

# IMPACTS A COURT TERME DE LA CONCENTRATION EXPERIMENTALE D'OURSINS (PARACENTROTUS LIVIDUS) SUR LES AUTRES COMPARTIMENTS BENTHIQUES DE L'ECOSYSTEME ROCHEUX INFRALITTORAL MEDITERRANEEN : MISE EN EVIDENCE « D'EFFETS- CASCADE » ?

Nicolas LEBLANC (1, 2), Yves LETOURNEUR (1, \*), Sandrine RUITTON (1) et Christian MARSCHAL (1)

1-Centre d'Océanologie de Marseille, Université de la Méditerranée, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 09, France.

2-Equipe littoral marin, Université de Corse, Faculté des Sciences, BP 52, 20250 Corte, France.

(\* ) Corresponding author. Fax : (+33) 491 411 265 ; E-mail : letourneur@com.univ-mrs.fr

**Mots-clé :** Interactions, Ecosystème benthique rocheux, Espèce-clé, Fonctionnement.

**Résumé.** Des enclos de concentration de l'oursin *Paracentrotus lividus* ont été installés sur un substrat rocheux infralittoral dans le Nord-Ouest de la Méditerranée, et comparés à des enclos témoins, avant et après cette mise en place (soit entre décembre 2001 et mars 2002). Les objectifs de cette expérience sont de comprendre et de quantifier les interactions oursins-phytobenthos-invertébrés-poissons, et plus particulièrement de savoir si la manipulation expérimentale de *P. lividus* permet de mettre en évidence ou non des effets-cascade à court terme sur les autres compartiments. Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence une diminution rapide de la biomasse des algues molles et de l'abondance des invertébrés, notamment des crustacés, dans les enclos de concentration. Cependant, aucune modification nette du compartiment des poissons n'a été identifiée. Cette étude indique que l'oursin *P. lividus* a un rôle important dans le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème benthique méditerranéen. L'augmentation de sa densité, que peut entraîner la pêche excessive de poissons prédateurs, est susceptible d'y induire à court terme des modifications importantes, y compris en hiver, période durant laquelle la dynamique de l'écosystème est encore faible.

## SHORT-TERM IMPACTS OF AN EXPERIMENTAL INCREASE IN DENSITY OF THE SEA-URCHIN *PARACENTROTUS LIVIDUS* ON THE OTHER BENTHIC COMPONENTS OF A MEDITERRANEAN ROCKY SHORE: EVIDENCE FOR “CASCADING-EFFECTS”?

**Key words:** *Interactions, Rocky benthic ecosystem, Key-species, Functionning.*

**Abstract:** Experimental concentration of the number of individuals of the sea-urchin *Paracentrotus lividus* was compared to control areas on a rocky infralittoral zone in the northwestern Mediterranean, in December 2001 and March 2002. The aims of this experience were to understand and to quantify the interaction between sea-urchins, phytobenthos, invertebrates and fish, and in particular if the increase of sea urchins' density allows to evidence short-term cascading-effects on the other taxa. The results highlighted a rapid decrease in the biomass of fleshy algae and in the abundance of some associated invertebrates such as crustaceans within the concentration' enclosures. However, any clear change in fish populations appeared. This study indicates that this sea-urchin has an important role in the functioning of the benthic ecosystem in the Mediterranean. The increase of its density, that could be linked to fishing activities targeting its predator' fish, could generate short term changes, including in winter period when the dynamic of the whole system is weak.

## INTRODUCTION

Les prélèvements exercés sur certaines espèces de poissons ont pour effets directs la diminution de leurs stocks. Le prélèvement de poissons de haut rang trophique peut aussi induire des effets indirects sur l'ensemble de l'écosystème par le biais des relations proies-prédateurs (Sala, 1996). Ce phénomène est plus communément appelé « effets-cascade ». Il est généralement difficile de mettre en évidence ces effets-cascade car les fonctions des espèces de haut rang trophique au sein de l'écosystème ne sont pas toujours bien connues et restent souvent mal quantifiées et leurs effets relativement variables.

Cependant dans certains cas, les effets-cascade semblent évidents, notamment lorsque les poissons dont les populations diminuent en densité sont des prédateurs d'espèces capables de modifier fortement l'écosystème. C'est le cas par exemple des poissons, comme les Sparidae, qui consomment les oursins *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) dont le broutage a un impact important sur les populations d'algues benthiques méditerranéennes (Sala & Zabala, 1996).

En milieu tempéré, une forte densité d'oursins induit des modifications dans la structure des peuplements phytobenthiques, notamment la diminution des algues molles dressées au profit des algues calcaires

encroûtantes et arborescentes (Lawrence, 1975, Sala, 1996). Le contrôle des oursins par les prédateurs tels que les loutres de mer, les étoiles de mer, les poissons et les homards sont bien connus dans le Nord-Est de l'océan Pacifique (Cowen, 1983, Duggins, 1983, Tegner & Levin, 1983, Estes & Duggins, 1995), ainsi qu'en milieu tropical comme les récifs coralliens (Hay, 1984, Levitan, 1992, Hughes, 1994).

Une étude menée dans le Nord-Ouest de la Méditerranée (Îles Médées, Espagne) a permis de comparer une zone marine protégée, où la pêche est interdite, et une zone voisine non-protégée (Sala, 1996, Sala & Zabala, 1996). La taille et la densité des poissons sont supérieures dans la zone protégée, et la pression de prédation exercée par les poissons sur les oursins *Paracentrotus lividus* est cinq fois plus forte dans cette même zone que dans les zones non-protégées. Les poissons, et en particulier les sparidés, sont décrits comme le principal facteur de régulation des populations d'oursins. Cependant, Sala *et al.* (1998) indiquent que la relation poisson-oursin est complexe puisque l'efficacité des prédateurs est influencée par la structure de l'habitat en terme d'abris pour les oursins, et que tous les poissons n'ont pas le même impact sur les oursins. Certains ne les consomment pas, les labridés et les gobiidés consomment les juvéniles, et les sparidés consomment les juvéniles et les adultes (Sala, 1997). Sala *et al.* (1998) ont également montré qu'il existe d'autres facteurs importants pour la régulation de la densité des populations d'oursins. Les influences océanographiques, comme la température de l'eau (Turon *et al.*, 1995), et la pollution qui peut augmenter la quantité de nutriments ont un impact positif sur la dynamique des oursins (Harmelin *et al.*, 1981). Inversement, les maladies et la récolte des oursins ont un impact négatif (Azzolina, 1988).

Les objectifs de cette étude sont de comprendre et de quantifier les interactions oursins-phytobenthos-poissons-invertébrés (autres que *P. lividus*) de l'écosystème benthique de substrat rocheux en Méditerranée. Pour cela, le compartiment des oursins a été manipulé afin d'observer, s'ils existent, les effets-cascade induits sur les autres compartiments (figure 1). Cette problématique a été très peu étudiée en milieux rocheux méditerranéen à laquelle, à notre connaissance, seul Sala (1996, 1997) s'est intéressé. Le présent travail a concerné l'étude d'enclos de concentration de l'oursin *Paracentrotus lividus* et d'enclos témoins à deux périodes différentes durant la saison hivernale, et vise à définir si *P. lividus* est capable, dans un court laps de temps (~ 2 mois) et pendant une période peu favorable pour la dynamique générale de l'écosystème et en particulier du phytobenthos, de contrôler la dynamique des autres compartiments, et, si oui, de quelle façon. Outre l'aspect temporel, cette étude se différencie des travaux réalisés par Sala (1996, 1997) au niveau de

l'accès aux compartiments et de l'échelle spatiale. En effet, cet auteur a utilisé des enclos dans le but d'exclure les poissons et n'a pas manipulé les oursins, alors que dans notre étude les enclos ne sont pas complètement fermés, laissant libre accès aux poissons, et les oursins sont manipulés. La surface des enclos est de 0,1 m<sup>2</sup> dans son cas contre 4 m<sup>2</sup> dans le notre. Les questions posées sont donc les suivantes : (1) est-ce que *Paracentrotus lividus*, dont l'alimentation à base d'algues molles dressées est bien établie (Verlaque, 1984, 1987), a une consommation suffisamment importante en période hivernale pour qu'une diminution significative de la biomasse algale puisse s'observer en moins de deux mois, et (2) est-ce que cette éventuelle diminution de la biomasse algale se répercute sur les autres compartiments étudiés (invertébrés benthiques et poissons) ?

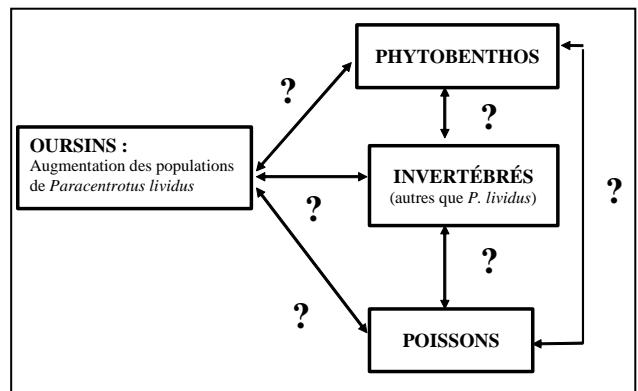


Figure 1. Représentation schématique des questions posées au cours de cette étude, à savoir y a-t-il des liens, directs et/ou indirects, entre l'augmentation expérimentale de la densité des oursins et les autres compartiments de l'écosystème benthique rocheux en Méditerranée ? Si oui, peut-on les quantifier, et peut-on préciser les interactions oursins-phytobenthos-poissons-invertébrés (autres que *P. lividus*) à un niveau taxonomique plus précis ?

*Figure 1: Scheme of the questions assessed in this work : do direct or indirect links exist between the experimental increase in sea-urchins density and the other components of the benthic ecosystem in Mediterranean rocky bottom ? If so, are we able to quantify them, and can we precise existing interactions between sea-urchins, phytobenthos, invertebrates (other than *P. lividus*) and fish at a determined taxonomic level ?*

## MATERIEL ET METHODES

### Site d'étude

Le site expérimental se situe dans l'infralittoral rocheux du golfe de Marseille, au niveau de la Station Marine d'Endoume (5°20' E et 43°20' N). Les enclos ont été installés sur une dalle rocheuse sub-horizontale à une profondeur de 6 à 7 mètres. Cette dalle a été choisie pour son très faible relief, ce qui limite considérablement le nombre d'anfractuosités dans lesquelles pourraient se concentrer les oursins et facilite par ailleurs la mise en place des enclos, et également pour avoir une couverture phytobenthique jugée *a priori* homogène sur l'ensemble de sa surface (Verlaque, comm. pers.). La dalle présente successivement trois enclos de concentration, et deux enclos témoins ; la surface de

cette dalle ne permettant pas d'installer un troisième enclos témoin. L'environnement autour de la dalle est caractérisé par la présence de zones de blocs rocheux de différentes tailles, de zones sableuses, et de taches d'herbiers de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, constituant un ensemble typique des petits fonds infralittoraux méditerranéens.

### **Caractéristiques des enclos**

Les enclos ont été installés en janvier 2002. La surface de chaque enclos est de 4 m<sup>2</sup> (2 m x 2 m). Ils ont été réalisés avec des piquets en métal inoxydable plantés dans la roche et fixé avec de la résine. Ces piquets ont été reliés par des nappes de filet d'une hauteur de 50 cm, de maille étirée de 2 cm, et fixées à la base avec la roche, afin d'éviter l'échappement des oursins. Le filet joue le rôle de barrière pour les oursins, alors que les poissons peuvent librement entrer et sortir des enclos qui ne sont pas fermés vers le haut. Les nappes de filet ont été nettoyées régulièrement pour éviter l'installation du fouling, ce dernier phénomène pouvant induire des modifications comme une baisse de la luminosité, de la vitesse du courant ou de la composition biologique au sein des enclos. De même, les algues et fragments de *P. oceanica* en épave au sein des enclos, retenus par la simple présence des filets, ont été régulièrement enlevés.

Au début du mois de février 2002, les populations de l'oursin *P. lividus* ont été manipulées de telle façon que chacun des trois enclos de concentration possèdent 90 individus (4 à 6 individus par enclos avant la manipulation expérimentale), ce qui est supérieur à la concentration de 16 à 20 indiv./m<sup>2</sup> conduisant à un faciès de surpâturage (Verlaque, 1984). La taille des oursins (diamètre équatorial sans les piquants) avant manipulation ( $2,8 \pm 1,5$  cm) était par ailleurs inférieure à celle des oursins placés dans les enclos ( $4,6 \pm 0,9$  cm). Les enclos de concentration représentent les effets les plus probables de la pêche intensive des poissons sur les populations d'oursins (Sala *et al.*, 1998). Les enclos témoins possèdent quant à eux, tout au long de l'expérience, de 7 à 9 individus de taille moyenne de 4,3 ( $\pm 0,9$ ) cm.

### **Récolte des données**

#### **Comptages et prélevements in-situ**

Les données ont été recueillies tout d'abord avant la mise en place des enclos (décembre 2001), puis un peu moins de deux mois après la manipulation des oursins (mars 2002). En Méditerranée nord-occidentale, le pic de croissance des algues apparaît au printemps et au début de l'été (Ballesteros, 1991). Cette variation de l'abondance et du type d'algue entraîne des modifications au sein des populations d'invertébrés associés (Martin-Smith, 1993, Verlaque, comm. pers.). L'expérience s'est donc déroulée à une période où la dynamique de l'écosystème benthique infralittoral est encore faible.

Pour chacune des deux périodes et pour chaque enclos, l'échantillonnage a comporté deux parties. Tout d'abord, un ensemble de trois comptages visuels de poissons (= trois répliquats) en plongée sous-marine a été réalisé, avec détermination de la taille des individus selon la technique d'Harmelin-Vivien *et al.* (1985). La biomasse des poissons a été déterminée à partir de relations taille-poids existantes (Ody, 1987). La deuxième partie a consisté en trois prélèvements de benthos sur une surface de 225 cm<sup>2</sup> (15 x 15 cm) suivant les recommandations de Boudouresque (1971). Le matériel récolté a été conservé dans de l'alcool jusqu'à son analyse (dénombrement des invertébrés et mesure de la biomasse algale).

#### **Analyse des échantillons de benthos**

Au total, 30 échantillons ont été traités et l'identification des organismes s'est faite à l'aide de « Fauna und Flora des Mittelmeeres » (Riedl 1983). Après avoir observé de façon préliminaire différents échantillons (Leblanc, données non publiées), les grands groupes d'invertébrés à prendre en compte ont été définis : annélides (polychètes errants et sédentaires), mollusques (gastropodes, bivalves et placophores), crustacés (copépodes, amphipodes, décapodes, anisopodes, isopodes, cumacés et ostracodes), ophiures, acariens, sipuncles, pantopodes, spongiaires et ascidies.

Ces observations préliminaires ont montré qu'il était impératif de choisir une méthode de tri permettant à la fois de s'affranchir des individus les plus petits, trop nombreux pour être tous pris en compte, mais aussi de ne pas mésestimer la diversité taxonomique, notamment pour les organismes de taille « modeste ». Deux possibilités s'offraient pour déterminer la quantité de ces différentes catégories d'invertébrés : mesurer la biomasse ou bien le nombre d'individus. La détermination de la biomasse permet de négliger les individus de petite taille. Cependant, les individus de grande taille risquent alors d'avoir une influence trop importante sur les résultats. La méthode du dénombrement nécessite la définition d'une taille minimale à partir de laquelle les invertébrés ne sont plus comptabilisés. Dans notre cas, la technique du dénombrement à la loupe binoculaire s'est avérée être la solution la plus judicieuse, notamment du point de vue de la précision du résultat attendu. La maille choisie a été de 0,5 mm, ce qui a permis d'intégrer la macrofaune (de taille supérieure à 1 mm) et une partie de la méiofaune, notamment les copépodes, certains amphipodes ou encore les nématodes (Bellan-Santini, comm. pers.). Seuls les spongiaires et les ascidies ont été pesés et non pas dénombrés, du fait de leur mode de vie colonial.

Une seconde phase dans l'analyse des échantillons benthiques a consisté en la détermination des biomasses algales. Les algues calcaires encroûtantes recouvrent la totalité du substrat sur plusieurs couches d'épaisseur (taux de recouvrement supérieur

à 100%, Verlaque, 1987). Elles n'ont pas été pesées car il est difficile, voire illusoire, de les séparer de la roche. Les différentes catégories d'algues pesées ont été : les algues calcaires articulées, *Codium cf. adhaerens* (Cabera) C. Agardh, *C. bursa* J. Agardh, *C. vermilara* (Oliv.) Delle Chiaje, *Asparagopsis armata* Harvey, et le reste des algues molles (hors *Codium* spp. et *A. armata*) en séparant celles dont la taille est supérieure à 5 cm des autres. Les algues calcaires sont généralement évitées par les oursins, et ne sont consommées qu'en situation de manque prononcé (Verlaque, 1987). Il en va de même avec *Codium* spp. et *A. armata*, ainsi que les algues de grandes tailles, généralement évitées au profit des algues de tailles plus petites (Verlaque, 1987) ; raison pour laquelle elles ont été séparées du reste des algues molles. Pour les différentes catégories d'algues, les masses humides ont été déterminées après rinçage à l'eau douce (pour éliminer les sels susceptibles de cristalliser lors du passage à l'étuve) et égouttage quelques minutes sur un papier Joseph. Les masses sèches ont été mesurées après passage à l'étuve pendant 24 h à 60°C.

### Analyses statistiques

Pour chaque compartiment (poissons, algues et invertébrés associés), les différents taxons ont été traités de manière indépendante, et suivant la méthode décrite ci-dessous, afin de mettre en évidence la présence de variations aux niveaux spatial (entre les enclos de concentration et les enclos témoins) et temporel (entre décembre 2001 et mars 2002). Tout d'abord, une analyse de l'homogénéité des variances a été réalisée par le test de Levène. Si les variances se sont avérées homogènes, une ANOVA à deux facteurs (spatial x temporel) a été employé. En cas de différence significative, les échantillons responsables de l'hétérogénéité ont été identifiés *a posteriori* par le test Student-Newman-Keuls, ou test-*t*, pour des échantillons indépendants.

Si les variances n'étaient pas homogènes, un test non paramétrique, le test U de Wilkoxon-Mann-Whitney, a été utilisé.

## RESULTATS

### Le phytobenthos

Seules les données des biomasses sèches sont présentées ici ; les biomasses humides ayant donné des résultats similaires (Leblanc, données non publiées). Le test de Levène a montré que les variances de ces échantillons ne sont pas homogènes, le test U de Wilkoxon-Mann-Whitney a donc été utilisé pour comparer les biomasses sèches de chaque taxon aux niveaux spatial et temporel. Du point de vue spatial, les résultats indiquent qu'avant la manipulation des oursins (Tableau I), il n'y avait pas de différence significative entre les deux types d'enclos (Tableau II). En mars, les biomasses des algues molles totales et des algues molles de taille inférieure à 5 cm, ont été significativement plus faibles dans les enclos de concentration que dans les enclos témoin (0,70 vs 1,36 g, et 0,68 vs 1,33 g, respectivement).

Entre décembre 2001 et mars 2002, la biomasse sèche des algues molles totales (hormis *Codium* spp. et *Asparagopsis armata*), a augmenté de 0,72 à 1,36 g pour les enclos témoins, et a diminué de 1,63 à 0,70 g pour les enclos de concentration (Tableau I). Ces variations ont été significatives (Tableau II). Cependant, la biomasse des algues molles de tailles inférieures à 5 cm s'est accrue significativement de 0,58 à 1,33 g au sein des enclos témoins, mais la réduction de 1,30 à 0,58 g dans les enclos de concentration n'a pas été significative (Tableau II). La biomasse des algues de taille supérieure à 5 cm a diminué pour les deux types d'enclos, mais de façon non significative. L'espèce *A. armata* a été absente en décembre 2001, et a été présente en faible quantité en mars 2002 dans les deux types d'enclos.

	Décembre 2001		Mars 2002	
	Concentration	Témoin	Concentration	Témoin
Algues molles < 5 cm	1,30 (0,9)	0,58 (0,3)	0,68 (0,4)	1,33 (0,4)
Algues molles > 5 cm	0,33 (0,6)	0,14 (0,2)	0,01 (+)	0,03 (+)
Total algues molles	1,63 (0,9)	0,72 (0,4)	0,70 (0,4)	1,36 (0,4)
	-	-	0,01 (+)	0,02 (+)
<i>Codium adhaerens</i>	0,35 (0,5)	-	0,05 (0,3)	0,45 (1,2)
<i>C. bursa</i>	-	0,02 (+)	0,01 (+)	-
<i>C. vermilara</i>	-	0,03 (0,1)	-	-
Algues calcaires articulées	0,44 (0,3)	0,63 (0,4)	0,42 (0,5)	0,42 (0,3)

Tableau I. Masses sèches moyennes (g/échantillon) des différents « taxons » obtenues pour chaque type d'enclos (concentration et témoin), et pour chaque série de données (décembre 2001 et mars 2002). Les écarts types figurent entre parenthèses, les résultats notés « - » indiquent l'absence du taxon dans l'échantillon, et les résultats notés « + » indiquent un écart-type inférieur à 0,01. (N concentration = 9 ; N témoin = 6).

Table II. Mean wet biomass (g/sample) for different taxa obtained for each type of enclosure (concentration and control) and for each period (December 2001 and March 2002). Standard deviation are into brackets, results noted « - » indicate absence of the taxa in the sample, and results noted « + » indicate a standard deviation lower than 0.01. (N concentration = 9, N control = 6).

	<b>Spatial</b>		<b>Temporel</b>	
	Cd/Td	Cm/Tm	Cd/Cm	Td/Tm
Algues molles < 5 cm	0,126	<b>0,009</b>	0,145	<b>0,006</b>
Algues molles > 5 cm	0,981	0,409	0,354	0,337
Total algues molles	0,059	<b>0,009</b>	<b>0,024</b>	<b>0,025</b>
<i>Asparagopsis armata</i>	-	0,409	<b>0,047</b>	0,055
<i>Codium adhaerens</i>	0,289	0,316	0,508	0,150
<i>C. bursa</i>	0,596	0,724	0,691	0,631
<i>C. vermiculata</i>	0,596	-	-	0,631
Algues calcaires articulées	0,406	0,814	0,453	0,337

Tableau II. Résultats du test U de Wilkoxon–Mann–Whitney de comparaison des biomasses sèches des différents « taxons » d’algues au niveau spatial (concentration / témoin) et temporel (décembre 2001 / mars 2002). Les valeurs indiquent les probabilités p, les variations significatives sont notées en gras ( $p < 0,05$ ), et les échantillons non-testés (absence du taxon dans les deux échantillons) sont notés « - ». Cd = Concentration décembre ; Cm = Concentration mars ; Td = Témoin décembre ; Tm = Témoin mars.

*Table II. Results of the Wilkoxon–Mann–Whitney test of comparison of means of wet biomass for different algal « taxa » at spatial (concentration / control) and temporal (December 2001 / March 2002) scales. Values indicate p, significant variations are in bold ( $p < 0.05$ ) and non-tested samples (absence of the « taxa » in both samples) are noted « - ». Cd = concentration December, Cm = concentration March, Td = control December, and Tm = control March.]*

L’augmentation de la biomasse de cette algue a été significative pour les enclos de concentration ( $p = 0,047$ ) et en limite de significativité pour les enclos témoins ( $p = 0,055$ ). Les autres catégories d’algues n’ont pas varié de manière significative.

### Les invertébrés associés

Le test de Levène a montré que seules les données des copépodes, amphipodes, acariens, sipuncles et ascidies ne possédaient pas des variances homogènes, ces données ont donc été analysées par le test U de Wilkoxon–Mann–Whitney. Les données des autres taxons ont été analysées par une ANOVA à deux facteurs (spatial x temporel), suivi d’un test-*t a posteriori* en cas de différence significative au sein des échantillons. Afin d’avoir une meilleure vue d’ensemble, les résultats ont d’abord été rassemblés par « grands groupes » : les invertébrés totaux, les annélides (polychètes errants et sédentaires), les mollusques (gastropodes, bivalves et placophores) et les crustacés (copépodes, amphipodes, décapodes anisopodes, isopodes, cumacés et ostracodes) (figure 2).

L’abondance des invertébrés totaux et des crustacés a augmenté significativement dans les enclos témoins pendant l’expérience ( $p = 0,006$  et  $p = 0,005$ , respectivement), ce qui n’a pas été le cas dans les enclos de concentration (figure 2). L’abondance des annélides et des mollusques n’a pas varié de manière significative entre décembre 2001 et mars 2002, et cela pour les deux types d’enclos. La densité des mollusques, des crustacés et des invertébrés totaux, a été supérieure dans les enclos témoins par rapport aux enclos de concentration en mars 2002, alors qu’il n’y a pas eu de différence significative entre ces deux types d’enclos en décembre 2001 (figure 2). Le groupe des crustacés a montré la plus grande différence entre les enclos de concentration et les enclos témoins en mars 2002, leurs densités

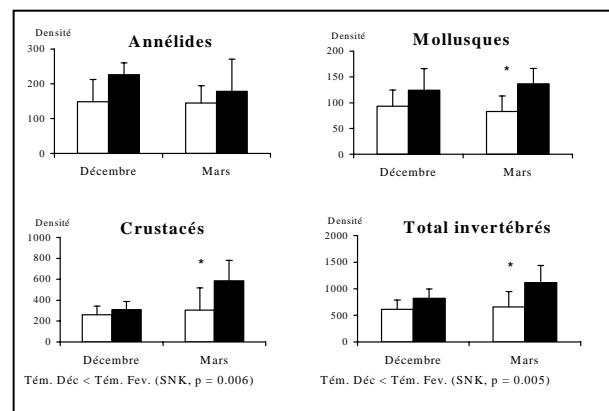


Figure 2. Densités moyennes (indiv./échantillon  $\pm$  écart-type) de chaque groupe d’invertébrés, selon le type d’enclos (concentration et témoin), et pour chaque série de données (décembre 2001 et mars 2002). Les différences significatives entre les enclos de concentration et les enclos témoins sont notées « \* » (test-SNK,  $p < 0,05$ ). Les variations temporelles significatives sont indiquées en bas des histogrammes. Enclos de concentration ( $N = 9$ ) en blanc, enclos témoin ( $N = 6$ ) en noir.

*Figure 2. Mean densities (indiv./sample  $\pm$  standard deviation) for each invertebrate' group depending on enclosure type (concentration and control) and on time (December 2001 and March 2002). Significant differences between enclosures are noted « \* » (SNK-test,  $p < 0.05$ ). Significant temporal variations are noted under the graphs. Concentration enclosures ( $N = 9$ ) in white, and control enclosures ( $N = 6$ ) in black.*

moyennes par enclos ont été respectivement de 304 vs 585 indiv./échantillon.

Les variations significatives les plus marquées de la densité (Tableau III) ont été celles des gastropodes, des copépodes, des amphipodes, des ostracodes et des acariens (Tableaux IVa, b). La densité des amphipodes a diminué significativement dans le temps pour les enclos de concentration (63,8 vs 18,3 indiv./échantillon), alors qu’une augmentation, néanmoins non significative, est apparue dans les enclos témoins (46,8 vs 59,2 indiv./échantillon). De ce fait, en mars 2002, ce taxon a été significativement moins abondant dans les enclos de concentration que dans les enclos témoins ( $p = 0,002$ ). Les gastropodes, les copépodes, les ostracodes et les acariens ont subit

Taxons	Décembre 2001		Mars 2002	
	Concentration	Témoin	Concentration	Témoin
Polychètes errants	130,7 (56,3)	194,2 (29,5)	128,6 (48,3)	155,7 (83,1)
Polychètes sédentaires	18,0 (9,5)	32,0 (5,2)	16,2 (3,3)	22,8 (9,9)
Gastropodes	54,2 (19,0)	67,2 (25,3)	51,1 (15,2)	93,7 (22,9)
Bivalves	34,7 (14,5)	47 (17,6)	26,9 (17,1)	36,2 (10,2)
Placophores	4,3 (3,5)	10,0 (3,6)	5,0 (2,7)	7,0 (5,1)
Nématodes	85,6 (27,6)	124,5 (34,1)	101,3 (40,2)	155,3 (20,9)
Copépodes	127,6 (37,2)	181,2 (56,7)	219,6 (187,3)	410,3 (169,6)
Amphipodes	63,8 (50,9)	46,8 (22,9)	18,3 (9,6)	59,2 (19,0)
Décapodes	1,7 (0,9)	1,2 (0,8)	2,2 (1,9)	1,7 (1,2)
Anisopodes	10,3 (8,5)	17,2 (4,5)	14,0 (7,9)	15,7 (4,6)
Isopodes	1,4 (2,2)	2,5 (1,8)	2,3 (2,3)	2,7 (1,2)
Cumacés	2,6 (1,8)	1,2 (1,0)	2,3 (2,2)	3,8 (1,5)
Ostracodes	51,9 (20,6)	59,2 (16,3)	45,4 (24,1)	91,8 (29,4)
Ophiures	2,1 (1,5)	2,7 (2,3)	2,0 (1,4)	1,7 (1,2)
Acariens	20,4 (9,7)	29,2 (5,4)	22,2 (12,4)	56,5 (24,4)
Sipuncles	1,4 (1,4)	1,3 (1,5)	1,6 (1,2)	1,2 (1,2)
Pantopodes	0,8 (0,8)	0,8 (1,6)	0,6 (0,7)	0,7 (1,0)
Invertébrés indéterminés	0,2 (0,4)	0,3 (0,5)	0,3 (0,7)	0,5 (0,5)
Spongiaires (m. sèche)	0,48 (0,6)	0,55 (1,0)	1,13 (2,3)	0,78 (2,5)
Ascidies (m. sèche)	0,14 (0,4)	0,61 (1,5)	-	0,04 (+)

Tableau III. Densités moyennes de chaque taxon, selon le type d'enclos (concentration et témoin), en décembre 2001 et en mars 2002. Les valeurs correspondent au nombre d'individus par échantillon, sauf pour les spongiaires et les ascidies pour lesquels la biomasse sèche moyenne en g/échantillon est donnée. Les écarts types figurent entre parenthèses, les résultats notés « - » indiquent l'absence du taxon dans l'échantillon, et les résultats notés « + » indiquent un écart-type inférieur à 0,01 (N concentration = 9 ; N témoin = 6).

Table III. Mean densities for each taxa, depending on type of enclosure (concentration and control) in December 2001 and March 2002. Values are numbers of individuals per sample, except for sponges and ascidians for which values are mean wet biomass in g/sample. Standard deviations are into brackets, non-tested samples (absence of the « taxa » in both samples) are noted « - », and results noted « + » indicate a standard deviation lower than 0.01. (N concentration = 9 ; N control = 6).

Taxons	Anova			Test S.N.K. <i>a posteriori</i>			
	SPATIAL	TEMP.	SPA.*TEMP.	Cd / Td	Cm / Tm	Cd / Cm	Td / Tm
Polychètes err.	<b>0,041</b>	0,344	0,395	0,103	0,638	0,938	0,248
Polychètes sed.	<b>0,001</b>	0,059	0,195	<b>0,004</b>	0,230	0,617	<b>0,043</b>
Gastropodes	<b>0,001</b>	0,132	0,059	0,234	<b>0,003</b>	0,747	<b>0,031</b>
Bivalves	0,070	0,115	0,791	-	-	-	-
Placophores	<b>0,010</b>	0,403	0,193	<b>0,034</b>	0,312	0,704	0,170
Nématodes	<b>0,001</b>	0,064	0,537	0,075	<b>0,010</b>	0,309	0,110
Décapodes	0,285	0,285	0,955	-	-	-	-
Anisopodes	0,116	0,682	0,332	-	-	-	-
Isopodes	0,363	0,487	0,634	-	-	-	-
Cumacés	0,933	0,073	<b>0,036</b>	0,306	0,254	0,790	0,063
Ostracodes	<b>0,004</b>	0,137	<b>0,031</b>	0,553	<b>0,004</b>	0,557	<b>0,021</b>
Ophiures	0,855	0,364	0,466	-	-	-	-
Pantopodes	0,831	0,619	0,643	-	-	-	-
Spongiaires	0,792	0,454	0,711	-	-	-	-

Tableau IVa. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (spatial \* temporel) et du test SNK comparant la densité des taxons d'invertébrés dont les variances sont homogènes. Les valeurs indiquent les probabilités p, les variations significatives sont notées en gras ( $p < 0,05$ ), et les échantillons non-testés (absence du taxon dans les deux échantillons ou absence de différence significative avec le test ANOVA) sont notés « - ». Cd = Concentration Décembre ; Cm = Concentration Mars ; Td = Témoin Décembre ; Tm = Témoin Mars.

Table IVa. Results of two-way ANOVA (spatial x temporal) and a posteriori SNK-test comparing densities of invertebrates taxa for which variances were homogeneous. Values indicate p, significant variations are in bold ( $p < 0.05$ ) and non-tested samples (absence of the « taxa » in both samples or absence of significant difference with ANOVA) are noted « - ». Cd = concentration December, Cm = concentration March, Td = control December, and Tm = control March.

Taxons	Spatial		Temporel	
	Cd / Td	Cm / Tm	Cd / Cm	Td / Tm
Copépodes	0,059	<b>0,034</b>	0,354	<b>0,010</b>
Amphipodes	0,906	<b>0,002</b>	<b>0,004</b>	0,262
Acariens	0,067	<b>0,010</b>	0,930	<b>0,025</b>
Sipuncles	0,860	0,556	0,791	0,379
Ascidies	0,814	0,289	0,691	0,749

Tableau IVb. Résultats du test U de Wilkoxon–Mann–Whitney de comparaison de densité des taxons d'invertébrés, dont les variances ne sont pas homogènes, en fonction du facteur spatial (type d'enclos) et du facteur temporel (décembre 2001 / mars 2002). Les valeurs indiquent les probabilités p, les variations significatives sont notées en gras ( $p < 0,05$ ). Cd = Concentration Décembre ; Cm = Concentration Mars ; Td = Témoin Décembre ; Tm = Témoin Mars.

Table IVb. Results of the Wilkoxon–Mann–Whitney test of comparison of densities of invertebrates for which variances were not homogeneous, at spatial (concentration / control) and temporal (December 2001 / March 2002) scales. Values indicate p, significant variations are in bold ( $p < 0,05$ ). Cd = concentration December, Cm = concentration March, Td = control December, and Tm = control March.

Taxons	Décembre 2001		Mars 2002	
	Concentration	Témoin	Concentration	Témoin
<i>Coris julis</i>	26,1 (13,7)	7,8 (6,0)	20,0 (29,5)	9,2 (8,4)
<i>Syphodus doderleini</i>	1,6 (4,7)	-	-	-
<i>S. ocellatus</i>	0,6 (2)	5,8 (11,2)	1,6 (3,1)	1,7 (4,1)
<i>S. rostratus</i>	0,8 (2,3)	-	-	-
<i>S. tinca</i>	-	-	-	11,3 (27,8)
<i>Sarpa salpa</i>	-	-	-	21,8 (53,5)
<i>Diplodus sargus</i>	-	-	-	39,5 (80,0)
<i>D. vulgaris</i>	17,2 (18,1)	3,0 (5,0)	5,1 (10,6)	6,7 (8,9)
<i>Serranus cabrilla</i>	4,4 (13,3)	-	-	4,5 (11,0)
Total labridés	29,1 (16,0)	13,7 (8,8)	21,6 (31,5)	22,2 (23,0)
Total <i>Diplodus</i>	17,2 (18,1)	3,0 (5,0)	5,1 (10,6)	46,2 (77,1)
Total poissons	50,8 (21,2)	16,7 (13,3)	26,7 (30,4)	94,7 (96,2)

Tableau V. Biomasses moyennes en g/enclos de chaque espèce de poissons selon le type d'enclos (concentration et témoin), et pour chaque série de données (décembre 2001 et mars 2002). Les écarts types figurent entre parenthèses, et les résultats notés « - » indiquent l'absence du taxon dans l'échantillon (N concentration= 9 ; N témoin= 6).

Table V. Mean biomass in g/enclosure of the different fish taxa, depending of the type of enclosure (concentration and control) and the period (December 2001 and March 2002). Standard deviation are into brackets, and results noted « - » indicate absence of the taxa in the sample (N concentration = 9, N control = 6).

des variations similaires de leurs densités, qui ont doublé dans les enclos témoins entre décembre 2001 et mars 2002 (Tableau III), alors qu'aucune variation significative n'est apparue dans les enclos de concentration (Tableaux IVa, b). Ainsi, ces quatre taxons ont été significativement plus abondants dans les enclos témoins que dans les enclos de concentration en mars 2002.

Les polychètes sédentaires, quant à eux, ont eu une densité très élevée dans les enclos témoins en décembre 2001 (Tableau III), ce qui s'est traduit par des différences significatives entre les deux types d'enclos à cette période, et par une diminution significative de leur abondance entre décembre 2001 et mars 2002 pour les enclos témoins (Tableau IVa).

### Les poissons

Neuf espèces de poissons ont été dénombrées : 5 labridés : *Coris julis* (Linnaeus, 1758), *Syphodus doderleini* (Jordan, 1891), *S. ocellatus* (Forsskål, 1775), *S. rostratus* (Bloch, 1797), *S. tinca* (Linnaeus,

1758), 3 sparidés : *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758), *D. vulgaris* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) et *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) et 1 serranidé : *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758). Les données des biomasses de poisson ayant révélé les mêmes résultats que pour les données en densités (Leblanc, données non publiées), seules les premières seront présentées ci-après. Les variances des échantillons ne sont pas homogènes, sauf pour *C. julis* et le total des labridés. Ces deux groupes de données ont donc été analysés par une ANOVA à deux facteurs, et les autres par le test U de Wilkoxon–Mann–Whitney.

La biomasse des poissons a beaucoup varié au sein de chaque échantillon, et les écarts types ont été élevés (Tableau V). Ainsi, seules les biomasses totales de poissons ont montré des variations significatives (Tableau VIa). De décembre 2001 à mars 2002, la biomasse totale de poissons a diminué significativement dans les enclos de concentration ( $p = 0,024$ ) et a augmenté pour les enclos témoins (limite de significativité). En décembre 2001, la

	<b>Cd / Td</b>	<b>Cm / Tm</b>	<b>Cd / Cm</b>	<b>Td / Tm</b>
<i>Syphodus doderleini</i>	<b>Cd / Td</b>			
<i>S. ocellatus</i>	0,409	0,953	0,627	0,631
<i>S. rostratus</i>	0,724	-	0,691	-
<i>S. tinca</i>	-	0,596	-	0,631
<i>Sarpa salpa</i>	-	0,596	-	0,631
<i>Diplodus sargus</i>	-	0,289	-	0,337
<i>D. vulgaris</i>	0,087	0,517	0,058	0,522
<i>Serranus cabrilla</i>	0,724	0,596	0,691	0,631
Total <i>Diplodus</i>	0,087	0,126	0,058	0,128
Total poissons	<b>0,006</b>	0,087	<b>0,024</b>	0,055

Tableau VIa. Résultats des tests U de Wilkoxon–Mann–Whitney de comparaison de la biomasse des espèces de poisson dont les variances ne sont pas homogènes, en fonction du facteur spatial (type d'enclos) et du facteur temporel (décembre 2001 / mars 2002). Les valeurs indiquent les probabilités p, les variations significatives sont notées en gras ( $p<0.05$ ). Les échantillons non-testés (absence du taxon dans les deux échantillons) sont notés « - ». Cd = Concentration décembre ; Cm = Concentration mars ; Td = Témoin décembre ; Tm = Témoin mars.

Table VIa. Results of Wilkoxon–Mann–Whitney tests of comparison of mean biomass of fish for which variances were not homogeneous, depending on the type of enclosure (concentration and control) and the period (December 2001 and March 2002). Values are p, and significant variations are in bold ( $p<0.05$ ). Non-tested samples (absence of taxa) are noted « - ». Cd = concentration December, Cm = concentration March, Td = control December, and Tm = control March.

Taxon	Anova			Test S.N.K. a posteriori			
	Spatial	Temp.	Spa.*Temp.	Cd / Td	Cm / Tm	Cd / Cm	Td / Tm
<i>Coris julis</i>	<b>0,045</b>	0,730	0,596	0,267	0,279	0,492	0,902
Total labridés	0,382	0,955	0,345	-	-	-	-

Tableau VIb. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (spatial \* temporel) et du test SNK a posteriori comparant la biomasse des espèces de poissons dont les variances sont homogènes. Les valeurs indiquent les probabilités p, les variations significatives sont notées en gras ( $p<0.05$ ), et les échantillons non-testés (absence de différence significative avec l'ANOVA) sont notés « - ». Cd = Concentration décembre ; Cm = Concentration mars ; Td = Témoin décembre ; Tm = Témoin mars.

Table VIb. Results of two-way ANOVA (spatial x temporal) and a posteriori SNK-test comparing densities of fish taxa for which variances were homogeneous. Values indicate p, significant variations are in bold ( $p<0.05$ ) and non-tested samples (absence of significant difference with ANOVA) are noted « - ». Cd = concentration December, Cm = concentration March, Td = control December, and Tm = control March.]

biomasse totale de poissons a été plus importante dans les enclos de concentration que dans les enclos témoins. Cette différence s'est inversée en mars 2002 mais n'a pas été significative (Tableau VIa). Les poissons du genre *Diplodus* ont eu les mêmes variations que le total des poissons. Néanmoins, ces variations n'ont pas été significatives (Tableaux V et VIa). La biomasse des labridés n'a pas varié significativement, ni dans l'espace, ni dans le temps (Tableau VIb).

## DISCUSSION

### Variations des différents compartiments benthiques

L'objectif de ce travail est de comparer les fluctuations des communautés benthiques lors d'une expérience de concentration de l'oursin *Paracentrotus lividus*. En décembre 2001, avant la manipulation des oursins, l'absence de différence significative au sein du peuplement algal entre les enclos de concentration et les enclos témoins confirme l'homogénéité globale de la couverture phytobenthique sur la dalle choisie pour l'expérience, malgré des écarts-type importants soulignant une

certaine variabilité à l'échelle de l'échantillon.

En milieu tempéré, de nombreux auteurs ont décrit des variations saisonnières importantes du phytobenthos (Mukai, 1971, Verlaque, 1987). En milieu infralittoral méditerranéen présentant une faible densité de poissons, le modèle théorique de la dynamique des communautés algales indique que la période hivernale se caractérise par une faible biomasse (Ballesteros, 1991, Sala, 1996). Au début du printemps, la croissance des algues augmente, pour atteindre un pic maximal de biomasse en mai-juin. Le mois de mars se situe donc au début de la période de croissance des algues, ce qui peut expliquer l'augmentation modérée mais significative observée dans les enclos témoins pour les algues molles totales, en particulier pour les algues de taille inférieure à 5 cm, les plus consommées par les oursins (Verlaque, 1984, 1987).

L'oursin *Paracentrotus lividus* est une espèce essentiellement herbivore, il consomme le plus souvent les algues molles dressées à caractère saisonnier marqué (Verlaque & Nédélec, 1983, Verlaque, 1984). Les résultats de cette étude confirme ce résultat, qui était attendu, puisque l'impact de la concentration de *P. lividus* sur le

compartiment algal induit une diminution d'un facteur 2 de la biomasse totale des algues molles en seulement deux mois, alors qu'elle double dans les enclos témoins, et ceci à une période où la dynamique du système est faible. Cependant, cette diminution des algues molles ne conduit pas à un faciès de surpâturage dominé par les algues encroûtantes comme le décrivent Kempf (1962), Verlaque (1984, 1987) et Verlaque & Nédelec (1983). Verlaque (1984) indique que cette altération du phytobenthos intervient à partir d'une densité de *P. lividus* de 16 à 20 individus adultes.m<sup>-2</sup>. Il est possible que la durée de l'expérience (deux mois) ait été trop courte pour mettre en évidence de telles variations, même si la densité de *P. lividus* dans les enclos de concentration a été supérieure à 20 individus adultes.m<sup>-2</sup>.

La biomasse des algues calcaires articulées n'a pas montré de différence significative que ce soit au niveau spatial ou temporel, ce qui peut s'expliquer par la croissance lente de ce type d'algue, et par la courte durée de l'expérience pour pouvoir mettre en évidence d'éventuelles variations. *Asparagopsis armata*, une algue à défense chimique (Codomier *et al.*, 1977), est évitée par les herbivores (Verlaque, 1990). Sala (1996) a suggéré que le broutage des autres algues facilitait la dominance saisonnière de cette espèce à travers la réduction des populations d'algues charnues dressées. *P. lividus* est le principal brouteur en milieu rocheux infralittoral méditerranéen (Kempf, 1962, Verlaque & Nédelec, 1983) et il est possible, qu'en évitant la consommation de cette algue à défense chimique, il favorise sa dominance. Cependant, Frantzis *et al.* (1992) ont montré que les oursins peuvent consommer cette algue lorsque les ressources nutritives sont trop limitées pour qu'ils puissent sélectionner leur alimentation. Les résultats obtenus ne permettent pas d'étayer clairement l'une ou l'autre de ces hypothèses, puisqu'en mars l'abondance d'*A. armata* est encore trop faible.

Dans les enclos témoins, la densité du total des invertébrés, et particulièrement celle des crustacés, a augmenté significativement entre décembre 2001 et mars 2002, ce qui coïncide avec l'augmentation de la biomasse des algues molles dans ces enclos. En milieu tempéré, l'abondance des invertébrés associés aux macrophytes subit des variations importantes au cours de l'année (Mukai, 1971). Cette variation saisonnière serait liée à la dynamique de croissance du phytobenthos fournissant des habitats, des ressources nutritives et des refuges contre la prédation (Ballesteros, 1991, Schneider & Mann, 1991, Martin-Smith, 1993, Sala, 1996). Sala (1996) a montré qu'il existe une corrélation positive entre la biomasse de plusieurs taxons d'invertébrés et la biomasse des algues molles dressées. Cet auteur indique également que la capacité de l'épifaune à profiter de l'augmentation de la quantité des algues

molles dressées dépend du cycle de vie de l'espèce, de sa mobilité et de sa taille. Les espèces ayant un cycle de vie plus court que la période du pic de biomasse algale, et les espèces qui ont synchronisé leur période de reproduction avec le pic saisonnier de biomasse algale, sont susceptibles de tirer le plus profit de cette situation, et de présenter des variations saisonnières de leur abondance liées aux variations saisonnières de la biomasse des algues. La courte durée de notre expérience et la saison hivernale peuvent expliquer pourquoi certains taxons comme les ophiures ou les crustacés de taille « moyenne » (décapodes, etc.) n'ont pas montré de différence significative, alors que d'autres ayant un cycle de vie plus court ont doublé leur densité (« petits crustacés », comme les copépodes). La mobilité des taxons ne semble pas être un paramètre clé pour expliquer les résultats obtenus, même si aucun taxon sessile n'a montré de variation temporelle significative de son abondance.

Les crustacés ont montré les variations temporelles les plus importantes et les réponses les plus marquées à la diminution de la biomasse des algues molles. De nombreux auteurs ont montré une corrélation entre l'abondance des crustacés et celle des algues (Norton, 1971, Crowder & Cooper, 1982, Bell & Westoby, 1986, Diehl, 1992, Sala, 1997). Les algues représentent un habitat de préférence pour ces crustacés, leur apportant à la fois une source de nourriture et un abri contre les prédateurs (Crowder & Cooper, 1982, Bell & Westoby, 1986, Orth *et al.*, 1984). Néanmoins, seuls les copépodes et ostracodes (petits crustacés) ont augmenté leur abondance entre décembre 2001 et mars 2002, ce qui n'a pas été le cas pour les crustacés de plus grande taille comme les décapodes et amphipodes. Sala (1996) a pourtant décrit une variation saisonnière pour les décapodes et les amphipodes mais à une saison plus tardive, avec un pic en mai-juin.

Les acariens ont un cycle de vie, une taille et une mobilité proches des petits crustacés, et ont pu aussi profiter de l'augmentation de la couverture algale. Les gastropodes sont généralement des brouteurs, l'augmentation de la biomasse des algues molles a été pour eux une augmentation de leurs ressources nutritives et de leur protection contre les prédateurs. Sala (1996) a décrit des variations saisonnières pour les gastropodes et a trouvé une relation positive entre leur abondance et celle des algues molles dressées.

Dans les enclos de concentration, la variation de la densité totale des invertébrés a été très faible, et non-significative, alors qu'elle augmente dans les enclos témoins. Ce résultat s'est vérifié pour les trois principaux phylums (annélides, mollusques et crustacés) et il y a de plus eu une diminution significative de la densité des amphipodes. En mars 2002, l'abondance des gastropodes, des nématodes, des copépodes, des amphipodes, des ostracodes et des acariens a été significativement plus importante dans

les enclos témoins que dans les enclos de concentration, alors que la densité de ces taxons ne montrait pas de différence significative entre ces types d'enclos en décembre 2001. Il est alors possible de suggérer que l'impact des oursins sur les algues a eu des effets indirects sur les populations d'invertébrés. D'autres études ont mis en évidence de tels effets-cascade exercés par les brouteurs sur les invertébrés mobiles associés aux algues en milieu corallien (Lobel, 1980, Risk & Sammarco, 1982).

Dans les enclos témoins, la biomasse totale des poissons a augmenté entre décembre 2001 et mars 2002, mais de façon non significative. Cette augmentation a été principalement due à *Diplodus sargus*, *Sarpa salpa*, *Syphodus tinca* et *Serranus cabrilla*, des espèces qui ont été peu fréquentes dans nos relevés. De plus, *D. sargus* et *S. salpa* ont un comportement agrégatif, et sont donc susceptibles de faire varier fortement les résultats du total des poissons. Il faut donc considérer cette forte augmentation avec réserve. La biomasse du total des poissons a diminué significativement dans les enclos de concentration, peut être par une diminution de la disponibilité de la ressource algale, d'un point de vue quantitatif et/ou de par des phénomènes de compétition avec les oursins pour l'accès au phytobenthos. Par ailleurs, avant la mise en place de l'expérience, la biomasse totale des poissons a été significativement supérieure dans les enclos de concentration que dans les enclos témoins, ce qui indique que la répartition des poissons n'a pas été homogène. Il est alors difficile de tirer des conclusions des résultats obtenus. Sachant que les espèces de poissons recensées les plus abondantes se nourrissent à la fois d'algues et d'invertébrés, nous pouvons toutefois suggérer que le compartiment phytobenthique et surtout celui des invertébrés n'aient pas été assez modifiés pour que les poissons soient affectés, ce qui pourrait être attribué à la courte durée de l'étude. L'échelle spatiale de l'expérience (4 m<sup>2</sup>) a pu être également trop petite pour mettre en évidence un impact clair sur le peuplement de poissons dont l'organisation spatiale et temporelle est souvent détectable à une échelle supérieure (Harmelin, 1987), bien que des espèces de petites tailles et à faible rayon d'action, comme les Labridae, puissent être correctement échantillonnées sur des surfaces modestes.

### **Interactions entre les différents compartiments benthiques**

Deux mois après la manipulation expérimentale des oursins, les résultats ont montré que la forte densité de *Paracentrotus lividus* modifiait rapidement le peuplement algal en diminuant fortement la biomasse des algues molles. De nombreux auteurs ont indiqué que le surpâturage de *P. lividus* altère le peuplement phytobenthique en éliminant les algues molles, favorisant ainsi la dominance des algues encroûtantes

et des algues calcaires (Kempf, 1962, Verlaque, 1984, 1987, Verlaque & Nédélec, 1983). Cette couverture d'algues molles fournit des habitats aux invertébrés benthiques de petite taille des ressources nutritives et des refuges contre la prédation, et la variation saisonnière des invertébrés est corrélée à celle du phytobenthos (Ballesteros, 1991, Schneider & Mann, 1993, Martin-Smith, 1993, Sala, 1996). L'étude des invertébrés dans les enclos de concentration a montré une diminution de l'abondance des amphipodes et une inhibition de l'augmentation saisonnière des gastropodes, petits crustacés (copépodes, ostracodes) et acariens. Nous pouvons suggérer que la diminution de l'épifaune est un effet indirect du broûtage algal intensif par *P. lividus*. Lobel (1980), Risk & Sammarco (1982) ont décrit de tels effets-cascade exercés par des brouteurs sur les invertébrés mobiles associés aux macrophytes en milieu corallien. Il est par ailleurs possible que, face à une ressource algale moins abondante, des processus de compétition intra- et interspécifiques se soient produits entre ces différents invertébrés ; contribuant ainsi à la diminution de la biomasse algale et/ou à la baisse de la densité de certains taxons. Cependant, nous n'avons pas mis en évidence de modification claire du peuplement de poissons même s'ils se nourrissent au niveau des peuplements d'algues et d'invertébrés benthiques, voire d'oursins pour certain d'entre eux (Sala, 1996). Cela suggère que l'augmentation des populations phytobenthiques et de certains invertébrés associés dans les enclos témoins pourraient ne pas avoir atteint un seuil suffisant pour que cela se traduise par une augmentation des populations de poissons, comme les Labridae qui se nourrissent de petits invertébrés et *Sarpa salpa* qui est une espèce herbivore. A l'inverse, les diminutions des populations phytobenthiques et de certains invertébrés associés dans les enclos de concentration pourraient ne pas avoir atteint des valeurs en dessous desquelles les poissons ne trouvent plus suffisamment de quoi se nourrir. Toutefois, cette double hypothèse doit être considérée avec prudence (figure 3), compte tenu de la relative courte durée de l'étude, qui pourrait ne pas être suffisante pour que les populations de poissons, à dynamique plus lente, aient le temps de réagir à cette nouvelle situation (Sala, 1996, Sala *et al.*, 1998). La présence de modifications du compartiment phytobenthique et des invertébrés est un résultat intéressant, d'autant qu'il laisse penser que ces modifications pourraient être plus marquées si le surpâturage des oursins se poursuivait dans le temps, c'est à dire à la fin du printemps lorsque l'abondance des macrophytes et des invertébrés seront plus fortes. Cette étude confirme que le rôle de *P. lividus* est important dans le fonctionnement de l'écosystème de substrat dur infralittoral en Méditerranée nord-occidentale, puisqu'il influence rapidement les communautés phytobenthiques et d'invertébrés, y

compris en période hivernale de faible dynamique du système, et semble exercer à court-terme ce qu'il est communément appelé contrôle « top-down » sur les algues molles et « bottom-up » sur les autres compartiments benthiques. Bien qu'il faille être prudent, nous pouvons suggérer que l'augmentation des populations de *P. lividus* que pourrait entraîner le prélèvement excessif des poissons prédateurs d'oursins, tels les sparidés du genre *Diplodus*, est donc susceptible de modifier de façon non négligeable la structure et la dynamique du benthos (figure 3). Or, les *Diplodus* spp. sont précisément parmi les poissons les plus ciblés par les activités de pêche littorale en Méditerranée Nord-Occidentale.

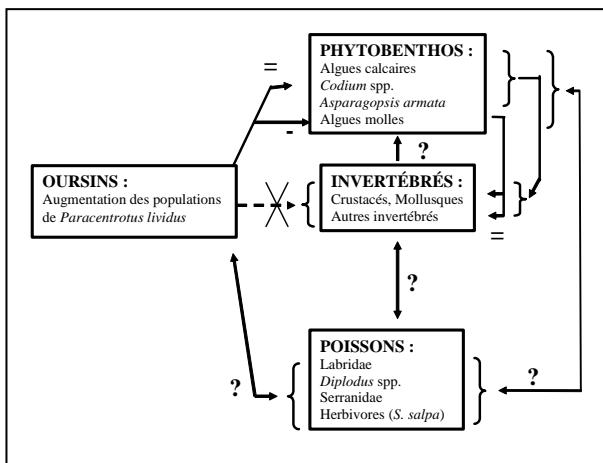


Figure 3. Représentation schématique des résultats apportés par cette étude sur les interactions oursins-phytobenthos-invertébrés-poissons. Les signes suivants indiquent, respectivement, « = » : pas de variation observée, « - » : diminution des densités ou biomasses observée ; et « ? » : les observations ne permettent pas de spécifier clairement les interactions entre compartiments, ni de les quantifier. La flèche pointillée barrée (oursins-invertébrés) indique qu'aucun lien direct entre ces compartiments ne semble exister.

Figure 3. Scheme of the results issued from this study on the interactions between sea-urchin, phytobenthos, invertebrates and fish. Signs indicate, respectively « = » : any variation observed, « - » : decrease in density or biomass observed ; and « ? » : the observations do not allow to clarify the interactions between components. The urchin-invertebrate crossed arrow indicates that any direct link between these components apparently existed.

De plus, ces résultats indiquent que, comme l'ont évoqué Sala *et al.* (1998), les relations oursins-phytobenthos-invertébrés-poissons sont complexes et difficiles à mettre en évidence, puisqu'il existe aussi des variations dans les réponses observées au sein même de chacun de ces compartiments. Notre travail montre également que l'échelle spatiale concernée par une modification ainsi que la période à laquelle cette modification peut s'observer sont des facteurs-clé pour évaluer et quantifier les interactions entre ces compartiments et leurs impacts sur le fonctionnement de l'écosystème benthique méditerranéen.

**Remerciements.** Les auteurs expriment leur gratitude à R. Graille, M. Verlaque, D. Bellan-Santini et F. Cubizolles pour leur aide et leurs conseils ; ainsi qu'aux lecteurs anonymes qui ont permis l'amélioration de ce manuscrit.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AZZOLINA, J.F., 1988. Contribution à l'étude de la dynamique des populations de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* (Lmk). Croissance, recrutement, mortalité, migration - Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II (France).
- BALLESTEROS, E., 1991. Structure and dynamics of North-Western Mediterranean phytobenthic communities: a conceptual model - *Oecol. Aquat.*, **10**: 223-242.
- BELL, J.D. & WESTBODY, M., 1986. Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat selection, not predation - *Oecologia*, **68**: 205-209.
- BOUDOURESQUE, C.-F., 1971. Méthodes d'étude qualitatives et quantitatives du benthos (en particulier du phytobenthos) - *Téthys*, **3**: 79-104.
- CODOMIER, L., BRUNEAU, G., COMBAULT, G. & TESTE, J., 1977. Etude biologique et chimique d'*Asparagopsis armata* et de *Falkenbergia rufolans* (Rhodophycées bonnemaisonales) - *C.R. Acad. Sci., Paris*, **284**: 1163-1165.
- COWEN, R.K., 1983. The effect of sheepshead (*Semicossyphus pulcher*) predation on red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations: an experimental analysis - *Oecologia*, **58**: 249-255.
- CROWDER, L.B. & COOPER, W.E., 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey - *Ecology*, **63**: 1802-1813.
- DIEHL, S., 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity - *Ecology*, **72**: 1646-1661.
- DUGGINS, D.O., 1983. Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp dominated community - *Ecology*, **64**: 1610-1619.
- ESTES, J.A. & DUGGINS, D.O. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm - *Ecol. Monogr.*, **65**: 75-100.
- FRANTZIS, A., GREMARE, A. & VETION, G. 1992. Growth rates and RNA: DNA ratios in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) fed on benthic macrophytes - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **156**: 125-138.
- HARMELIN, J.G., 1987. Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc National de Port-Cros, France) - *Mar. Biol.*, **8**: 263-284.
- HARMELIN, J.G., BOUCHON, C. & HONG, J.S., 1981. Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes de substrats durs en Provence (Méditerranée nord-occidentale) - *Téthys*, **10**: 13-36.
- HARMELIN-VIVIEN, M., HARMELIN, J.G., CHAUVET, C., DUVAL, C., GALZIN, R., LEJEUNE, P., BARNABE, G., BLANC, F., CHEVALIER, R., DUCLERC, J. & LASSEURE, G., 1985. Evaluation des peuplements et des populations de poissons. Méthodes et problèmes - *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, **40**: 467-539.
- HAY, M.E., 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical ? - *Ecology*, **65**: 446-454.
- HUGHES, T.P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef - *Science*, **265**: 1547-1551.
- KEMPF, M., 1962. Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L) - *Rec. Trav. Station Mar. Endoume*, **25**: 47-116.
- LAWRENCE, J.M., 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins - *Oceanogr. Mar. Biol.: Ann. Rev.*, **13**: 213-286.
- LEVITAN, D.R., 1992. Community structure in time past: influence of human fishing pressure on algal-urchin interactions - *Ecology*, **73**: 1597-1605.
- LOBEL, P.S., 1980. Herbivory by damselfishes and their role in coral reef ecology - *Bull. Mar. Sci.*, **30**: 273-289.
- MARTIN-SMITH, K.M., 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fish - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **174**: 243-260.
- MUKAI, H., 1971. The phytal animals on the Thalli of *Sargassum serratifolium* in the Sargassum region, with reference to their seasonal fluctuation - *Mar. Biol.*, **8**: 170-182.
- NORTON, T.A., 1971. An ecological study of the fauna inhabited the sublittoral marine alga *Saccorhiza polyrhiza* (Lightf.) - *Hydrobiologia*, **37**: 215-231.
- ODY, D., 1987. *Les peuplements ichtyologiques des récifs artificiels de Provence (France, Méditerranée nord-occidentale)*. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II (France).
- ORTH, R.J., HECK, K.L. & VAN MONFRANS, S.J., 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plants structure and prey characteristics on predator-prey relationships - *Estuaries*, **7**: 339-350.
- RIEDL, R., 1983. *Fauna und Flora des Mittelmeeres*. Paul Parey, Hambourg, 836 pp.
- RISK, M.J. & SAMMARCO, P.W., 1982. Bioerosion of corals and the influence of damselfish territoriality: a preliminary study - *Oecologia*, **52**: 376-380.

- SALA, E., 1996. *The role of fishes in the organisation of a Mediterranean sublittoral community* - Thèse de l'Université de la Méditerranée (France).
- SALA, E., 1997. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea – *Mar. Biol.*, **129**: 531-539.
- SALA, E., BOUDOURESQUE, C.-F. & HARMELIN-VIVIEN, M., 1998. Fishing, trophic cascade, and the structure of algal assemblage: evaluation of an old but untested paradigm - *Oikos*, **82**: 425-439.
- SALA, E. & ZABALA, M., 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean – *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **140**: 71-81.
- SCHNEIDER, F.I. & MANN, K.H., 1991. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. I. Correlational studies – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **145**: 101-117.
- TURON, X., GIRIBET, G., LOPEZ, S. & PALACIN, C., 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats – *Mar. Ecol.*
- Progr. Ser.*, **122**: 193-204.
- TEGNER, M.J. & LEVIN, L.A., 1983. Spiny lobsters and sea urchins: analysis of a predator-prey interaction – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **73**: 125-150.
- VERLAQUE, M., 1984. Biologie des juvéniles de l'oursin herbivore *P. lividus* (Lamarck): sélectivité du broutage et impact de l'espèce sur les communautés algales de substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France) – *Bot. Mar.*, **27**: 401-427.
- VERLAQUE, M., 1987. *Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale. Etude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations faune-flore*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II, France.
- VERLAQUE, M., 1990. Relation entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1789) (Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et les activités humaines – *Oceanol. Acta*, **13**: 373-388.
- VERLAQUE, M. & NEDELEC, H., 1983. Biologie de *P. lividus* (Lamarck) sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France): alimentation des adultes – *Vie Milieu*, **33**: 191-201.
- 
-