d'une tempête.

Méthode d'échantillonnage

Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un carottier de $1/50^{ème}$ de m^2. La carotte est sortie du carottier est disposé sur le sol. Deux techniques sont utilisées pour mesurer la profondeur d'enfouissement des animaux. Pour les échantillons collectés sur les radiales, la carotte est coupée transversalement en quatre fractions (Fig. 2). Pour les échantillons collectés dans les enclos et pendant l'hiver 1998-1999, la carotte est coupée en bandes longitudinales (HULSCHER, 1973 ; ZWARTS & WANINK, 1989) et la distance séparant le haut de la carotte du haut de la coquille est assimilée à la profondeur d'enfouissement. En cas de mesure litigieuse, cette dernière est systématiquement arrondie 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 en raison du risque de déplacement passif lié au frottement du carottier lors de l'échantillonnage.

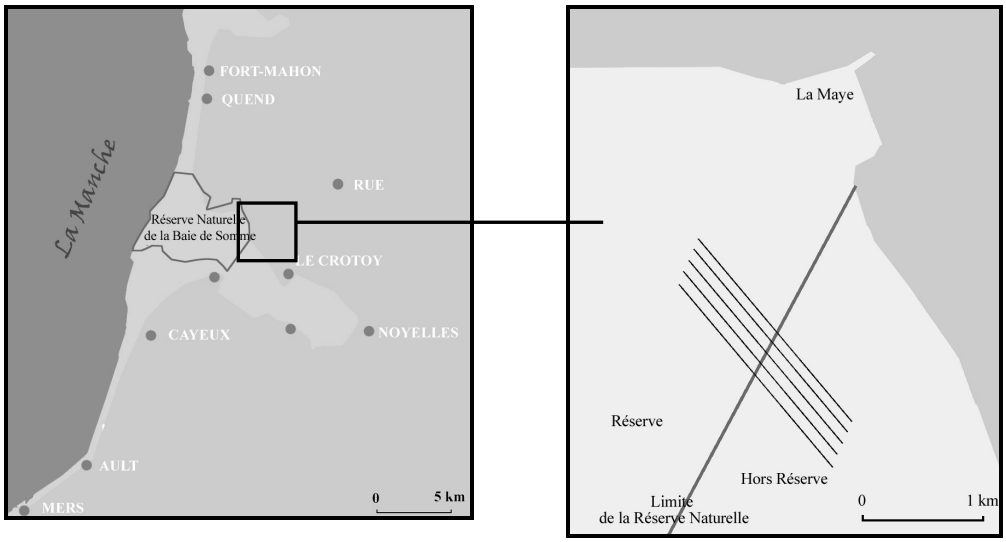


Figure 1 : Localisation des radiales échantillonnées au cours des campagnes de décembre 1997 à avril 1998

Tableau II : Classes de profondeur d'enfouissement utilisées pour l'échantillonnage des radiales

Classe de profondeur	Profondeur	Espèces étudiées
A	0 à 2 cm	Coque et Macoma
B	2 à 4 cm	Coque et Macoma
C	4 à 8 cm	Macoma
D	8 cm et plus	Macoma

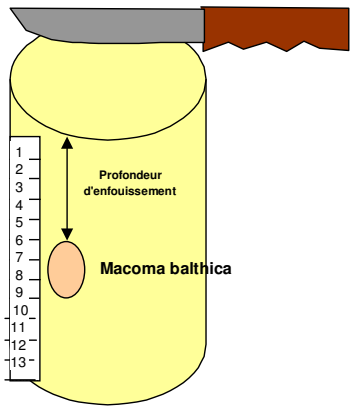


Figure 2 : Schéma du protocole d'estimation de la profondeur d'enfouissement des *Macoma balthica* pour les échantillons collectés dans les enclos et en dehors

Analyse des échantillons

Une fois au laboratoire, les animaux sont rincés et congelés dans l'attente de leur analyse. Ils sont mesurés au centième de millimètre à l'aide d'un pied à coulisse. La détermination de l'âge repose sur le

nombre de stries d'accroissement qui ornent la coquille. La chair est extraite de l'animal à l'aide d'un scalpel et disposée dans une coupelle en aluminium. La coquille est placée dans une autre coupelle.

Les coupelles sont ensuite placées dans une étuve à 60 °C pendant au minimum 48 heures. Après pesée, elles sont disposées dans un four à calcination à 550°C pendant au minimum 2 heures. La biomasse individuelle correspond à la différence de poids entre la masse sèche (à la sortie de l'étuve) et la masse calcinée (à la sortie du four).

Le ratio existant entre la masse de matière organique et la masse de la coquille constitue une indication de la profitabilité de la proie pour le prédateur qui l'ingère. Un ratio élevé indique un bon apport énergétique et un faible niveau de défense.

Analyse statistique

Une éventuelle différence dans les densités de bivalves entre l'intérieur et l'extérieur de la réserve est testée sur les effectifs totaux, à l'aide du test t avec la correction de Yates (ddl = 1).

En utilisant les données obtenues sur la grille d'échantillonnage, les différences de profondeur d'enfouissement entre l'intérieur et l'extérieur de la réserve sont comparées par classes de taille de 1 mm en utilisant le test t. Pour cela, les catégories de profondeur a-b-c-d ont été transformées en données numériques : a = 1, b = 3, c = 6, d = 9 cm. Comme plusieurs tests devaient être réalisés, les valeurs de probabilités sont fournies avec la correction de Bonferroni.

En utilisant les données des exclos, les différences de profondeur à l'intérieur et à l'extérieur sont testées par la profondeur moyenne de chaque classe de taille (en mm), et en ôtant la valeur de la profondeur à l'intérieur de l'exclos de la valeur à l'extérieur de celui-ci. Ce calcul permet d'obtenir sept différences par classe de taille. La moyenne de la distribution de ces différences est testée sur la base de l'hypothèse nulle que la différence est nulle (c'est à dire que la profondeur d'enfouissement à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve est identique). En soustrayant les valeurs par exclos, de grandes différences dans la profondeur moyenne entre les exclos (par exemple dues aux caractéristiques du sédiment liées à l'hydrodynamisme), sont corrigés, ce qui renforce le test de comparaison.

Résultats

Densité et âge des populations de bivalves

Conformément à la prévision, tant pour les Coques que pour les Tellines baltiques, et quelque soit la période considérée, la densité et la longévité sont plus importantes en dehors de la Réserve Naturelle qu'à l'intérieur (fig. 3, $\chi^2_{15} = 62,7$; $p < 0,05$).

Tableau III : Densités (individus/m^2) de *Macoma balthica* à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve

Mois	Intérieur	Extérieur	Ratio	Correction de Yates	P
Décembre	1157	1731	1,5	113	<0,001
Janvier	648	1344	2,1	242	<0,001
Février	638	1288	2,0	218	<0,001
Avril	779	1024	1.3	33	<0,001

Tableau IV : Densités (individus/m^2) de *Cerastoderma edule* à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve

Mois	Intérieur	Extérieur	Ratio	Correction de Yates	P
Décembre	91	156	1,7	16,6	<0,001
Janvier	58	88	1,5	5,76	<0,025
Février	44	140	3,2	49	<0,001
Avril	56	187	3,4	69,6	<0,001

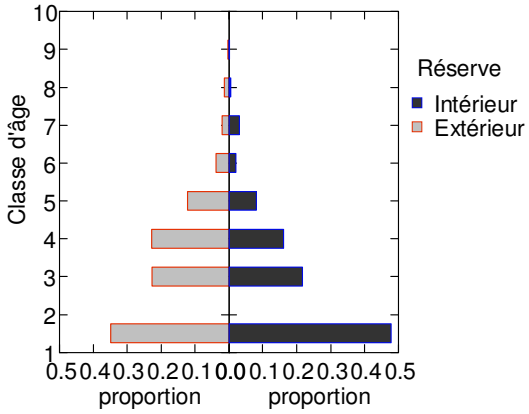


Figure 3 : Distribution des classes d'âge en avril des populations de Tellines baltiques à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve (les classes d'âges 1 et 2 sont regroupées)

Profondeur d'enfouissement

Les Tellines baltiques présentent une différence de profondeur d'enfouissement en fonction de leur localisation, à l'intérieur ou à l'extérieur de la réserve (Fig. 4 et 5), où les différences sont significatives pour les classes de taille de coquilles allant de 3 à 15 et 17 mm en décembre, pour les classes de taille de 12 à 16 mm en avril. La différence de profondeur d'enfouissement caractérise également les bivalves dans et à l'extérieur des exclos. La profondeur est significativement plus importante à l'intérieur pour les classes de taille 13 et 14 mm (Fig. 6).

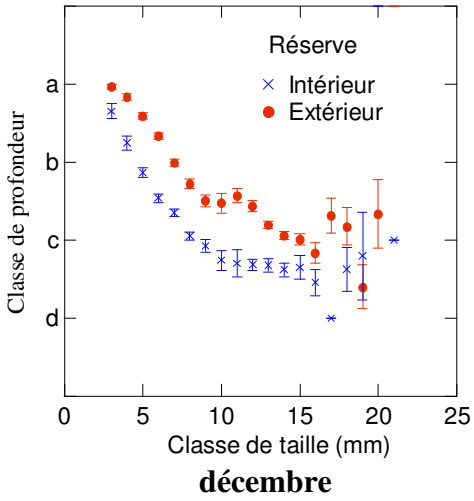


Figure 4 : Distribution des profondeurs d'enfouissement de *M. balthica* en fonction de la taille à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve en décembre. Les points sont fournis avec l'erreur standard ($N_{insideinterieur}$= 1100; $N_{outsideexterieur}$= 1691).

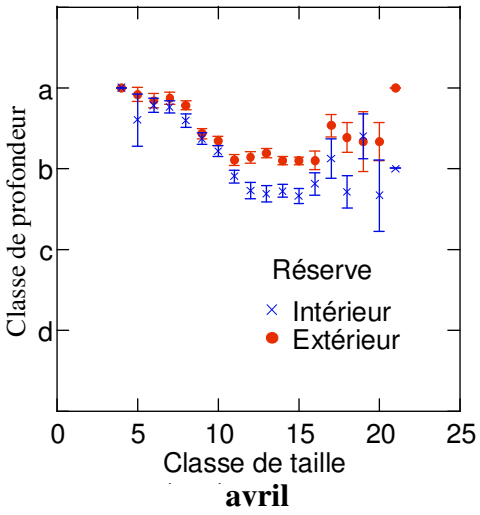


Figure 5 : Distribution des profondeurs d'enfouissement de *M. balthica* en fonction de la taille à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve en avril ; Les points sont fournis avec l'erreur standard ($N_{insideinterieur}$= 568; $N_{outsideexterieur}$= 787)

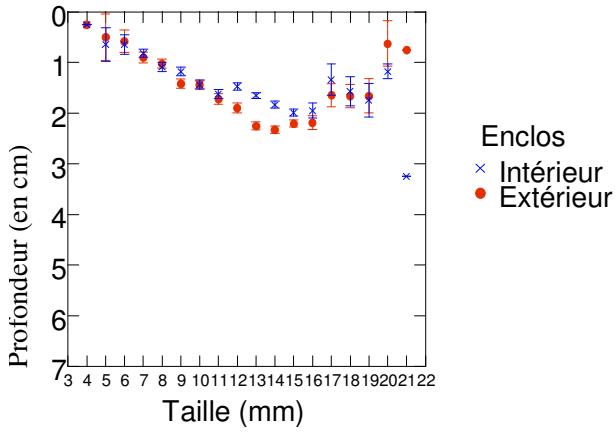


Figure 6 : Représentation de la profondeur d'enfouissement de *Macoma balthica* en avril par classe de taille à intérieur et à l'extérieur de sept enclos combinés (n = 1777) ; les erreurs standards sont fournies pour chaque classe de taille

Indice de condition

Tant pour les Tellines baltiques que pour les Coques, le ratio entre la masse de matière organique et la masse de la coquille en fonction de la taille de la coquille est plus élevé à l'extérieur de la réserve qu'à l'intérieur (Fig. 7 et Fig. 8).

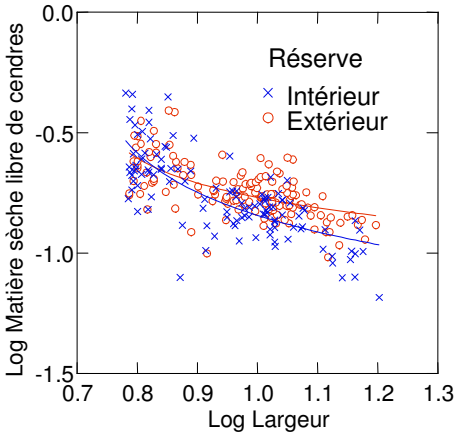


Figure 7 : Relation (Log-transformée) entre le ratio matière organique/coquille et taille à l'extérieur et à l'intérieur de la réserve pour *Macoma balthica*

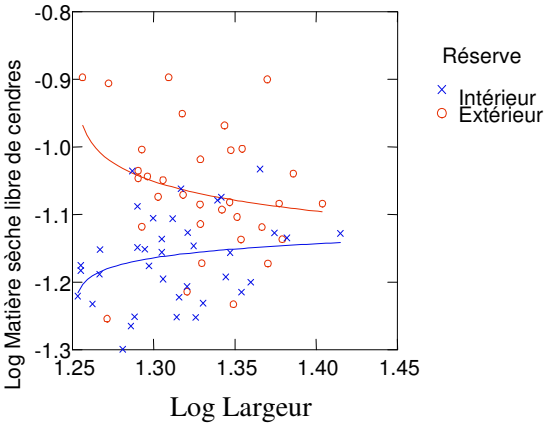


Figure 8 : Relation (Log-transformée) entre le ratio matière organique/coquille et taille à l'extérieur et à l'intérieur de la réserve pour *Cerastoderma edule*

Discussion

Plusieurs différences apparaissent dans les caractéristiques des populations de bivalves en fonction de la pression de prédation. Les secteurs soumis à la plus forte prédation présentent les densités les plus faibles et les populations les plus jeunes. Les densités sont plus importantes à l'extérieur de la Réserve et la longévité des animaux y est plus élevée. La prédation a ainsi des effets directs sur la dynamique des populations de proies.

La profondeur d'enfouissement des Tellines baltiques est liée à de nombreux paramètres, tels que leur taille (VASSALLO, 1971; READING et MC GRORTY, 1978), l'infestation par les parasites (HULSCHER, 1973; SWENNEN et CHING, 1974), la température, la nature du substrat, la durée du jour et la longueur du siphon (READING et MCGRORTY, 1978 ; ZWARTS & WANINK 1989). Ces variations de profondeur d'enfouissement ont un effet direct sur l'accessibilité des proies pour un prédateur potentiel (READING et MCGRORTY, 1978).

Les espèces animales sont souvent soumises au risque de prédation, et le comportement qui permet d'augmenter la prise alimentaire augmente généralement également le risque de prédation. Aussi, les individus ajustent leur comportement selon les coûts et bénéfices de chaque situation (LIMA & DILL 1990). De façon assez surprenante, ceci est également vrai pour des espèces comme les bivalves, comme de récentes études commencent à le montrer (ZAKLAN & YDENBERG 1997, EDELAAR 2000 et présente étude).

La prédation a également un effet sur la profondeur d'enfouissement des Tellines baltiques. Plus elle est importante, plus les animaux sont enfouis profondément. Cet effet n'est pas uniquement lié à la consommation des individus en surface par les oiseaux, qui tend à augmenter la profondeur moyenne d'enfouissement des proies survivantes. En effet l'installation de quadrats avec implantation de Tellines baltiques dans ces enclos, met en évidence que cette variation de profondeur d'enfouissement traduit une adaptation comportementale des bivalves qui migrent en profondeur de manière à s'affranchir des risques de prédation en se mettant hors de portée du bec des principaux prédateurs (ZAKLAN & YDENBERG 1997).

D'autres différences significatives apparaissent concernant le ratio entre la masse organique de chair et la masse de la coquille. Tant pour les Tellines baltiques que pour les Coques, ce ratio est plus élevé dans les zones où les prédateurs sont les moins abondants. Ceci indique soit une sélection des prédateurs sur les proies les plus profitables, soit des variations physiologiques des individus en réponse à la présence de prédateurs. Ceci induit un effet négatif sur le rythme d'ingestion des prédateurs (ZWARTS *et al*., 1996).

Il est peu probable que ces variations comportementales et physiologiques des bivalves en réponse à la prédation n'aient lieu qu'en Baie de Somme, mais les terrains d'étude présentant des zones similaires adjacentes avec une importante prédation et sans prédation sont rares. Les Réserves Naturelles françaises estuariennes et littorales des côtes de l'Atlantique et de la Manche s'avèrent être un terrain d'étude privilégié pour ce type d'analyse.

Remerciements

Les auteurs remercient Michel Desprez pour sa participation à l'élaboration du protocole ainsi que pour sa relecture critique du manuscrit. Pour cette étude, il a fallu échantillonner au total 40 kilomètres de radiales dans des conditions météorologiques parfois difficiles. Les auteurs remercient particulièrement Sébastien Bacquet, Fabrice Fagot, Stéphane Herbet et Michel Urban sans qui cette étude n'aurait pas été réalisée, ainsi que Wim J. Wolff pour ses commentaires sur le manuscrit. Cette étude a bénéficiée des fonds de la coopération franco-hollandaise de la N.O.S.R. (Netherlands Organisation for Scientific Research F.00-06).

Bibliographie

EDELAAR P. (2000) Phenotypic plasticity of burrowing depth in the bivalve *Macoma balthica:* experimental evidence and general implications. In: Harper E.M., Taylor J.D. & Crame J.A. (eds.) *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society, London, Special Publications 177: 451-458.

LIMA S.L. & DILL L.M. (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.

HULSCHER J.B. (1973) Burying-depth and trematode infection in *Macoma balthica. Netherlands Journal of Sea Research* 6: 141-156.

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.

REISE K. (1985) Tidal Flat Ecology – An Experimental Approach to Species Interactions. Ecological Studies 54, Springer-Verlag, Berlin.

SWENNEN C. & CHING H.L. (1974) Observations of the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica. Netherlands Journal of Sea Research* 8: 108-115.

SUEUR F. & TRIPLET P. (1998) Evolution de l'ensablement de la Baie de Somme et avenir des stationnements de quelques Anatidés et Limcoles. *Avifaune Picarde* 6 : 75-88.

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, SMACOPI, Groupe Ornithologique Picard, Conservatoire du Littoral, Réserve Naturelle de la Baie de Somme, 510 p.

TRIPLET P., BACQUET S., LENGIGNON A., OGET E. & FAGOT C. (1999 a) Effets des dérangements sur l'Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*) en Baie de Somme, *Gibier Faune Sauvage*, 16 : 45-64

TRIPLET P., FAGOT C., BACQUET S., DESPREZ M., LENGIGNON A., LOCQUET N., SUEUR F. & OGET E. (1998 a) Les relations Coques, Huîtrier-pie, Homme en Baie de Somme, SMACOPI, GEMEL, Réserve Naturelle de la Baie de Somme, FEDER, Ministère de l'Environnement, Conseil Régional de Picardie, Conseil Général de la Somme. 148 p.

TRIPLET P., LENGIGNON A., BACQUET S. & GAUDRY O. (1997) L'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* en Baie de Somme au cours de la vague de froid de janvier 1997, *Avifaune Picarde*, 3 : 103-106.

TRIPLET P., STILLMAN R. & GOSS-CUSTARD (1999 b) Prey abondance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*, 68 : 254-265.

TRIPLET P., SUEUR F., FAGOT C., OGET E. & DESPREZ M. (1999 c) Réponses de l'Huîtrier-pie, *Haematopus ostralegus* à une diminution de sa ressource alimentaire principale en Baie de Somme : la Coque, *Cerastoderma edule, Alauda* : 145-153.

TRIPLET P., MORAND M.-E., BACQUET S., LAHILAIRE L., SUEUR F. & FAGOT C. (1998 b) Activités humaines et dérangements des oiseaux dans la réserve naturelle de la Baie de Somme. *Bull. Mens. ONC*. 235 : 8-15.

VASSALLO M.J. (1971) The ecology of *Macoma inconspicua* (*balthica*) in Central San Francisco Bay: Part 2. Stratification of *Macoma* within the substrate. *The Veliger* 13: 279-284.

ZAKLAN S.D. & YDENBERG R. (1997) The body size-burial depth relationship in the infaunal clam *Mya arenaria. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 215: 1-17.

ZWARTS L. & WANINK J. (1989) Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology* 100: 225-240.

ZWARTS L. & WANINK J. (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. & LE V. DIT DURELL S.E.A. (1996) Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 229-268.