

UNIVERSITE NICE - SOPHIA ANTIPOLIS  
UFR de Sciences

THESE

pour obtenir le grade de  
DOCTEUR de l'UNIVERSITE DE NICE  
*Discipline* : Océanologie Biologique et Environnement Marin

présentée et soutenue publiquement par  
**Flora LEVI**  
le 22 Mars 2004

**Etude de l'impact de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia*  
sur les peuplements de poissons.**

**Etude approfondie sur une espèce modèle :  
*Symphodus ocellatus* (Labridae)**

Directeur de thèse  
Professeur Patrice Francour

Jury  
Mme Mireille Harmelin-Vivien  
M Pierre Lejeune  
M Enrique Macpherson  
M Patrick Coquillard  
M Patrice Francour



Etude de l'impact de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* sur les peuplements de poissons.  
Etude approfondie sur une espèce « modèle » : *Symphodus ocellatus* (Labridae)

Nous avons étudié les mécanismes d'impact de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh sur les poissons en Méditerranée, en particulier à l'aide d'une étude approfondie sur une espèce « modèle » : *Symphodus ocellatus* (Forsskål). Un suivi des peuplements de poissons ainsi que des expérimentations *in situ* ont été réalisés au niveau du département des Alpes-Maritimes, sur des milieux colonisés par l'algue et des milieux témoins. *Caulerpa taxifolia* qui forme des prairies de frondes très denses et hautes, de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver, représente une gêne physique pour l'accès à la nourriture benthique et aux microhabitats. Le suivi de deux récifs artificiels créés *in situ* a montré que l'envasement et l'obstruction de cavités par *C. taxifolia* diminuent la capacité d'accueil d'un milieu rocheux pour la faune ichthyologique. La raréfaction d'abris convenables mène à une augmentation de la mortalité des petits individus par prédation. L'étude de contenus digestifs ainsi que des acides gras corporels chez *S. ocellatus* montre un changement de régime alimentaire sur les milieux envahis (augmentation de la consommation de plancton au détriment des proies benthiques). En aquarium, nous avons montré que l'accessibilité aux proies benthiques diminue avec la densification de l'algue. Nous avons observé *in situ* que *C. taxifolia* pose également le problème de l'accès et de la détection des proies benthiques pour les rougets de roche *Mullus surmuletus*. Sur les milieux colonisés, le bilan énergétique global se traduit par des déficits de 21% dans le contenu lipidique corporel chez les jeunes *S. ocellatus* et de 59% dans les lipides de stockage du foie ainsi que par un déficit pondéral au niveau du foie et des ovaires chez les femelles reproductrices. Cependant, la qualité des œufs n'est pas affectée. Par ailleurs, *in situ*, les toxines de *C. taxifolia* n'ont pas d'influence sur le succès de développement embryonnaire de *S. ocellatus*.

Mots clés : *Caulerpa taxifolia*, toxines, complexité structurale, *Symphodus ocellatus*, *Mullus surmuletus*, Méditerranée, microhabitat, prédation, nutrition, croissance, lipides corporels, reproduction, œuf.

The impact of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* on fish assemblage.  
The study of a "model" fish species: *Symphodus ocellatus* (Labridae)

We studied the impact of the invasive *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, on fish in the Mediterranean and particularly on a fish "model" species: *Symphodus ocellatus* (Forsskål). A fish monitoring and experiments have been led in sites located in the Alpes-Maritimes region, on sites colonized by *C. taxifolia* and on uncolonized sites. *C. taxifolia* forms a very dense and high meadow from the end of summer to the beginning of winter, altering microhabitats and presenting a physical barrier to benthic prey access. *In situ* surveys of two artificial reefs showed that the silting and obstruction of holes by *C. taxifolia* decreases the accessibility of the substratum to shelter fish. This decrease in shelter leads to an increase in young fish predation. Gut and body fatty acid analyses of *S. ocellatus* showed a diet switch on *C. taxifolia*-colonized sites, i.e. increase in plankton- and decrease in benthic- foraging. These analyses were further supported by correlating an increase in *C. taxifolia* frond density with a decrease in benthic prey accessibility in the aquarium. *In situ* observations also corroborated our findings at *C. taxifolia* sites (i.e. decrease of prey accessibility) for the red mullet (*Mullus surmuletus*). At colonized sites, the body lipid content in young *S. ocellatus* was 21% less and the liver storage lipid content was 59% less in reproductive females. In addition, liver and ovary weights were also diminished in females from the *C. taxifolia* meadow. However, analyses of eggs yielded no discernible differences, and *in situ* *C. taxifolia* toxins have no observable influence on embryogenesis.

Key words: *Caulerpa taxifolia*, toxin, structural complexity, *Symphodus ocellatus*, *Mullus surmuletus*, Mediterranean, microhabitat, predation, nutrition, growth, body lipids, reproduction, egg.

## REMERCIEMENTS

*Je tiens en premier lieu à remercier le Professeur Alexandre Meinesz pour avoir soutenu mon projet de thèse et m'avoir accueillie pendant ces trois ans au sein du Laboratoire Environnement Marin Littoral.*

*Je remercie le Professeur Patrice Francour pour son encadrement.*

*Merci aux Docteurs Mireille Harmelin-Vivien et Pierre Lejeune de m'avoir fait l'honneur d'accepter la tâche de rapporteurs, ainsi qu'au Docteur Enrique Macpherson d'avoir accepté de faire parti de mon jury.*

*Merci au Docteur Patrick Coquillard pour ses corrections et ses conseils dans la rédaction de mon mémoire mais également pour son aide en statistiques. Merci au Docteur Thierry Thibaut pour sa correction minutieuse, mais également de m'avoir accompagnée en plongée.*

*Merci au Docteur Jean De Vaugelas pour ses nombreux conseils, sa disponibilité et son sourire permanent... d'être l'homme de toutes les situations.*

*Merci au Docteur Audrey Robert pour son aide en statistiques, à Dany Chiaverinni, Laetitia Trastour et au Docteur Gilberte Caye pour leurs conseils.*

*Un grand merci à Fabrice Javel et à Laurent Gilletta pour m'avoir tant de fois accompagnée en plongées ainsi que pour leurs conseils et leur aide indispensable.*

*Merci à Jean-Michel Cottalorda de m'avoir accompagnée sous l'eau ainsi que pour ses photographies.*

*Merci aux Docteurs Anne Capiomont et Dounia Soltan ainsi qu'à Pascaline Bodilis de m'avoir accompagnée sous l'eau.*

*Merci à Pierre Sorrais et à Sébastien Schopps pour leur aide au sein du LEML dès mon arrivée en DEA et pour leur sympathie.*

*Merci beaucoup au Docteur Nicole Mayer-Gostan, au Professeur Patrick Mayzaud et à Marc Boutoute ainsi qu'au Docteur José Zambonino et à Hervé Le Delliou d'avoir eu la gentillesse de m'accueillir et de m'encadrer au sein de leurs laboratoires respectifs.*

*Un très grand merci au Docteur Jean-Yves Bodiou pour sa gentillesse et ses précieux conseils dans la détermination des copepodes. Merci également au Docteurs Thierry Lepage et Stéphane Gasparini de m'avoir fait partagé leurs connaissances.*

*Merci au Professeur Vincent Sbirazzuoli pour son accueil au sein de son laboratoire et les essais de calorimétrie. Merci au Docteur Patricia Pierson pour ses conseils et sa correction minutieuse.*

*Merci à Ornella Passafiume, Nicolas Alexandre, Karen Favier, Frédérique Torrens, Catherine Seytre, Séverine Turck, Parvati Gamas, Elodie Corderos, Virginie Raybaud, Julie Baillet pour leur motivation, leur patience et leur aide dans la réalisation des divers études de cette thèse.*

*Merci à Mat Vanderklikt pour son aide précieuse dans la traduction de mon premier article. Merci à Patrick Chang pour son amabilité et son aide dans la rédaction de mon autre article.*

*Merci à Marie-Lucie Susini pour sa compagnie dans notre bureau commun.*

*Merci à Céline Bongiovanni et à Morgane Bougeard pour cette rencontre...*

*Merci beaucoup à Janick Pichard pour ses prédictions météo mais surtout pour son amitié et sa gentillesse.*

*Merci à Evelyne de m'avoir soutenue dans cette voie et surtout d'avoir toujours été là, à toute ma famille pour son affection. A Gérald... pour tout ce que des mots ne peuvent exprimer...*

*Ce travail a été rendu possible grâce aux soutiens financiers de la Région Provence-Alpes-Côtes d'azur et de l'Agence de l'Eau ainsi que par l'appui du Comité local des Pêches des Alpes-Maritimes dont je remercie le président Alexandre Plusquellec.*

*A Toi...*



## Sommaire



I. INTRODUCTION	6
II. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE sur <i>CAULERPA TAXIFOLIA</i>	10
II.1. Caractéristiques morphologiques, biologiques et physiologiques de <i>C. taxifolia</i>	11
II.1.1. Evolution saisonnière d'une prairie de <i>C. taxifolia</i>	12
II.1.2. Ubiquité	12
II.1.3. Gestion de l'expansion de <i>C. taxifolia</i>	13
II.2. Toxicité de <i>C. taxifolia</i>	15
II.2.1. Toxines	15
II.2.2. Toxicité	16
Annexe du chapitre II.2.	17
II.3. Impacts écologiques de <i>C. taxifolia</i>	20
II.3.1. Sédiments	20
II.3.2. Flore	20
II.3.3. Invertébrés	21
II.3.4. Poissons	23
III. MATERIEL ET METHODES	29
III.1. Espèces modèles pour l'étude	30
III.1.1. Choix des espèces modèles	30
III.1.2. Biologie des espèces modèles	32
Annexe du chapitre III.1.	43
III.2. Localisation géographique de l'étude : le littoral des Alpes-Maritimes (France)	45
III.2.1. Sites principaux de l'étude	45
III.2.2. Autres sites de l'étude	47
IV. IMPACT DE <i>CAULERPA TAXIFOLIA</i> SUR LES POISSONS	48
IV.1. Evolution pluriannuelle des densités de poissons	49
IV.1.1. Evolution des densités de poissons en relation avec la colonisation de <i>C. taxifolia</i> : nouvelle analyse des données de Harmelin-Vivien <i>et al.</i> (2001)	49
IV.1.2. Evolution des densités de poissons en relation avec la régression de <i>C. taxifolia</i> sur notre site d'étude	53
IV.1.3. Parallèle entre les évolutions des densités de poissons sur les stations rocheuses et sableuse	58
IV.1.4. Synthèse sur l'influence de <i>C. taxifolia</i> sur les densités de poissons sur trois types d'habitats	62
Annexe du chapitre IV.1.	67

IV.2. Devenir des jeunes poissons après le recrutement	72
IV.3. Influence de <i>C. taxifolia</i> sur la prédation des jeunes poissons	82
IV.4. Microhabitat	98
IV.5. Activités trophiques	115
IV.5.1. Activités trophiques chez <i>Symphodus ocellatus</i>	115
IV.5.2. Activités trophiques chez <i>Mullus surmuletus</i>	130
IV.5.3. Discussion	156
IV.6. Croissance et composition corporelles	157
IV.6.1. Croissance pondérale	157
IV.6.2. Etat physiologique	166
IV.6.3. Lipides corporels	168
Annexe du chapitre IV.6.	184
IV.7. Stade œuf	186
IV.7.1. Introduction	186
IV.7.2. Récolte des oeufs	187
IV.7.3. Taille et asymétrie des œufs	187
IV.7.4. Composition lipidique des œufs	189
IV.7.5. Données biologiques sur l'embryogenèse	191
IV.7.6. Influence de <i>C. taxifolia</i> sur l'embryogenèse <i>in vitro</i>	196
IV.7.7. Influence de <i>C. taxifolia</i> sur l'embryogenèse précoce	201
IV.7.8. Influence de <i>C. taxifolia</i> sur le succès du développement embryonnaire <i>in situ</i>	205
IV.7.9. Discussion	208
V. DISCUSSION GENERALE	210
Annexe du chapitre V.	220
VI. PERSPECTIVES	223
VI.1. Perspectives d'études	224
VI.2. Moyens de gestion	228
Annexe du chapitre IV.6.	231
VI.3. Scénario de l'arrivée naturelle sur les côtes françaises de poissons prédateurs de <i>Caulerpa taxifolia</i> appartenant au genre <i>Siganus</i> : <i>S. rivulatus</i> (Forsskål, 1775) et <i>S. luridus</i> (Rüppell, 1829)	
VII. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	254



## **I. INTRODUCTION**

La biodiversité connaît depuis plusieurs décennies une altération importante due au changement climatique global (Walther *et al.*, 2002) mais également aux perturbations de l'environnement liées aux activités humaines (Chapin *et al.*, 2000 ; McKinney, 1998). En effet, l'action de l'homme est une réelle menace pour la biodiversité du fait de l'altération des écosystèmes et de l'introduction d'espèces (Lövel, 1997 ; Wilson, 1997).

Les espèces introduites sont définies par Williamson (1996) comme des espèces allochtones trouvées dans la nature, dont la présence est fortuite et qui ne se reproduisent pas avec succès. Parmi ces espèces introduites, 10 % deviennent des espèces établies, c'est-à-dire des espèces naturalisées dont les populations se renouvellent et se reproduisent avec succès (Williamson, 1996). Une espèce envahissante est définie comme une espèce établie pouvant induire des effets négatifs aux niveaux écologique et/ou économique (espèce qualifiée de « peste » par Williamson (1996) dans ce dernier cas) et possédant un rôle d'espèce clé-de-voûte, c'est-à-dire ayant un impact important sur les espèces clé-de-voûte autochtones ou se substituant à elles (Boudouresque et Verlaque, 2002).

Sur les 85 espèces de macrophytes présumées introduites en Méditerranée, 9 sont des espèces envahissantes. Parmi ces dernières, 2 espèces sont des Chlorophyceae appartenant au genre *Caulerpa* : *C. racemosa* var. *cylindracea* (Forsskål) J. Agardh (Verlaque *et al.*, 2003) et *C. taxifolia* (Vahl) C. Agardh (Boudouresque et Verlaque, 2002).

Les études génétiques ont confirmé l'origine aquariologique de *C. taxifolia* en Méditerranée (Jousson *et al.*, 1998). La colonisation des fonds méditerranéens par *C. taxifolia* depuis 20 ans nous offre un exemple remarquable de succès d'invasion biologique. En effet, la rapidité et l'ampleur de son expansion sont frappantes : fin 2001 (Meinesz *et al.*, 2001), 131 km<sup>2</sup> répartis sur 191 km du littoral de six pays méditerranéens (Espagne, France, Monaco, Italie, Croatie, Tunisie) étaient colonisés contre quelques m<sup>2</sup> en 1984 (Meinesz et Hesse, 1991). Par ailleurs, la souche invasive de *C. taxifolia* a été trouvée en Californie (Gili, 2000 ; Williams et Grosholz, 2002), au Japon (Komatsu *et al.*, 2003) et en Australie (Schaffelke *et al.*, 2002).

Quelques caractéristiques majeures ont contribué au succès de l'expansion de l'algue<sup>1</sup> en Méditerranée (Boudouresque et Verlaque, 2002) :

- la reproduction végétative est très efficace,
- l'algue est capable de se développer sur tous les types de substrat,
- l'algue est capable de tolérer de grandes fluctuations environnementales,
- il n'existe ni prédateur ni maladie dans le nouvel environnement. *Caulerpa taxifolia* produit des métabolites secondaires répulsifs.

Par ailleurs, *C. taxifolia* se démarque des autres macrophytes envahissantes par l'ampleur de ses répercussions sur les écosystèmes qu'elle colonise (Ribera et Boudouresque, 1995). Les études d'impact mettent en évidence des phénomènes de régression de la flore (Verlaque et Fritayre, 1994), de la faune d'invertébrés (Bellan-Santini, 1995 ; Poizat et

---

<sup>1</sup> Par commodité, dans ce rapport, le terme « algue » a été employé à la place de « chlorobionte ulvophyte » en référence à *Caulerpa taxifolia*.

Boudouresque, 1996 ; Stadelmann, 2000 ; Veillard, 2000) et de la faune ichthyologique (Francour *et al.*, 1995 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 2001 ; Relini *et al.*, 1996, 1998, 2000).

Francour *et al.* (1995) et Harmelin-Vivien *et al.* (1996, 1999, 2001) ont suivi l'évolution du peuplement de poissons côtiers sur des stations situées au Cap Martin (Alpes-Maritimes, France) parallèlement à la colonisation par *C. taxifolia*. Les auteurs ont pu mettre en évidence un certain nombre de résultats dont une stabilité de la richesse spécifique totale, une distribution spatiale plus hétérogène, une diminution des densités de poissons sur les sites d'étude colonisés les plus profonds, une diminution de la biomasse totale en poissons, une augmentation de la proportion des petits individus (au détriment des autres classes de taille) et une augmentation du recrutement chez certaines espèces (en particulier de la famille des Labridae) dans les sites colonisés superficiels, ainsi que des variations saisonnières plus accentuées des densités de poissons.

A Imperia (Italie), Relini *et al.* (1996, 1998, 2000) ont montré que le peuplement de poissons côtiers observé sur une prairie de *C. taxifolia* était qualitativement et quantitativement plus riche que sur un herbier de *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson. L'abondance de certaines espèces, d'intérêt économique en particulier, était plus élevée pour certaines et plus faible pour d'autres sur la prairie de *C. taxifolia*.

Ces études montrent donc que la colonisation de *C. taxifolia* peut avoir des effets positifs ou négatifs selon la complexité structurale originelle du milieu mais également selon les espèces. Jusqu'alors, quelques uns des mécanismes de l'influence de *C. taxifolia* sur les poissons avaient pu être étudiés. Gelin (1996) et Georges (1998) ont montré que la croissance linéaire chez *Symphodus ocellatus* (Labridae ; Forsskål, 1775) n'était pas perturbée sur une prairie de *C. taxifolia* mais qu'il pouvait exister des problèmes de croissance pondérale (Gelin, 1996). Arigoni (2002) a montré que dans les prairies de *C. taxifolia*, certaines espèces de Labridae possédaient un avantage lié à leur coloration naturelle dans les tons de verts et/ou à leur capacité d'adaptation chromatique.

Il nous fallait donc améliorer notre compréhension de l'impact de *C. taxifolia* sur les poissons et répondre à deux questions majeures :

- *Caulerpa taxifolia*, qui élabore et diffuse des toxines dans le milieu (Amade *et al.*, 2001), est-elle capable d'influencer les poissons suivant un mode d'impact chimique ?
- *Caulerpa taxifolia*, qui est capable de modifier la structure des habitats qu'elle colonise, est-elle capable d'influencer les poissons au cours de la réalisation d'une des étapes de leur cycle biologique sur le fond ?

Pour ce faire, nous avons continué l'étude initiée par Francour *et al.* (1995) du peuplement ichthyologique côtier sur une zone colonisée par *C. taxifolia* au niveau du Cap Martin (chapitre IV.1.). La régression de *C. taxifolia* simultanée à notre étude sur ce site nous a permis de constater les conséquences de ce phénomène sur la dynamique du peuplement de poissons.

Par ailleurs, le suivi des jeunes poissons après leur recrutement chez *S. ocellatus*, la girelle royale *Coris julis* (Labridae ; Linnaeus, 1758) et le sparailon commun *Diplodus annularis* (Sparidae ; Linnaeus, 1758) nous a permis d'identifier des phénomènes particuliers sur un site envahi par *C. taxifolia* (chapitre IV.2.).

Partant de ces observations *in situ*, diverses hypothèses ont été émises puis testées au cours d'une étude approfondie sur une espèce « modèle » : le crénilabre ocellé *S. ocellatus*. Des protocoles réalisés *in situ* et/ou en aquarium nous ont permis d'étudier l'influence de *C. taxifolia* au niveau de toutes les étapes du cycle biologique de ce poisson fortement dépendant du fond :

- la prédation des jeunes poissons (chapitre IV.3.).
- la disponibilité et l'accessibilité des microhabitats (chapitre IV.4.).
- la nutrition (chapitre IV.5.) :
  - le régime alimentaire
  - l'accessibilité à la ressource alimentaire benthique.
- la balance énergétique (chapitre IV.6.) :
  - la croissance pondérale corporelle
  - l'état physiologique
  - la composition lipidique corporelle
- la reproduction :
  - la qualité des ovules des femelles reproductrices (chapitre IV.6.)
  - la taille et la qualité des œufs conçus par les reproducteurs (chapitres IV.6. et IV.7.)
- le stade œuf (chapitre IV.7.) :
  - l'embryogenèse d'œufs benthiques *in vitro* et *in situ*

L'étude de la nutrition a également été réalisée chez une espèce benthophage d'intérêt économique : le rouget de roche *Mullus surmuletus* (Mullidae ; Linnaeus, 1758) (chapitre IV.5.).

Enfin, nous avons évoqué en perspectives les études qui pourraient s'inscrire dans la continuité de notre travail (chapitre VI.1). En outre, nous avons réalisé une synthèse bibliographique sur des poissons lessepsiens du genre *Siganus* consommateurs de *Caulerpa* spp. susceptibles d'atteindre les côtes françaises d'ici quelques décennies (chapitre VI.3.). A partir de nos résultats, nous avons proposé des moyens de gestion de la faune ichtyologique en rapport avec la colonisation de *C. taxifolia* en Méditerranée (chapitre VI.2.).



## **II. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE sur *CAULERPA TAXIFOLIA***

## II.1. Caractéristiques morphologiques, biologiques et physiologiques de *Caulerpa taxifolia*

C'est en 1984 qu'est signalée pour la première fois la présence de *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh (Classe des Ulvophyceae, ordre des Caulerpales, Famille des Caulerpaceae) sous le musée de Monaco (Meinesz et Hesse, 1991). N'ayant rencontré aucun obstacle dans sa progression, l'algue allochtone a montré une incroyable capacité à se propager et à coloniser les fonds, d'abord aux alentours de Monaco (Cap d'Ail en 1989 et Roquebrune - Cap Martin en 1990) puis très vite à des kilomètres de son point d'introduction (Toulon en 1990 et St-Cyprien en 1991; Meinesz *et al.*, 1998).

L'algue se reproduit exclusivement par voie végétative (Meinesz *et al.*, 1994; Zuljevic et Antolic, 2000). Alors que des gamètes mâles ont été observés en Méditerranée, aucun gamète femelle ne l'a été.

L'expansion rapide de l'algue a été rendue possible grâce à plusieurs moyens de propagation. Le transport de boutures de *C. taxifolia* peut se faire par voies anthropiques *via* les ancrs de bateaux et les filets de pêches (Relini *et al.*, 2000 ; Sant *et al.*, 1996). D'après Ceccherelli et Cinelli (1999), la propagation de l'algue se ferait également naturellement *via* les courants. Or, l'étude de thalles mis en suspension dans la colonne d'eau durant une tempête par Thibaut (2001) montre que la dispersion de ces boutures n'est que de faible ampleur (75 m au maximum). Ceccherelli *et al.* (2001) ont montré qu'en été, des fragments de *C. taxifolia* mis en suspension au dessus du fond avaient 37 % de chance de redonner une colonie.

L'aire naturelle de répartition de cette algue est pantropicale mais également subtropicale. Dans ces régions, les colonies de *C. taxifolia* sont éparses (Meinesz *et al.*, 1994 ; Phillips et Price, 2002). Après de nombreuses années de controverse sur l'origine de l'algue, une étude génétique a définitivement prouvé que la souche qui proliférait en Méditerranée était identique à celle cultivée dans les aquariums publics depuis 1982 (Jousson *et al.*, 1998). Les dernières études génétiques indiquent que la région d'origine de l'algue est australienne (Moreton Bay) (Jousson *et al.*, 2000 ; Meusnier *et al.*, 2002 ; Wiedenmann *et al.*, 2001).

La souche introduite en Méditerranée diffère des spécimens autochtones des tropiques / subtropiques (Phillips et Price, 2002) par un gigantisme du thalle (40 cm de longueur de frondes en maximum automnal ; Meinesz *et al.*, 1994 ; Meinesz et Hesse, 1991), une densité de frondes élevée (8000 frondes. m<sup>2</sup>) et une résistance aux températures froides (survie à 10°C pendant 3 mois pour le spécimen méditerranéen contre seulement 20°C pour les spécimens tropicaux ; Komatsu *et al.*, 1994).



### II.1.1. Evolution saisonnière d'une prairie de *C. taxifolia*

Au printemps, la prairie est formée de petites frondes courtes (2 - 4 cm) et très denses (11 000 frondes. m<sup>-2</sup>). Leur partie supérieure est nécrosée et épiphytée mais très ramifiée (Meinesz *et al.*, 1995 ; Verlaque et Fritayre, 1994). Les faibles températures (13 - 14°C) ne permettent qu'une activité photosynthétique de base (Gacia *et al.*, 1996). Fin avril, lorsque la température dépasse 15°C, la croissance des stolons redémarre. Celle des frondes primaires et des ramifications débute plus tard lorsque la température atteint 17 - 18°C (Meinesz *et al.*, 1995 ; Komatsu *et al.*, 1994). En été, la densité des frondes reste élevée (13 000 frondes primaires. m<sup>-2</sup>). Les frondes primaires sont longues, peu nécrosées et non ramifiées (Meinesz *et al.*, 1995 ; Verlaque et Fritayre 1994).

En automne, les frondes atteignent une longueur moyenne comprise entre 10 et 15 cm. Il apparaît alors une nouvelle génération de frondes qui perdure pendant l'hiver (Meinesz *et al.*, 1995). Avec la diminution de la température, la croissance de l'algue s'arrête. L'extrémité des longues frondes de l'année précédente se nécrose alors que résistent les nouvelles petites frondes (2 - 4 cm) apparues en automne. Jusqu'au printemps suivant, les frondes restent courtes, nécrosées, épiphytées et très ramifiées.

Thibaut (2001) a proposé la division du cycle annuel des variations de biomasse de *C. taxifolia* en 4 phases : la quiescence (janvier à mars), la croissance (avril à juillet), l'équilibre (août à octobre) et la dégénérescence (novembre à décembre).

### II.1.2. Ubiquité

Grâce à ses rhizoïdes équivalents à un système d'ancrage, *C. taxifolia* est capable de s'installer sur tous les types de substrat, depuis la vase jusqu'à la roche. De vastes prairies sont trouvées entre 5 et 35 m (Meinesz et Hesse, 1991). Belsher et Meinesz (1995) signalent la présence de colonies isolées jusqu'à 99 m. L'algue est capable de s'adapter aux faibles intensités lumineuses en développant une longueur de fronde supérieure.

Fin 2000, 131 km<sup>2</sup> de fonds marins sur 191 km de linéaire côtier (103 stations) étaient colonisés par l'algue en Méditerranée. Les pays actuellement touchés sont l'Espagne, la France, Monaco, l'Italie, la Croatie, la Tunisie, les USA et l'Australie (Meinesz *et al.*, 2001). En France, fin 2002, les surfaces concernées se chiffraient à 4924 ha répartis sur 105,3 km de littoral (Meinesz *et al.*, 2003).

### II.1.3. Gestion de l'expansion de *C. taxifolia*

#### II.1.3.1. Contrôles physico-chimiques

L'arrachage manuel (Riera *et al.*, 1994 ; Robert et Gravez, 1998), l'utilisation d'ultrasons (Escoubet et Brun, 1994), l'émission d'ions cuivriques (Bonnal *et al.* 2001 ; Gavach *et al.*, 1996) et l'électrolyse par le cuivre (Jaffrennou et Odonne, 1994) sont des techniques d'éradication. Charrin *et al.* (2001) ont développé un procédé industriel d'éradication par diffusion d'algicide. Thake *et al.* (2003) ont expérimenté avec succès l'effet inhibiteur des ions aluminium sur la photosynthèse de l'algue. Ces techniques se sont révélées probantes mais d'efficacité limitée : la disparition de l'algue a lieu à une échelle locale et généralement de façon non pérenne. Elles ne permettent donc pas de contrôler l'expansion de l'algue en Méditerranée.

#### II.1.3.2. Contrôle biologique

La lutte biologique semble être le seul moyen de contrôle de l'algue à long terme et sur une grande échelle spatiale. Le potentiel d'utilisation de quatre mollusques opisthobranches a été étudié par Meinesz *et al.* (1996), Thibaut *et al.* (1998), Thibaut et Meinesz (2000), Thibaut *et al.* (2001) et Zuljevic *et al.* (2001).

En Méditerranée, deux espèces de mollusques gastéropodes de l'ordre des sacoglosses *Oxynoe olivacea* (Rafinesque, 1814) et *Lobiger serradifalci* (Calcara, 1840) consomment *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux, *C. racemosa* et *C. taxifolia* (Thibaut et Meinesz, 2000). Ces limaces n'ont pas de prédateur aux stades benthiques en raison de la présence de toxines dans leurs tissus (Cimino *et al.*, 1990).

*Oxynoe olivacea* incise les bords des frondes avec sa radula et crée un trou par lequel elle aspire du cytoplasme de l'algue. Les parties incisées par les limaces se nécrosent rapidement (Thibaut, 2001). Cette espèce a une phase larvaire pélagique qui ne permet pas d'établir de population importante sur les sites colonisés par *C. taxifolia*. La température influence significativement le taux de consommation d'algue par cette limace au dessus du seuil 22°C. L'effet contrôle de cette limace sur *C. taxifolia* ne pourrait donc se faire qu'en saison chaude. Or, à ce moment là, le taux de croissance de l'algue est maximum.

*Lobiger serradifalci* crée un trou de plus grande dimension au centre de la fronde (correspondant au rachis chez *C. taxifolia*) par lequel elle aspire également le cytoplasme. Le taux de consommation augmente significativement au dessus de 16°C. Le mode de consommation de *C. taxifolia* par *L. serradifalci* (incision au niveau du rachis mais ingestion incomplète du cytoplasme) entraîne la fragmentation d'une fronde en plusieurs morceaux, favorisant ainsi la multiplication végétative de l'algue. Cette caractéristique ainsi que la phase larvaire pélagique ne font pas de *L. serradifalci* un modèle idéal pour la lutte biologique.

Les premiers essais de lâchés massifs de *O. olivacea* et *L. serradifalci* sur de petites taches de *C. taxifolia* n'ont pas été concluants (Thibaut, 2001). Par ailleurs, aucune régression de l'algue *in situ* n'a pu être attribuée à ces limaces. Les deux ascoglosses méditerranéens ne se sont donc pas révélés être de bons candidats pour la lutte contre *C. taxifolia*.

Les études se sont alors tournées vers un sacoglosse tropical *Elysia subornata* (Verrill, 1901) (Thibaut, 2001 ; Thibaut *et al.*, 2001). Cette limace se nourrit exclusivement d'algues du genre *Caulerpa* et possède un cycle biologique entièrement benthique (y compris pour la phase larvaire). La température semble représenter le facteur le plus contraignant pour cette espèce : elle ne se reproduit plus à 17°C et meurt en dessous de 15°C.

Un modèle informatique de simulation de lutte biologique d'*E. subornata* contre *C. taxifolia* a également été mis en place (Coquillard *et al.*, 2000). Les résultats qui ont été encourageant ont toutefois confirmé les limites du contrôle de *C. taxifolia* par *E. subornata* (température, nécessité d'une introduction massive d'individus).

### II.1.3.3. Modélisation

Un modèle informatique de simulation a été élaboré pour tenter d'évaluer et de prédire la propagation de *C. taxifolia* en Méditerranée dans n'importe quel site, à des échelles différentes (Hill *et al.*, 1995, 1998, 2001). Les résultats des simulations sur les sites testés montrent une bonne représentation des colonies par rapport aux observations de terrain. Cependant, le modèle montre des limites à une échelle spatiale > 10 km et à une échelle temporelle > 4 – 5 ans (Thibaut, 2001). Par ailleurs, la modélisation de l'expansion en un site nécessite la cartographie préalable des substrats.

## II.2. Toxicité de *Caulerpa taxifolia*

### II.2.1. Toxines

Les caulerpes contiennent des métabolites secondaires toxiques et répulsifs. Ces différents terpènes isolés par Guerriero *et al.* (1992, 1993) sont :

- caulerpényne (sesquiterpène),
- oxytoxine 1 (sesquiterpène),
- taxifolial A (sesquiterpène),
- taxifolials B et C (sesquiterpènes),
- 10, 11- époxy-caulerpényne (sesquiterpène),
- taxifolia 1 D (monoterpène),
- 7, 7- C- didéhydro-6-hydroxy-6, 7-dihydrocaulerpényne,
- 10, 11- époxy-caulerpényne.

La caulerpényne (CYN) est le métabolite secondaire majoritaire chez *C. taxifolia*. L'algue présente un taux de CYN supérieur aux autres algues du genre *Caulerpa*. La production de toxines présente une variabilité saisonnière (Guerriero *et al.*, 1992 ; Lemée *et al.*, 1993). En été, la concentration de CYN est 3 à 5 fois supérieure à celle de l'hiver, passant de 4 à 12‰ du poids frais de l'algue (Amade *et al.*, 1996). La production est plus importante dans les frondes que dans les stolons. L'augmentation de la concentration en toxines semble bien corrélée à l'augmentation des températures. Par ailleurs, cette production semble être influencée par la lumière et est maximale vers les faibles profondeurs (sur 5 m) (Amade *et al.*, 1996). Ces multiples facteurs de variation font que les teneurs de *C. taxifolia* en CYN données par les différents auteurs peuvent être différentes : 0,16 % (Pesando *et al.*, 1996) ; 0,05 à 0,37 % (Dumay *et al.*, 2002) ; 0,4 à 1,2 % (Amade *et al.*, 1996) du poids sec.

La compétition avec d'autres végétaux (telle que *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile) semble avoir pour conséquence la diminution de la production de CYN et l'augmentation de la longueur des frondes chez *C. taxifolia* (Dumay *et al.*, 2002).

Les toxines sont capables de diffuser dans l'eau. La CYN se dégrade en formant des produits (taxifolione et taxifoliale D) possédant également des effets antimitotiques sur les œufs d'oursin. L'influence des toxines peut donc concerner les organismes vivant au contact de la prairie de *C. taxifolia*, mais aussi ceux planctoniques vivant juste au dessus. Les organismes planctoniques sont capables d'absorber la CYN (Amade *et al.*, 2001).

### II.2.2. Toxicité

Il existe une corrélation entre la toxicité et la quantité de CYN présente dans l'algue (Amade *et al.*, 1994). Plusieurs études montrent que la CYN peut avoir les effets biologiques suivants :

- antibactérien (Gianotti *et al.*, 1994), antiviral, antifongique (Hodgson, 1984 ; Paul *et al.*, 1987 ; Paul et Fenical, 1986, 1987)
- cytotoxique (Lemée *et al.*, 1993 ; Paul et Fenical, 1986, 1987)
- ichtyotoxique (Paul et Fenical, 1986, 1987)
- répulsif ou anti-appétant envers les herbivores (Mac Connel *et al.*, 1982; Paul et Fenical, 1982, 1983, 1986, 1987).

Des études réalisées *in vitro* montrent que *C. taxifolia* peut avoir des effets toxiques :

- sur le développement :
  - de bactéries (Giannotti *et al.*, 1994, 1996),
  - de protistes (Dini *et al.*, 1994),
  - de microalgues (Merino *et al.*, 1994, 1996 ; Lemée *et al.*, 1994, 1997),
  - de macrophytes telle que *Cystoseira barbata* J. Agardh (Ferrer *et al.*, 1996)
  - d'embryons d'oursins *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Lemée *et al.*, 1996 ; Pesando *et al.*, 1994, 1998 ; Pesci-Bardon *et al.*, 2001). Selon les doses de toxines employées, les effets sont un retard des divisions cellulaires ou une inhibition de l'embryogenèse.
- sur la survie des spermatozoïdes et des larves de *P. lividus* (Paul et Fenical, 1986, 1987),
- lors de son ingestion par :
  - des oursins *P. lividus* (Lemée *et al.*, 1994a, 1994b ; Ganteaume *et al.*, 1998),
  - des muges dorées *Liza aurata* (Risso, 1810) (Bartfai et Vicente, 1996 ; Lecoix et Vicente, 1994),
  - des serrans chèvres *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1785) (Jouhaud *et al.*, 1996),
- sur le système nerveux d'un annélide oligochète *Hirudo medicinalis* (Linnaeus, 1758) (Brunelli *et al.*, 2001).

Les résultats de toutes ces expériences ont été développés en annexe du chapitre II.2. (p 17).

Toutes les études citées ci dessus ont été réalisées *in vitro* et non *in situ*. Certes, les effets néfastes des toxines de *C. taxifolia* ont été prouvés mais aucune dose et aucun moyen de contact utilisé ne correspondait à une réalité écologique (concentrations très élevées, toxines purifiées).

## Annexe du chapitre II.2.

### II.2.2.1. Toxicité sur les bactéries et les protistes

Giannotti *et al* (1994, 1996) ont montré que *C. taxifolia* représente une pollution biologique. Ce facteur agit comme facteur de sélection favorisant les souches sauvages résistantes. En induisant un remaniement dans la composition de la communauté bactérienne, l'algue représente donc une menace pour les chaînons de base du réseau trophique.

Les effets toxiques de la CYN (dégénérescence des mitochondries, agrégation des lipides, altération du noyau et de son enveloppe) ont aussi pu être constatés chez une espèce de protiste cilié marin (Dini *et al.*, 1994).

### II.2.2.2. Toxicité sur la flore

Des tests *in vitro* ont mis en évidence la sensibilité de plusieurs espèces de microalgues à la CYN. Lemée *et al.* (1997) et Merino *et al.* (1994) montrent que la croissance de *Nitzschia closterium*, *Isochrysis galbana*, *Dunaliella minuta*, *Phaeodactylum tricoratum* et *Chaetoceros gracilis* est inhibée en présence de toxines. Au contraire, d'autres espèces : *Chlorella stigmatophora* et *Tetraselmis chui* ont un taux de croissance supérieur en présence de *C. taxifolia* en condition automnale. Par ailleurs, Merino *et al.* (1996) montrent que l'effet inhibiteur de *C. taxifolia* est maximal en été sur les espèces *Chaetoceros gracilis*, *Isochrysis galbana*, *Phaeodactylum tricoratum*, *Chlorella stigmatophora*, *Dunaliella salina* et *Tetraselmis chuii*.

Les macrophytes peuvent avoir la même sensibilité que les microalgues face à *C. taxifolia* (Ferrer *et al.*, 1996). La productivité de l'algue brune *Cystoseira barbata* mise au contact de brins de *C. taxifolia* diminue au printemps et en été. En revanche, aucun effet négatif n'est constaté en automne. L'algue rouge *Gracilaria bursa-pastoris* (S. G. Gmelin) Silva ne semble pas sensible à *C. taxifolia*. Certaines algues pourraient donc posséder des mécanismes de résistance (Ferrer *et al.*, 1996).

### II.2.2.3. Toxicité sur la faune

L'oursin *Paracentrotus lividus* est capable de consommer *C. taxifolia* mais uniquement en hiver et au printemps, lorsque la production de toxines est à son minimum. Pendant cette période, des troubles physiologiques (perte importante de piquants, temps de retournement long et rapport gonado-somatique très faible) sont toutefois observés (Lemée *et al.*, 1994b). En été et en automne, les toxines sont très concentrées et rendent l'algue totalement impropre à la consommation pour l'échinoderme (Lemée *et al.*, 1994a).

Ganteaume *et al.* (1998) ont réalisé des expériences de nourrissage de *P. lividus* avec trois espèces d'algues différentes : *Halopteris scoparia* (Linnaeus) Sauvageau, *Cystoseira*

*compressa* (Esper) Gerloff et Nizamuddin et *C. taxifolia*. Les taux d'ingestion quotidiens diffèrent significativement en fonction de l'algue ingérée : les oursins consomment préférentiellement *H. scoparia* puis *C. compressa* et finalement *C. taxifolia*. Ces préférences alimentaires semblent être corrélées avec la présence de composés phénoliques : plus l'algue en contient et plus elle est indigeste pour l'animal. En revanche, contrairement aux travaux de Lemée *et al.* (1994a) et Boudouresque *et al.* (1996), cette étude ne met pas en évidence de variations saisonnières de la consommation de *C. taxifolia* par les oursins, ce qui peut paraître surprenant compte tenu de la variabilité de la production en CYN.

L'analyse de gonades provenant d'oursins directement nourris avec *C. taxifolia* ne révèle pas de processus de bioaccumulation de la CYN dans ces organes (Ganteaume *et al.*, 1998).

Par ailleurs, la CYN possède un effet antiméiotique sur les œufs de l'oursin *P. lividus* (Pesando *et al.*, 1994). Paul et Fenical (1986, 1987) ont mis en évidence une action toxique possible sur les spermatozoïdes, les œufs et les larves de deux espèces d'oursin.

Lemée *et al.* (1996) ont montré que la CYN n'agit pas sur la synthèse des protéines chez les embryons d'oursins. En présence de CYN (à 20 µg. mL<sup>-1</sup>), il y a un retard dans la division des œufs et une inhibition totale de la phosphorylation des protéines. La CYN inhibe aussi l'accumulation ATP-dépendante de calcium dans les réserves intracellulaires non mitochondriales. L'intensité de l'inhibition est dose-dépendante. A des concentrations inférieures ou égales à 0,8 µg. mL<sup>-1</sup> d'extrait brut de *C. taxifolia* (entre 10 et 40 ng. mL<sup>-1</sup> de CYN), il n'y a pas d'effet toxique et la division des œufs est semblable à celle des témoins. Une concentration de 50 ng. mL<sup>-1</sup> de CYN induit un retard dans les premières divisions et dans la formation de la gastrula mais permet un développement complet de l'embryon. A 100 ng. mL<sup>-1</sup> de CYN, le développement est bloqué au stade de gastrula et à 200 ng. mL<sup>-1</sup> de CYN, le développement ne va pas au delà du stade morula.

Il existe une période pendant laquelle l'œuf d'oursin est sensible à la CYN. De la fécondation jusqu'à 50 minutes après, la CYN a un pouvoir inhibiteur sur l'œuf, en revanche, passé 50 minutes, l'œuf se développe normalement s'il n'a pas été en contact avec la CYN (Pesando *et al.*, 1998). Les 3 phases de synthèse d'ADN, S1, S2 et S3, correspondent respectivement à la 1<sup>ère</sup>, 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> divisions des blastomères de l'œuf. Si 60 µM de CYN sont ajoutées au contact des œufs 2 minutes après la fécondation, il y a inhibition des phases S1 et S2, 50 minutes après la fécondation, elle entraîne une inhibition des phases S2 et S3. La CYN exerce son action en bloquant les œufs d'oursin au stade de pseudo-méiose avec un alignement défectueux des chromosomes, en agissant donc sur des processus de la mitose au niveau des premières divisions cellulaires (Pesando *et al.*, 1998).

Selon Pesci-Bardon *et al.* (2001), la CYN agit sur la phosphorylation des protéines mais pas sur l'activation de la H1-kinase au moment de la mitose.

Les larves de *P. lividus* aux stades 4 ou 8 bras sont plus sensibles aux toxines que les œufs. En revanche, les larves engagées dans un stade plus avancé (pré-métamorphose) ne semblent pas affectées par les toxines (Pedrotti *et al.*, 1996).

Des expériences de nourrissage de muges dorées *Liza aurata* par de la farine mélangée à un broyat de *C. taxifolia* n'ont abouti à aucune mortalité ou modification de comportement ou de croissance (Lecoix et Vicente, 1994). Toutefois, quelques modifications histochimiques ont été décelées au niveau de l'intestin (diminution des sécrétions mucoïdes protectrices). Au niveau de l'œsophage, des cellules immuno-phagocitaires se concentrent dans le tissu conjonctif. Ces cellules tiendraient un rôle de défense contre les toxines. Les appendices pyloriques présentent une modification de taille et d'organisation. Des lésions apparaissent dans le parenchyme hépatique (Bartfai et Vicente, 1996). Des expériences similaires sur des serrans chèvres *Serranus cabrilla* ont abouti aux mêmes résultats. En revanche, ces lésions et perturbations hépatiques consécutives à l'ingestion de *C. taxifolia* se sont révélées réversibles (Jouhaud *et al.*, 1996). Le serran chèvre étant carnivore, l'ingestion expérimentale de *C. taxifolia* par ce poisson représente un cas tout à fait théorique dont on peut se demander l'intérêt.

Brunelli *et al.* (2001) ont montré que la CYN interférait avec les activités du système nerveux chez un annélide oligochète *Hirudo medicinalis*.



## II.3. Impacts écologiques de *Caulerpa taxifolia*

### II.3.1. Sédiments

*Caulerpa taxifolia* induit un envasement des substrats sur lesquels elle parvient à s'installer. Ce phénomène est proportionnel à la densité et à l'ancienneté de la prairie. Cet envasement ajouté à l'accumulation de matière organique particulaire contribue à créer des conditions réductrices. Dans les régions où le littoral est constitué par des roches métamorphiques, certains minéraux constitutifs des roches, par exemple les micas à forte flottabilité, sont sélectivement filtrés par les frondes. Ils contribuent à l'anoxie du substrat en créant un film amoindrissant les échanges gazeux entre le sédiment et l'eau libre (Finzer et Poizat, 1996). La remontée en surface du potentiel redox peut avoir un impact sur la faune benthique et en particulier sur la méiofaune (Poizat et Boudouresque, 1996).

### II.3.2. Flore

Au niveau de la zone d'affrontement, *C. taxifolia* ne pénètre pas dans un herbier continu de *Posidonia oceanica* (Thibaut, 2001 ; Villele et Verlaque, 1994). Les petites taches d'herbier cernées par *C. taxifolia* montrent des signes de dégénérescence dès le printemps et jusqu'à l'automne du fait d'un surpâturage lié à la concentration des herbivores des biotopes environnants envahis (Villele et Verlaque, 1994). Les phanérogames semblent réagir au contact de *C. taxifolia* en produisant un grand nombre de cellules à tanins sécrétrices de phénols. Cette réaction physiologique correspond à une situation de stress (Cuny *et al.*, 1994).

Une étude des modifications des peuplements algaux en relation avec la colonisation par *C. taxifolia* a été réalisée par Verlaque et Fritayre (1994). Par ses caractéristiques (grande taille, vitesse de croissance élevée et résistance aux herbivores), *C. taxifolia* apparaît très compétitive face à la végétation autochtone méditerranéenne. Par ailleurs, la lumière pénètre peu sous la canopée formée par les frondes, privant ainsi les macrophytes benthiques autochtones moins compétitives de ce facteur essentiel. L'influence maximale de *C. taxifolia* sur les autres macrophytes s'observe en été / automne lorsque la prairie présente des densité et longueur de frondes maximales. La chute de la diversité spécifique des macrophytes autochtones sur une zone colonisée par *C. taxifolia* a été estimée entre 25 et 55 %. Sur le plan quantitatif, une forte diminution (de 85 à 99 % en automne) du recouvrement des algues dressées arbustives et des algues épiphytes et filamenteuses a été mesurée. La biomasse de *C. taxifolia* représente entre 93 et 98 % de la biomasse algale totale. *Caulerpa taxifolia* induit donc une réelle régression de la communauté algale autochtone (Verlaque et Fritayre, 1994).

### II.3.3. Invertébrés

Ruitton et Boudouresque (1994) ont étudié *in situ* l'influence de *C. taxifolia* sur les densités de *Paracentrotus lividus* au cours d'une année. La répartition des oursins varie en fonction du substrat et est influencée par la présence de *C. taxifolia*. Les substrats durs sans *C. taxifolia* constituent une strate refuge. Au sein de la prairie de *C. taxifolia*, ainsi qu'en marge des herbiers de *Posidonia oceanica* envahis, les densités d'oursins sont très faibles. La densité totale d'oursins chute de 77 % en automne sur le milieu colonisé alors qu'elle reste stable sur le milieu non envahi.

Bellan-Santini *et al.* (1994) ont observé une diminution globale de la richesse spécifique et de l'abondance chez trois groupes d'invertébrés (polychètes, mollusques et amphipodes) corrélativement à la présence de *C. taxifolia* sur des sites situés entre 6 et 10 m de profondeur. L'impact maximum a été observé en automne / hiver. Certaines espèces brouteuses semblent disparaître et être remplacées par des espèces indicatrices de sédimentation (Bellan-Santini *et al.*, 1996).

La méiofaune benthique d'une prairie de *C. taxifolia* a été comparée à celle d'un substrat témoin par Poizat et Boudouresque (1996). Les nématodes deviennent numériquement majoritaires (67% contre 12% pour le témoin). Les fréquences des polychètes, des némertes et des turbellariés augmentent également alors que celle des copépodes chute (11% sur la prairie de *C. taxifolia* contre 82% pour le site témoin). Globalement, sur le substrat envahi, l'abondance de la méiofaune stagne toute l'année à des valeurs moyennes comprises entre 254 et 323 individus. 10 cm<sup>2</sup> respectivement en hiver et en été. Une remontée des organismes des couches les plus profondes du sédiment vers la surface est constatée corrélativement à la remontée du potentiel redox. Cette remontée n'a pas pour effet l'augmentation de l'abondance des individus en surface, probablement à cause d'une forte mortalité des groupes les plus sensibles tels que les copépodes.

Une étude comparative de la faune vagile d'invertébrés vagiles a été menée dans des herbiers de *P. oceanica* colonisés par *C. taxifolia* (HPC) et non colonisé (HPNC) à St Jean-Cap Ferrat (Alpes Maritimes, France) (Tableau II.3.1.<sup>1</sup> ; Stadelmann, 2000 ; Veillard, 2000). Sur les milieux colonisés, la faune connaît une diminution de la diversité spécifique et de l'abondance de 18,2 % et 47,8 % respectivement au cours de la période froide et de 8,5 % et 33,7 % respectivement au cours de la période chaude (Veillard, 2000).

La richesse spécifique des mollusques dans les herbiers non colonisés est toujours supérieure à celle des herbiers envahis par *C. taxifolia*, quelle que soit la période (Tableau II.3.1.). Parmi les mollusques, les gastéropodes sont moins affectés dans leur diversité que les

---

<sup>1</sup> Tous les tableaux et figures contenus dans ce rapport sont numérotés avec 3 chiffres. Les 2 premiers font référence au chapitre dans lequel sont insérés ces tableaux et figures (ex. : Tableau **II.3.1.** dans le chapitre **II.3.**) et le 3<sup>ème</sup> chiffre fait référence à l'ordre dans lequel ils apparaissent au sein de ce chapitre (ex. : Tableau II.3.**1.**, Tableau II.3.**2.** ou Figure II.3.**1.**, Figure II.3.**2.** etc).

bivalves et polyplacophores (Veillard, 2000). La diversité des échinodermes varie peu au cours de l'année, quel que soit le milieu. En revanche, les abondances des holothuries et des ophiures augmentent alors que celle des échinoides diminue dans les HPC par rapport aux HPNC. L'envasement des herbiers semble donc créer un milieu favorable au développement de certains échinodermes (Veillard, 2000). La richesse spécifique et l'abondance des crustacés diminuent sur les HPC par rapport aux HPNC. Les groupes les plus touchés sont les anomoures, les pécararidés et les brachyours (Stadelmann, 2000). La richesse spécifique des polychètes diminue sur les HPC par rapport aux HPNC. Leur abondance chute de 11,6 % en saison froide alors qu'elle augmente de 3,5 % en saison chaude. Les polychètes sédentaires et errantes ne présentent pas la même réaction face à la colonisation de *C. taxifolia* : toutes saisons confondues, l'abondance des premières diminue de 18,7 % alors que celle des secondes augmente de 20,1 % (Stadelmann, 2000).

La chaîne trophique au sein d'un herbier de posidonies envahi se retrouve donc modifiée. *Caulerpa taxifolia* induit un stress chez *P. oceanica* se traduisant par la sécrétion de phénols diminuant la présence de microflore épiphyte (Cuny *et al.*, 1994). Cette ressource trophique est donc moins abondante pour les crustacés herbivores tels que les amphipodes et isopodes qui la consomment. Les crustacés prédateurs trouvent donc à leur tour une ressource alimentaire moins abondante. Les polychètes qui fréquentent l'intérieur du sédiment semblent quant à eux isolés des effets de *C. taxifolia*. Si l'on regroupe les quatre groupes précédemment étudiés en niveaux trophiques, des diminutions ont été mesurées pour les herbivores (- 44,9 %), les suspensivores (- 25,9 %), les détritivores (- 22,3 %) et les carnivores (- 20,2 %) sur les herbiers colonisés par *C. taxifolia* (Stadelmann, 2000).

Tableau II.3.1. : Variations (en %) de la richesse spécifique (S) et de l'abondance (A) de la faune d'invertébrés vagiles sur des herbiers de *Posidonia oceanica* colonisés par *Caulerpa taxifolia* par rapport aux herbiers non colonisés, en saisons froide et chaude (d'après Stadelmann, 2000 ; Veillard, 2000 modifié).

		saison froide	saison chaude
faune totale	S	-18,2	-8,5
	A	-47,8	-33,7
Mollusques	S	-26,7	-17,2
	A	-52,8	-27,3
Gastéropodes	A	-58,5	-28,4
Bivalves	A	-26,1	-18,3
Echinodermes	A	+108,3	+78,3
Holothuries	A	+257,6	+293,7
Ophiures	A	+45,8	+34,6
Echinoides	A	-60	-50,4
Crustacés	S	-14	-17,9
	A	-57,2	-39,6
Polychètes	S	-5,4	-3,5
	A	-11,6	+3,5

La méiofaune benthique d'une prairie de *C. taxifolia* a été comparée à celle d'un herbier de *Cymodocea nodosa* par Relini *et al.*, (1998). Les organismes touchés par l'algue appartiennent au groupe des bryozoaires et des hydrozoaires alors que les polychètes bénéficient d'un effet positif.

Bartoli et Boudouresque (1997, 1998) ont comparé les parasites du tractus digestif de *Symphodus ocellatus* sur des prairies de *C. taxifolia* et sur des sites références. Les résultats de cette étude montrent que les individus *S. ocellatus* ne sont pas parasités sur les prairies de *C. taxifolia* alors qu'ils le sont sur les stations références. Les auteurs émettent trois hypothèses pour expliquer ce phénomène :

- la disparition des hôtes intermédiaires liée à la présence de *C. taxifolia* (le premier hôte des parasites est toujours un mollusque alors que les hôtes intermédiaires de second ordre peuvent appartenir à n'importe quel groupe d'invertébrés),
- l'action des toxines directement sur les stades larvaires libres infectants des trématodes digènes,
- ou la bioaccumulation des toxines de *C. taxifolia* dans les hôtes intermédiaires qui pourrait inhiber le recrutement et la fixation des larves de parasites.

### II.3.4. Poissons

#### II.3.4.1. Espèces de milieux rocheux

Les premières études réalisées sur la faune ichthyologique au Cap Martin (premier site français colonisé par l'algue) concernaient les poissons de milieux rocheux (Francour *et al.*, 1995 ; Gelin *et al.*, 1998 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1996, 1999). Des comptages ont été réalisés entre 1992 et 1998, sur plusieurs stations, colonisées ou non au début de l'étude. Les premiers résultats obtenus sur ce suivi ont permis de comparer l'évolution des densités des espèces côtières en présence ou en absence de *Caulerpa taxifolia*. Les résultats majeurs sont :

- stabilité de la richesse spécifique totale,
- distribution spatiale plus hétérogène,
- diminution de la densité des poissons sur les sites colonisés profonds,
- diminution de la biomasse en poissons dans les sites colonisés superficiels,
- augmentation de la proportion des petits individus dans les sites d'étude superficiels,
- augmentation du recrutement chez certaines espèces (en particulier de la famille des Labridae) dans les faibles profondeurs (Gelin *et al.*, 1998),
- et variations saisonnières plus accentuées du peuplement de poissons.

Ces premiers résultats ont été obtenus par comparaison entre plusieurs stations. Cette démarche est souvent problématique car les sites peuvent différer les uns des autres au niveau de différents paramètres : profondeur, exposition, substrat, biocénoses et complexités structurales originelles, pression de pêche (Francour *et al.*, 1995). Or ces derniers paramètres représentent, au même titre que la présence de *C. taxifolia*, des sources de variations potentielles pour les abondances de poissons.

Plus récemment, les auteurs ont réalisé une analyse des données de densités sur les deux stations du Cap Martin originellement témoins qui ont rapidement été colonisées par *C. taxifolia* à partir de 1993 (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). L'évolution des densités sur ces stations à moyen terme (1993 - 1998) a bien pu être imputée à la colonisation du substrat par *C. taxifolia* puisque seul ce facteur a évolué dans le temps (Figure II.3.1.).

Ces stations nommées REF 1 et REF 2 (Figure II.3.2.) se situent respectivement sur 3 – 8 m et 11 – 25 m (Francour *et al.*, 1995). En 1992, la station REF 1 était constituée de roche uniquement recouverte d'algues photophiles alors que la station REF 2 était recouverte à 51,5 % d'algues photophiles et à 39,8 % de *Posidonia oceanica*.

La totalité des espèces de poissons planctonophages et benthophages (26 au total) ont été recensées, pour trois classes de taille (P : petits, M : moyens, G : grands, correspondant chacune respectivement à ]0 - 1/3], ]1/3 - 2/3], ]2/3 - 3/3] de la taille maximale atteinte par chaque espèce) ensuite regroupées en une seule et même classe (T : total). Les abondances ont été estimées ponctuellement en automne (A) et au printemps (P), par la méthode des relevés visuels sur transects (Harmelin-Vivien *et al.* 1985). Chaque densité saisonnière a été obtenue en moyennant 30 transects de 40 m<sup>2</sup> (20 m \* 2 m). Par ailleurs, les biomasses de chaque espèce ont été calculées à l'aide des relations préétablies par Francour (1990).

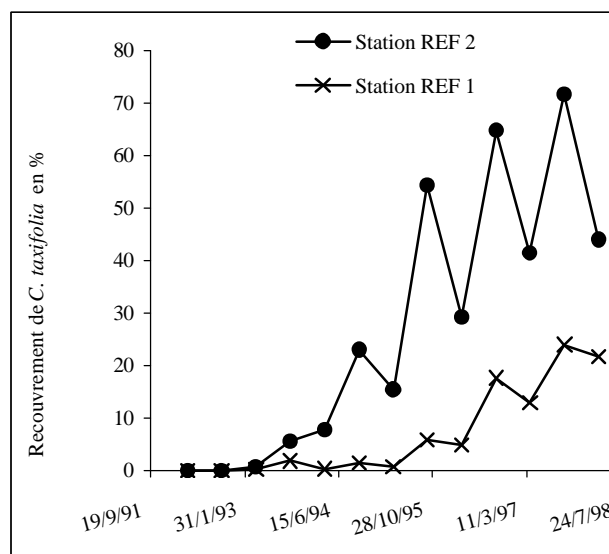


Figure II.3.1. : Evolution du recouvrement de *Caulerpa taxifolia* au Cap Martin sur les stations REF 1 et REF 2, entre 1992 et 1998 (d'après Harmelin-Vivien *et al.*, 2001 modifié).

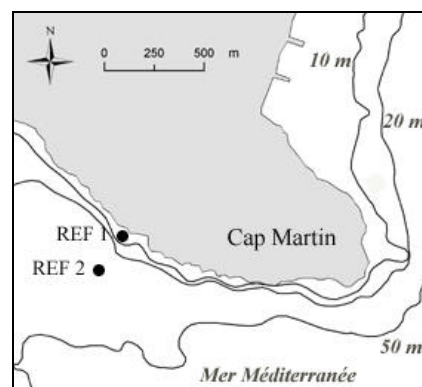


Figure II.3.2. : Localisation des stations d'étude du Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001 ; modifié)

Les auteurs ont comparé les densités / biomasses moyennes des espèces, toutes saisons confondues, entre [P 1992 – P 1995] et [A 1995 – P 1998] sur chacune des 2 stations.

Ces analyses ont montré qu'il n'existait pas de différence de densité chez aucune espèce, entre ces deux périodes sur la station superficielle REF 1. En revanche, les auteurs ont mis en évidence l'existence de différences significatives de densités / biomasses chez certaines espèces de poissons benthophages sur la station profonde REF 2. Les espèces sensibles qui ont montré une chute d'abondance sont *Serranus cabrilla*, *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758), *Symphodus ocellatus* et *Coris julis* (Linnaeus, 1758).

Ayant émis un certain nombre de remarques sur l'étude de Harmelin-Vivien *et al.* (2001), nous avons réanalysé le jeu de données de cette étude au chapitre IV.1.

#### II.3.4.2. Espèces de milieux meubles

Une étude de la faune ichtyologique côtière en relation avec la présence de *C. taxifolia* a été réalisée sur des milieux sableux à Imperia (Italie), entre 1994 et 1998 (Relini *et al.*, 1996, 1998, 2000). Cette étude a consisté à comparer la faune d'un herbier de *Cymodocea nodosa* (situé sur 4 – 10 m de fond) et d'une prairie de *C. taxifolia* (située sur 4 – 8 m de fond).

Les auteurs ont montré que le peuplement de poissons observé sur la prairie de *C. taxifolia* était qualitativement et quantitativement plus riche que sur l'herbier de cymodocées. En revanche, certaines espèces, en particulier d'intérêt économique, ont montré une sensibilité à l'algue : *Pagellus erythrinus* (Linnaeus, 1758), *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758), *Bothus podas* (Delaroche, 1809), *Mullus barbatus* (Linnaeus, 1758), *Solea lascaris* (Risso, 1810), *Trigla lucerna* (Linnaeus, 1758), *Uranoscopus scaber* (Linnaeus, 1758). Au contraire, la colonisation de *C. taxifolia* semble avoir eu un effet positif sur d'autres espèces telles que : *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758), *Symphodus tinca* (Linnaeus, 1758), *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758), *Mullus surmuletus* (Linnaeus, 1758), *Labrus merula* (Linnaeus, 1758), *Oblada melanura* (Linnaeus, 1758), *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) et *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868).

Les deux études réalisées sur la faune ichtyologique (Relini *et al.*, 2000 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 2001) présentent donc certains points similaires. Les auteurs ont mis en évidence l'effet positif de *C. taxifolia* sur les densités de *D. annularis*, *S. tinca* et *S. porcus*. En revanche, ces deux travaux présentent également des points contraires. En effet, l'influence de *C. taxifolia* a été négative au Cap Martin, mais positive à Imperia sur *M. surmuletus* et *S. scriba*.

Ces résultats contraires pourraient être liés à la nature des substrats sur les stations : rocheux pour Harmelin-Vivien *et al.* (2001) et sablo-vaseux pour Relini *et al.* (2000). *Caulerpa taxifolia* ne possède peut-être pas les mêmes effets selon la complexité initiale du substrat colonisé. Par ailleurs, les résultats de Relini *et al.* (2000) sont à prendre avec précaution car la prairie de *C. taxifolia* étudiée en Italie est un site eutrophisé et dégradé par

les activités humaines. De plus l'étude n'a pas pris en compte l'influence de la colonisation croissante de l'algue sur le substrat, la station colonisée l'était déjà au début de l'étude. Enfin, les auteurs ne précisent pas le recouvrement de *C. taxifolia* entre 1994 et 1998.

#### II.3.4.3. Bioaccumulation de toxines

Dans un travail préliminaire, Amade *et al.* (2001) n'ont décelé aucune trace de caulerpényne ou de composés dérivés dans les tissus de poissons *Symphodus* spp. (6 *S. ocellatus* et 1 *S. rostratus* (Bloch, 1797)) capturés sur une prairie de *C. taxifolia*.

#### II.3.4.4. Croissance chez *Symphodus ocellatus*

Partant des résultats obtenus par Harmelin-Vivien *et al.* (1994, 1996) (régression globale de *Symphodus ocellatus* sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* mais recrutement important), Gelin (1996) et Georges (1998) ont émis l'hypothèse de l'existence d'un problème de croissance chez *S. ocellatus*. Pour vérifier cette hypothèse, ces auteurs ont étudié la relation biométrique taille / poids ainsi que la relation taille / âge à l'aide de l'analyse des otolithes (sagittae).

En comparant deux populations de *S. ocellatus*, l'une provenant d'une prairie de *C. taxifolia* et l'autre d'un herbier de *Posidonia oceanica* (zone de référence), les auteurs ont montré qu'il n'existait pas de différence de croissance linéaire chez les recrues (Georges, 1998), les juvéniles et les adultes (Gelin, 1996) entre les deux milieux. En revanche, une différence significative de croissance pondérale (poids entier) entre les mâles et les femelles en juin et entre les mâles en septembre a pu être mise en évidence : les individus de la zone colonisée étaient moins lourds que ceux du site témoin.

#### II.3.4.5. Mortalité des juvéniles

Dans un travail préliminaire, Meier (2001) a étudié l'influence de la complexité structurale sur le choix du microhabitat chez des juvéniles de *Symphodus ocellatus* et *Coris julis* ayant nouvellement recrutés sur une prairie de *C. taxifolia*. Pour ce faire, elle a artificiellement créé des zones de complexité croissante au milieu d'une prairie de *C. taxifolia* à l'aide de parpaings en nombre variable. Les densités de *C. julis* et *S. ocellatus* ont fait l'objet d'un suivi sur plusieurs mois. Ces habitats artificiellement créés ont régulièrement été nettoyés des brins de *C. taxifolia* qui s'y fixaient. En définitive, l'auteur a montré que l'augmentation de la complexité structurale sur une prairie de *C. taxifolia* favorisait une augmentation de la densité des juvéniles. Par ailleurs, la mortalité était également plus faible sur les zones à plus forte complexité (P. Meier et P. Francour, comm. pers.).

#### II.3.4.6. Camouflage lié au patron de coloration

Arigoni (2002) et Arigoni *et al.* (2002) ont étudié les adaptations phénotypiques de certains Labridae sur des zones colonisées par *C. taxifolia*. Le suivi du peuplement ichtyologique également réalisé par l'auteur entre 1997 et 1999 montre des résultats similaires à ceux de Harmelin-Vivien *et al.* (2001).

La densité et la biomasse moyennes des Labridae sont plus élevées sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin que sur les stations références. L'adaptation est en particulier bonne chez *Labrus viridis* (Linnaeus, 1758), *Symphodus ocellatus*, *S. tinca* et *S. roissali* (Risso, 1810). Arigoni (2002) explique que *L. viridis*, par sa coloration verte qui lui permet de se camoufler et par l'abondance de proies (jeunes *Symphodus*), serait avantagé dans la prairie de *C. taxifolia*. La présence de vert dans la coloration de *S. tinca* lui permettrait également une bonne adaptation sur la prairie de *C. taxifolia*.

L'étude *in situ* de la coloration des poissons a montré que *S. ocellatus*, *C. julis* et *S. roissali* présentaient plus de morphes verts sur la prairie de *C. taxifolia*. Des expériences menées en aquarium ont montré que *S. ocellatus* et *S. roissali* possèdent une capacité d'adaptation chromatique dans un nouvel environnement, ce qui n'est pas le cas de *S. rostratus* chez qui les variations de coloration sont d'ordre ontogénique. Cette adaptation est plus rapide chez les juvéniles que chez les adultes. En grandissant, les individus *S. ocellatus* perdent leur plasticité chromatique au moment justement où interviennent des changements de biotopes pour se nourrir (Arigoni, 2002).

Le très fort recrutement des juvéniles sur les prairies de *C. taxifolia* serait le fait d'une meilleure survie des juvéniles et non d'un recrutement effectivement plus important. En raison de leur adaptabilité chromatique, la mortalité des jeunes *S. ocellatus* observée en hiver n'est pas liée à une prédation orientée contre les individus non camouflés par leur patron de coloration, mais à l'association de plusieurs facteurs, écologique, trophiques, comportementaux et chromatiques (Arigoni, 2002).



La synthèse bibliographique réalisée ici a permis d'exposer les principaux résultats jusqu'alors acquis sur l'impact de *C. taxifolia* sur les poissons :

- les espèces ont des « réactivités » différentes face à *C. taxifolia* (se traduisant par des variations de densité et/ou de structure démographique),
- la réactivité d'une même espèce est différente en fonction du substrat colonisé par *C. taxifolia*,
- il n'existe apparemment pas de problème de croissance linéaire chez *S. ocellatus*. En revanche, un problème de croissance pondérale semblerait se poser sur le milieu colonisé par *C. taxifolia*,
- *Caulerpa taxifolia* peut influencer positivement le recrutement de certaines espèces de Labridae,
- l'algue, en créant un environnement vert, avantagerait certaines espèces de Labridae capables de se camoufler grâce à leur patron de coloration.

Les processus mis en évidence ne représentent certainement qu'une partie des mécanismes de l'action de *C. taxifolia* et ne peuvent expliquer l'influence de l'algue sur de nombreuses espèces.

Nous avons donc étudié l'influence possible de *C. taxifolia* au niveau du devenir et de la prédation des jeunes après le recrutement (chapitres IV.2. et IV.3.), des microhabitats (chapitre IV.4.), de la nutrition (chapitre IV.5.), de la croissance et de la composition corporelles (chapitre IV.6.) et du stade oeuf (chapitre IV.7.) chez des espèces modèles.

Le choix et la biologie de ces espèces sont exposés au chapitre III.1.



### **III. MATERIEL ET METHODES**

### III.1. Espèces modèles pour l'étude

#### III.1.1. Choix des espèces modèles

Au cours de notre étude, nous avons réalisé le suivi de toutes les espèces de poissons necto-benthiques côtiers rencontrées au Cap Martin, dans la continuité de l'étude de Francour *et al.* (1995) et Harmelin-Vivien *et al.* (2001). Dix-huit espèces appartenant à 4 familles ont ainsi fait l'objet d'estimation de densité au cours de plusieurs mois :

- Labridae : *Symphodus ocellatus*, *S. tinca*, *S. cinereus* (Bonaterre, 1788), *S. melanocercus* (Risso, 1810), *S. rostratus*, *S. doderleini* (Jordan, 1891), *Coris julis*, *Labrus viridis*, *L. merula*.
- Sparidae : *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), *Diplodus annularis*, *D. sargus*, *D. vulgaris* (E. Geoffrey Saint-Hilaire, 1817), *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758), *Spondyliosoma cantharus* (Linnaeus, 1758).
- Serranidae : *Serranus cabrilla*, *S. scriba*.
- Mullidae : *Mullus surmuletus*.

Par ailleurs, nos travaux approfondis n'ont concerné que quatre espèces :

*Symphodus ocellatus* (le crénilabre ocellé) a représenté notre espèce modèle pour l'étude de l'impact de *C. taxifolia* sur la totalité du cycle biologique des poissons. *Coris julis* (la girelle royale) et *D. annularis* (le sparailon commun) d'une part et *M. surmuletus* (le rouget de roche) d'autre part ont représenté, en plus de *S. ocellatus*, des espèces modèles respectivement dans le suivi des jeunes poissons après leur recrutement et l'étude de la nutrition.

Ces poissons possèdent des cycles biologiques différents qui seront développés plus loin :

- *Symphodus ocellatus* est une espèce sédentaire. La reproduction s'effectue à la côte, les pontes sont déposées sur le fond. Le recrutement s'effectue à la côte.
- *Coris julis* est une espèce sédentaire. La reproduction s'effectue à la côte dans la colonne d'eau. Le recrutement s'effectue à la côte.
- *Diplodus annularis* est une espèce mobile. La reproduction s'effectue probablement à la côte. Le recrutement s'effectue à la côte.
- *Mullus surmuletus* est une espèce mobile. La reproduction s'effectue au large et le recrutement à la côte.

Ces quatre espèces, nous le verrons au chapitre IV.1., ont montré une «réactivité» particulière face à la colonisation des fonds par *C. taxifolia*.

Le choix de *S. ocellatus* pour espèce modèle a été dicté par plusieurs raisons :

- (1) C'est un poisson necto-benthique (Harmelin, 1987), **fréquent** dans les milieux littoraux peu profonds. Ceci nous a permis un échantillonnage facile et systématique de l'espèce.
- (2) C'est une espèce de petite taille (9 - 12 cm au maximum), à mobilité suffisamment lente pour permettre sa **capture** à l'aide de filets manipulés par des plongeurs en scaphandre autonome.
- (3) C'est une espèce à **forte sédentarité**, effectuant des déplacements verticaux et latéraux réduits au sein d'un site (Lejeune, 1985 ; Harmelin, 1987). Un juvénile ayant recruté sur un site passera donc probablement toute sa vie sur ce même site quelles que soient les conditions de vie.
- (4) Elle possède un cycle biologique très intéressant pour l'étude que nous voulions mener. En effet, toutes les étapes (hormis la phase larvaire planctonique) et fonctions constituant le cycle biologique sont dépendantes du fond. Cette espèce **inféodée au substrat** est donc fortement influencée par l'environnement benthique.
- (5) Elle a servi de modèle pour d'autres études. L'impact de *C. taxifolia* a déjà été étudié sous certains aspects par d'autres auteurs : otholithométrie (Gelin, 1996 ; Georges, 1998), mortalité juvénile (Meier, 2001), densité (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001), adaptation du pattern de coloration (Arigoni, 2002). Par ailleurs, nous disposons de nombreuses données sur la biologie de l'espèce.
- (6) Elle se maintient parfaitement en **aquarium** (Michel *et al.*, 1987), ce qui nous a permis la réalisation d'expérimentations en laboratoire.

Le choix de *C. julis* a été orienté par l'abondance et l'ubiquité de cette espèce : la girelle est le Labridae le plus répandu en Méditerranée (Lejeune, 1984). Par ailleurs, cette espèce partage quelques caractéristiques communes avec *S. ocellatus*, intéressantes pour notre étude (forte sédentarité, forte dépendance au milieu benthique) et bénéficie de nombreuses références bibliographiques. Le choix de *D. annularis* a également été dicté par l'ubiquité et l'abondance de ce Sparidae dans tous les biotopes mais également par le cycle biologique de l'espèce, différent des autres poissons « modèles ».

Le choix de *M. surmuletus* pour l'étude *in situ* de la nutrition a été dicté par plusieurs critères. Les rougets de roche sont des poissons à forte valeur commerciale (Suquet et Person-Le Ruyet, 2001) intéressant la pêche côtière. Par ailleurs, cette espèce qui recherche ses proies sur le substrat à l'aide de barbillons tactiles, est fortement dépendante du fond.

### III.1.2. Biologie et écologie des espèces modèles

#### III.1.2.1. *Symphodus ocellatus*

Ordre : Perciformes  
Sous-ordre : Labroïdes  
Famille : Labridae



Figure III.1.1.: Male terminal *Symphodus ocellatus*

La biologie de cette espèce a été étudiée principalement par Quignard (1966), Lejeune (1984) et Michel *et al.* (1987).

##### (i) Habitat et densité

Lejeune (1984) attribue le succès de cette espèce (densité élevée, ubiquité) à sa stratégie de reproduction : cette dernière intervient tardivement par rapport aux autres espèces de Labridae, au moment où la température et les ressources alimentaires sont à leur maximum. Le crénilabre ocellé se rencontre essentiellement dans les milieux rocheux et les herbiers peu profonds. Les densités moyennes relevées dans la bibliographie sont résumées dans le Tableau III.1.1.

##### (ii) Coloration et structure sociale

*Symphodus ocellatus* est une espèce dichromatique non permanente (Lejeune, 1984). Le patron de coloration permet de différencier les femelles et les mâles initiaux (livrée initiale) des mâles terminaux (livrée terminale). En hiver, les deux livrées se ressemblent beaucoup.

La livrée initiale se reconnaît par un corps pâle de nuance brune ou verte. Le dos est plus foncé et le ventre est très clair. Une barre brun foncé débute en avant de l'œil et se termine au pédoncule caudal. Une barre nacrée s'étend au dessus de la barre brune. L'opercule porte un petit ocelle vert qui est peu visible chez les femelles. Il est plus grand et entouré d'un liseré rouge chez les mâles initiaux. Lorsqu'elle est prête à pondre, le ventre de la femelle est rosé. Les femelles se distinguent des mâles par l'existence d'un liseré noir autour de la papille uro-génitale (Quignard, 1966).

La livrée terminale est pâle et de nuance brune ou verte. Le ventre est jaune pâle. Une barre brun foncé débute en avant de l'œil et se termine au pédoncule caudal. Les joues portent des veinules bleues irisées. La marge des nageoires est du même bleu. L'opercule porte un gros ocelle bleu foncé entouré d'un liseré rouge vermillon.

Tableau III.1.1. : Densités de *Symphodus ocellatus* (nombre d'individus. 10 m<sup>-2</sup>) en France et en Italie.

Types de substrat	Sites	Pays	Densités	Références
Herbier de <i>Posidonia oceanica</i>	Marseille		0,05 à 0,12	Bell et Harmelin-Vivien, 1982
	Port-Cros		0,22	Harmelin-Vivien, 1982
	Corse		0,12	Harmelin-Vivien, 1984
	Port-Cros	France	1,68 à 5,48	Francour, 1997
	Scandola		0,10 à 0,21	Francour, 1991
	Lavezzi		0,16	Tomasini <i>et al.</i> , 1993
	Alpes-Maritimes		1,00 à 1,79	Arigoni, 2002
Herbier de <i>Cymodocea nodosa</i>	Ligurie		0,95	Guidetti <i>et al.</i> , 1998
	Sardaigne	Italie	0,001	Bussotti et Guidetti, 1996
Roches	Sardaigne		0,22	Guidetti et Bussotti, 2002
	Port-Cros		0,66	Harmelin, 1987
	Banyuls		0,09 à 1,16	Bell, 1983
	Banyuls		0,01 à 1,15	Dufour <i>et al.</i> , 1995
	Corse		0,17 à 2,32	Pelaprat, 2000
	Corse Sud	France	0,61	Culioli, 1995
	Lavezzi		0,03	Tomasini <i>et al.</i> , 1991
Roche et herbier de <i>Posidonia oceanica</i>	Lavezzi		0,60	Tomasini <i>et al.</i> , 1993
	Lavezzi		0,03 à 0,40	Bouchereau <i>et al.</i> , 1992
	Lavezzi		0,31	Bouchereau <i>et al.</i> , 1989
	Cap Martin		0,22	Gelin <i>et al.</i> , 1998
Roche recouverte de <i>C. taxifolia</i>	Ligurie	Italie	0,25	Vacchi <i>et al.</i> , 1997
	Monaco		0,87 à 2,11	Harmelin-Vivien <i>et al.</i> , 1994
Sable recouvert de <i>C. taxifolia</i>	Cap Martin	France	0,27	Gelin <i>et al.</i> , 1998
	Cap Martin		3,69	Arigoni, 2002
	Ligurie	Italie	0,02 à 0,11	Relini <i>et al.</i> , 2000

### (iii) Reproduction

L'espèce est gonochorique : le sexe de l'individu est permanent et unique. Le sex-ratio (femelles / mâles) d'une population de *S. ocellatus* en Corse a été estimée à 1,04 (Lejeune, 1984). Les mâles terminaux, assez erratiques en hiver, se concentrent au début du mois de mai dans les zones favorables à la nidification. *Symphodus ocellatus*, tout comme les autres espèces du genre *Symphodus*, a la particularité de construire des nids destinés à la reproduction.

Les mâles initiaux (ou parasites) n'accèdent à la reproduction que par le biais des fécondations parasites. Pour se faire, ils se tiennent à proximité du nid et s'y précipitent pour féconder les pontes des femelles. Ils sont alors immédiatement poursuivis par le mâle territorial. Il existe une troisième catégorie de mâles qui sont les mâles satellites. Ces derniers sont tolérés par les grands mâles terminaux, auxquels ils apportent de l'aide en cas d'absence momentanée ou définitive (Michel *et al.*, 1987).

Le comportement reproducteur des mâles terminaux présente un aspect cyclique comprenant une phase de construction, une phase d'activité sexuelle et une phase de ventilation. Ce cycle dure en moyenne 7,8 ( $\pm 2,7$ ) jours (n = 9 ; Lejeune, 1984).

*Symphodus ocellatus* commence sa reproduction lors de la forte augmentation de température du mois de mai (Lejeune, 1984).

Les mâles nidificateurs construisent leurs nids entre 0 et 12 m de profondeur. Un mâle terminal peut effectuer 2 à 5 cycles de reproduction par saison. Pour construire son nid, le mâle terminal cesse presque totalement de s'alimenter et consacre tout son temps à effectuer la navette entre son site de nidification et les points où il prélève les matériaux du nid (Lejeune, 1984). Les prélèvements d'algues sont effectués dans un périmètre de 20 m autour du nid. Le mâle arrache puis transporte des algues dans sa bouche jusqu'au site de nidification. Il accumule ces algues au niveau d'une dépression ou d'une crevasse dans un substrat rocheux (quelques rares nids ont été observés au sein d'un herbier de *Posidonia oceanica*, obs. pers.). Le mâle enchevêtre les nouveaux brins d'algue aux anciens à l'aide de quelques coups de queue et de mouvements saccadés de la tête. Le nid prend alors la forme d'une épaisse coupole de 15 à 20 cm de diamètre. Le nid de *S. ocellatus* est exclusivement composé d'algues appartenant aux espèces suivantes : *Jania rubens* (Linnaeus) Lamouroux, *Stypocaulon scoparium* (Linnaeus) Kützing, *Dictyopteris membranacea* (Stackhouse) Batters, *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux et *D. linaeris* (C. Agardh) Greville, *Cladophora prolifera* (Roth) Kützing, *Cystoseira balearica* (Sauvageau) et *Sphaerococcus coronopifolius* (Stackhouse). Le territoire du mâle se réduit alors à 1 m autour du nid (Lejeune, 1984).

Le mâle peut parader pour attirer la femelle mais ces dernières se présentent en général spontanément. La femelle s'approche du mâle terminal en se présentant latéralement, le corps fortement courbé. Le ventre et la papille urogénitale colorée sont bien exhibés. La femelle frappe alors de son ventre le fond du nid. Dans un même mouvement et successivement, le mâle vient féconder les œufs. La femelle recommence plusieurs fois suivie par le mâle. La reproduction n'est généralement pas limitée à une partie de la journée. Il est courant que plusieurs femelles se présentent à l'entrée d'un nid, elles pondent alors successivement avec le mâle terminal. Les femelles pondent successivement dans plusieurs nids. A certains moments, le mâle terminal recouvre les œufs du nid avec d'autres algues, puis au final, avec une couche d'algues fines de protection (essentiellement *Jania rubens*). Les nids les plus visités par les femelles semblent être ceux qui sont le moins dissimulés.

Durant la phase de ventilation, le mâle terminal repousse les femelles qui voudraient encore pondre dans le nid. Il continue à apporter des algues sur la couche de protection. De temps en temps, le mâle quitte le nid pour aller s'alimenter. La durée d'un cycle est en moyenne de 8 jours. Entre deux cycles de reproduction, le mâle terminal s'alimente constamment et retourne parfois ventiler l'ancien nid.

#### (iv) Œufs et larves

Dans la mesure où l'on étudiera l'embryogenèse de *S. ocellatus* par les caractères observables par transparence au microscope, nous avons décrit brièvement le développement embryonnaire en Annexe du chapitre III.1. (p 43).

Les œufs sont sphériques, démersaux et adhérents (Lejeune, 1984). Le vitellus est homogène. La taille moyenne est de 0,63 ( $\pm 0,04$ ) mm. La durée du développement

embryonnaire est de 79 h à 21°C. Le nombre moyen d'œufs pondus durant un cycle (dénombrés dès que commence la phase de ventilation) dans un nid ( $n = 10$ ) est de 23400 ( $\pm 10828$ ). Le nombre d'œufs pondus par une femelle à chaque ponte varie entre 11 et 41 ( $n = 5$ ). Les principaux prédateurs d'œufs de *S. ocellatus* sont les mâles nidificateurs eux-mêmes, les femelles et quelques fois les mâles satellites. La prédation due aux autres espèces est rare (Lejeune, 1984).

L'éclosion des œufs est nocturne (durant la première heure de la nuit) et synchronisée. Des expériences montrent que les œufs sont capables de retarder au moins de 12 h leur éclosion pour éclore la nuit. Cette adaptation permet de diminuer au maximum les risques de rencontre de la larve avec un prédateur (Lejeune et Michel, 1986).

La larve qui vient d'éclore nage activement vers la surface à la vitesse d'un mètre par minute (Lejeune, 1984). Les larves dérivent dans la partie supérieure de la colonne d'eau. La durée de la phase larvaire a été estimée en moyenne à 10 jours (entre 9 et 13 jours) par Raventos et Macpherson (2001) et à 25 jours (entre 20 et 30 jours) par Georges (1998) respectivement grâce à l'étude des lapilli et des sagittae. Le recrutement se produit entre juillet et septembre (García-Rubies et Macpherson, 1995). Les recrues *S. ocellatus* sont trouvées entre 0 et 9 m de profondeur. La taille moyenne des individus au moment de l'installation benthique est de 9,5 mm d'après Georges, (1998), de 8 mm d'après Raventos et Macpherson (2001).

Il existe une homogénéité génétique des populations de *S. ocellatus* dans tout le bassin Méditerranéen nord occidental. Une homogénéité hydrographique pourrait en être à l'origine (Arigoni, 2002). En effet, la distribution du crénilabre ocellé semble plutôt être influencée par le courant persistant des eaux de surface qui va du Nord au Sud et qui tend à homogénéiser les populations, plutôt qu'aux courants locaux saisonniers. En revanche, les populations du bassin nord Méditerranéen et de la Mer Adriatique sont génétiquement différentes. Le canal de Sicile ainsi que des courants circulaires permanents situés au Sud de l'Adriatique pourraient constituer des barrières au flux génique (Arigoni, 2002).

#### (v) Nutrition

Pendant la période de non-reproduction, *S. ocellatus* forment des petites troupes de 10 à 30 individus. Ces groupes n'ont pas une composition fixe et beaucoup d'individus se nourrissent seuls ou associés aux groupes formés par d'autres crénilabres (Michel *et al.*, 1984). Selon Lejeune (1984), *S. ocellatus* ingère des proportions égales de mollusques et de crustacés. Les estomacs peuvent contenir par importance décroissante : des copépodes, amphipodes, gastéropodes, ostracodes et bivalves (Bell et Harmelin-Vivien, 1983). D'après Khoury (1987), les copépodes composent majoritairement l'alimentation des crénilabres mais il est également possible de trouver des débris végétaux, amphipodes, isopodes et foraminifères. Les poissons examinent le substrat et picorent leur nourriture sur le couvert algal ou le sable, proie par proie. *Symphodus ocellatus* se nourrit également dans le plancton en formant des groupes de 10 à 100 individus à quelques mètres au dessus du substrat (Lejeune, 1984).



*(vi) Pression de prédation*

Il est rare d'assister à une scène de prédation sous l'eau. L'examen des contenus digestifs de poissons ichtyophages montre que les jeunes Labridae constituent une part importante du régime alimentaire chez ces prédateurs. Ces espèces prédatrices sont : *Labrus viridis*, *Serranus scriba* et *S. cabrilla*, *Scorpaena porcus* et *S. scrofa* (Linnaeus, 1758), *Dentex dentex* (Michel *et al.*, 1987), *S. cantharus* et *Synodus saurus* (Linnaeus, 1758) (Lejeune, 1984). Les rascasses (*Scorpaena* spp.), les serrans (*Serranus* spp.) et les grands labres (*Labrus* spp.) qui vivent dans le même milieu que *S. ocellatus* doivent probablement assurer l'essentiel de la prédation sur ces derniers.

*(vii) Croissance*

D'après Lejeune (1984), l'espèce a une espérance de vie de 3 ans. Les femelles sont plus petites que les mâles à âge égal. Warner et Lejeune (1985) et Gelin (1996) ont étudié la relation taille (longueur totale) / âge à l'aide de l'analyse des otolithes (sagittae) (Tableau III.1.2.).

Tableau III.1.2. : Relation entre l'âge et la taille (longueur totale) chez les différents niveaux sociaux de l'espèce *Symphodus ocellatus*.

		Mâles			Femelles		
		initiaux	satellites	territoriaux	petites	grandes	
Warner et Lejeune (1985)	Taille (cm)	3,5 - 6,0	6,1 - 8,0	8,1 - 9,5	3,5 - 6,0	6,1 - 7,5	
	Age (an)	1	1 - 2	2 - 3	1	1 - 2	
Gelin (1996)	Herbier de <i>Posidonia oceanica</i>	Taille (cm)	5,5 - 7,5	7,0 - 8,5	8,5 - 9,9	5,2 - 6,8	6,8 - 8,3
		Age (an)	1	1 - 2	1 - 2	1 - 1,5	2 - 3
	Prairie de <i>Caulerpa taxifolia</i>	Taille (cm)	6,1 - 6,5	7,1 - 7,8	9,0 - 9,4	5,2 - 7	7,1 - 7,7
		Age (an)	1,5	2 - 2,5	2	1 - 2	2,5 - 3,5

**III.1.2.2. *Coris julis***

Ordre : Perciformes  
Sous-ordre : Labroïdes  
Famille : Labridae

Cette espèce est très sédentaire. La longévité maximum de l'espèce est de huit ans (Lejeune, 1984). La taille adulte maximale varie de 19 à 25 cm (Lejeune, 1985).



Figure III.1.2. : Male terminal *Coris julis*

*(i) Habitat et densité*

*Coris julis* est le Labridae le plus répandu en Méditerranée. La girelle royale fréquente les éboulis rocheux parsemés de petits herbiers, ainsi que les herbiers de *Posidonia oceanica*

et de *Zostera marina* Linnaeus (Michel *et al.*, 1987). Elle se rencontre de manière moins fréquente sur les fonds de graviers et de sable. L'espèce est largement répandue entre la surface et 159 m de profondeur. Les densités de girelles royales estimées par plusieurs auteurs ont été résumées dans le Tableau III.1.3.

(ii) *Coloration et structure sociale*

Cette espèce est dichromatique permanente : on distingue toute l'année deux livrées initiale et terminale (Lejeune, 1985). La livrée initiale est celle des femelles et des jeunes mâles primaires. Le dos est marron et le ventre est blanc avec des reflets dorés. Une ou deux lignes longitudinales blanches peuvent apparaître sur les flancs, notamment lorsque le poisson est effrayé. Les opercules comportent un petit ocelle bleu. La livrée terminale est celle des vieux mâles primaires et des mâles secondaires (issus de l'inversion sexuelle des femelles). Le haut du dos est marron clair à vert clair. Une large bande rouge orangé, régulièrement échancrée, s'étend de la bouche à la queue. En arrière des nageoires pectorales s'étend une longue tache noire. L'opercule porte un petit ocelle. Les trois premiers rayons de la nageoire dorsale sont très longs et supportent une structure colorée composée d'une tache noire bordée de rouge au dessus et de blanc à l'arrière.

Tableau III.1.3. : Densités de *Coris julis* (nombre d'individus. 10 m<sup>-2</sup>) estimées en France et en Italie.

Types de substrat	Lieux	Pays	Densités	Références
Herbier de <i>Posidonia oceanica</i>	Marseille	France	0,10 à 0,20	Bell et Harmelin-Vivien, 1982
	Port-Cros		0,05	Harmelin-Vivien, 1982
	Corse		0,04 à 0,05	Harmelin-Vivien, 1984
	Port-Cros		0,11 à 0,99	Francour, 1997
	Scandola		0,48 à 1,15	Francour, 1991
	Alpes-Maritimes		1,73 à 2,83	Arigoni, 2002
Herbier de <i>Cymodocea nodosa</i>	Ligurie		3,6	Guidetti <i>et al.</i> , 1998
	Sardaigne	Italie	0,10	Bussotti et Guidetti, 1996
	Ligurie		0,002	Relini <i>et al.</i> , 2000
Sardaigne	0,06		Guidetti et Bussotti, 2002	
Roches	Banyuls	France	1,31 à 3,17	Bell, 1983
	Banyuls		0,77 à 1,31	Dufour <i>et al.</i> , 1995
	Corse		1,62 à 1,84	Pelaprat, 2000
	Lavezzi		3,90	Tomasini <i>et al.</i> , 1991
Roche recouverte de <i>C. taxifolia</i>	Monaco		1,40 à 3,50	Harmelin-Vivien <i>et al.</i> , 1994
Sable recouvert de <i>Caulerpa taxifolia</i>	Cap Martin	France	2,17	Arigoni, 2002
	Ligurie	Italie	0,29 à 0,62	Relini <i>et al.</i> , 2000
Sable	Sardaigne			2,28

(iii) *Reproduction*

Cette espèce est hermaphrodite. Cet hermaphrodisme est de type protogyne, c'est à dire que les tissus mâles et femelles ne sont pas fonctionnels en même temps

(hermaphrodisme séquentiel) et que par ailleurs les tissus femelles fonctionnent avant les tissus mâles. Les grandes femelles, lorsqu'elles changent de coloration, subissent des modifications au niveau des gonades et se mettent à produire du sperme, elles deviennent des mâles secondaires.

Les girelles en phase initiale cohabitent sans distinction de sexe. Elles ne forment cependant pas de banc sauf à l'état juvénile. Elles sont sédentaires. Les girelles en phase terminale sont non seulement sédentaires mais aussi territoriales. La taille du territoire varie de façon inverse à la densité de la population (Lejeune, 1985).

Les mâles semblent acquérir le statut de terminaux à 5 ans. Le mâle terminal consacre l'essentiel de son temps à parader. Les combats territoriaux sont peu nombreux, le poisson se nourrit peu et les fréquences de fécondation sont peu élevées par rapport aux *Symphodus*. Lorsque le mâle aperçoit un individu initial, il se dirige rapidement vers lui et entame sa parade. La parade sexuelle se déroule de la façon suivante : le mâle approche une femelle et tourne au dessus d'elle en effectuant une parade qui inclut des ondulations rapides du corps ainsi que des bonds dans la colonne d'eau. Si la femelle est prête à pondre, elle se rapproche un peu du mâle. Les deux poissons montent alors très vite l'un contre l'autre presque à la verticale dans la colonne d'eau où ils expulsent leurs gamètes avant de redescendre très vite vers le fond. Les œufs planctoniques dérivent ensuite dans la colonne d'eau. La reproduction se limite à un moment de la journée.

*Coris julis* se reproduit toute l'année. Cependant, les individus sexuellement actifs sont très peu nombreux d'octobre à avril. La période du maximum de reproduction va de mai à août. Les territoires des mâles territoriaux se trouvent entre la surface et 38 m de fond. Cependant, il existe un maximum de densité entre 35 et 38 m au sein de l'herbier de *P. oceanica* et sur les substrats rocheux (Lejeune, 1984).

#### (iv) Œufs et Larves

L'œuf sphérique et flottant a un diamètre compris entre 0,59 et 0,65 mm (Michel *et al.*, 1987). La durée du développement embryonnaire de *C. julis* est de 38 à 42 h à 18°C et de 30 à 36 h à 22°C. Le nombre d'œufs pondus par une femelle à chaque ponte est de 574 à 5520 ( $n = 5$ ). Les œufs subissent une forte prédation par les poissons planctonophages immédiatement après leur ponte. A mesure qu'ils se dispersent dans l'eau en remontant vers la surface et que le nuage blanchâtre créé par le sperme du mâle s'estompe, la chance de survie de l'œuf augmente.

La durée moyenne de la phase larvaire a été estimée entre 26 et 45 jours par Lejeune (1984) et entre 21 et 34 jours par Raventos et Macpherson (2001) grâce à l'étude des sagittae. La taille au moment du recrutement serait de 1,6 mm (Raventos et Macpherson, 2001). Le recrutement a lieu entre juillet et septembre (García-Rubies et Macpherson, 1995).

#### (v) Nutrition

La girelle est un carnivore exclusivement diurne (Khoury, 1987). La nuit, elle passe sa période de repos enfouie dans le sable. Son alimentation est très variée et se compose de proies vagiles ou sédentaires vivant au niveau des feuilles ou sur le sédiment, principalement

des mollusques, des petits crustacés (copépodes, amphipodes, isopodes, ostracodes), des polychètes et en moindre quantité, des échinodermes et des invertébrés sessiles (bryozoaires et ascidies). Les petits individus se nourrissent presque exclusivement de copépodes. La quantité de nourriture et le nombre de gastéropodes ingérés augmentent en été, conjointement à l'apparition d'œufs de poissons dans les estomacs (Khoury, 1987). Bell et Harmelin-Vivien (1983) mentionnent également les mollusques gastéropodes et bivalves comme proies favorites de la girelle.

(vi) *Pression de prédation*

Les jeunes *C. julis*, tout comme les jeunes *Symphodus* représentent les proies d'un certain nombre de poissons ichtyophages : *Labrus viridis*, *Serranus scriba* et *S. cabrilla*, *Scorpaena porcus* et *S. scrofa*, *Dentex dentex* (Michel *et al.*, 1987), *S. cantharus* et *Synodus saurus* (Lejeune, 1984). Les rascasses (*Scorpaena* spp.) et les serrans (*Serranus* spp.) qui vivent dans le même milieu que *C. julis* doivent probablement assurer l'essentiel de la prédation sur ces derniers.

### III.1.2.3. *Diplodus annularis*

Ordre : Perciformes

*Diplodus annularis* est fréquent en Méditerranée. C'est le plus profond des *Diplodus* spp. et sa répartition peut osciller entre 20 et 60 m de profondeur. Sa durée de vie est estimée à une dizaine d'année (Divanach, 1985).



Figure III.1.3. : *Diplodus annularis*

(i) *Habitat*

Les sparailleurs fréquentent les herbiers de *Posidonia oceanica* ainsi que les fonds meubles, et plus rarement les fonds rocheux. Ils vivent sur les petits fonds. Les jeunes ont un comportement grégaire. Les études de Guidetti (2000) et Guidetti et Bussotti (2002) ont montré que *D. annularis* affectionnent les substrats recouverts de canopée plutôt que les substrats nus. Cette espèce est euryhaline et peut se rencontrer dans les embouchures de fleuves, les lagunes et les étangs salés en période estivale (Rosecchi, 1985).

(ii) *Coloration*

Les poissons qui atteignent communément une taille adulte de 18 cm sont argentés et portent une tache noire sur le pédoncule caudal. Les nageoires jaunes chez les petits individus peuvent foncer lorsque les poissons grandissent.

*(iii) Reproduction*

Les individus matures se reproduisent entre avril et juin. La maturité sexuelle est atteinte à 1 an pour une taille moyenne de 10 cm. Les sexes sont séparés mais quelques individus peuvent être hermaphrodites (protandre) (Bauchot et Hureau, 1986). Les œufs sont flottants et les larves se développent en pleine eau jusqu'à une taille de 15 – 30 mm. Raventos et Macpherson (2001) ont estimé la durée de la phase larvaire à 16 – 21 jours par l'étude des otolithes (sagittae). Le recrutement a lieu en zone superficielle, exclusivement dans les herbiers de *P. oceanica*, de juillet à septembre (Harmelin-Vivien *et al.*, 1995 ; Francour et Le Direac'h, 1998). Les juvéniles peuvent également recruter sur les herbiers mixtes de *Cymodocea nodosa* et de *Zostera noltii* ; le recrutement peut se prolonger en octobre (Guidetti et Bussotti, 1997). Le pic de recrutement semble avoir lieu en août.

*(iv) Nutrition*

Les sparillons sont carnivores. Ils consomment majoritairement des débris végétaux, des hydraires, des copépodes ainsi que des brachyours selon Khoury (1987), des polychètes, des bivalves et des crustacés (dont copépodes et amphipodes) selon Bell et Harmelin-Vivien (1983). Selon Rosecchi (1985), *D. annularis* se nourrit de toutes sortes de petits invertébrés avec une préférence marquée pour les mollusques, décapodes, annélides et amphipodes. Il se nourrit également de poissons et de végétaux.

La croissance de *D. annularis* a été étudiée par Gordo et Molí (1997).

**III.1.2.4. *Mullus surmuletus***

Ordre : Perciformes

Famille : Mullidae

Le rouget de roche ne doit pas être confondu avec le rouget de vase (*Mullus barbatus*) qui vit plus en profondeur mais dont l'habitat peut également chevaucher celui de *M. surmuletus*.



Figure III.1.4. : *Mullus surmuletus*

*(i) Intérêt économique*

La valeur économique de cette espèce est importante : en 1998, le kilogramme de poisson se vendait entre 22 et 59 francs (soit entre 3,3 et 9 euros) sur les criées françaises. Dans le commerce, son prix peut être de 16 euros le kilo (obs. pers.). Les rougets de roche occupent une large part dans les pêcheries côtières en Libye, Turquie, France, Tunisie et Grèce. Le débarquement mondial était de 15000 tonnes en 1997 (Suquet et Person-Le Ruyet, 2001). Il n'existe pas de données récentes de débarquement pour la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur en raison de l'absence de retour d'information de la part des pêcheurs professionnels.

*(ii) Habitat et densité*

*Mullus surmuletus* se rencontre sur les fonds graveleux et rocheux, mais également sur les fonds sableux. Les individus affectionnent particulièrement les zones d'interfaces. Ils sont peu fréquents dans les herbiers denses de posidonies (Riutort, 1994). L'espèce effectue des déplacements verticaux de faibles amplitudes, mais latéraux de fortes amplitudes (Harmelin, 1987). Les individus vivent solitaires ou par petits groupes de 3 ou 4 (Khoury, 1987). Les jeunes poissons fréquentent plutôt les zones superficielles et les eaux chaudes. En revanche, les adultes tendent à descendre en profondeur (Machias *et al.*, 1998). Macpherson et Duarte (1991) suggèrent que la migration en profondeur vers les basses températures permet aux adultes de réduire leur niveau métabolique de base et d'augmenter leur espérance de vie. Les densités maximales de rougets de roche sont recensées entre 10 et 50 m de profondeur (Lombarte *et al.*, 2000). Les données de densités disponibles dans la bibliographie ont été résumées dans le Tableau III.1.4.

*(iii) Reproduction*

La taille de maturité sexuelle serait de 11,6 à 16,9 cm chez les mâles (âge 1 à 2 ans) et de 13,8 à 18,2 cm chez les femelles (âge de 2 ans) selon la localisation géographique (Suquet et Person-Le Ruyet, 2001). La reproduction a lieu d'avril à juillet avec un pic en mai.

Tableau III.1.4. : Densités de *Mullus surmuletus* (nombre d'individus. 10 m<sup>-2</sup>) estimées en France et en Italie.

Types de substrat	Lieux	Pays	Densités	Références
Herbier de <i>Posidonia oceanica</i>	Marseille	France	0,02 à 0,04	Bell et Harmelin-Vivien, 1982
	Port-Cros		0,005	Harmelin-Vivien, 1982
	Corse		0,003	Harmelin-Vivien, 1984
	Scandola		0,15 à 0,40	Francour, 1991
	Alpes-Maritimes		0,02 à 0,05	Arigoni, 2002
Herbier de <i>Cymodocea nodosa</i>	Ligurie	Italie	0,05	Guidetti <i>et al.</i> , 1998
	Sardaigne		0,10	Bussotti et Guidetti, 1996
	Ligurie		0,01	Relini <i>et al.</i> , 2000
Roches	Sardaigne	France	0,89	Guidetti et Bussotti, 2002
	Banyuls		0,01 à 0,04	Bell, 1983
	Banyuls		0,005 à 0,04	Dufour <i>et al.</i> , 1995
	Corse		0,02 à 0,17	Pelaprat, 2000
Roche recouverte de <i>C. taxifolia</i>	Lavezzi	France	0,18	Tomasini <i>et al.</i> , 1991
	Monaco		0,06 à 0,07	Harmelin-Vivien <i>et al.</i> , 1994
Sable recouvert de <i>Caulerpa taxifolia</i>	Cap Martin	France	0,04	Arigoni, 2002
	Ligurie	Italie	0,004	Relini <i>et al.</i> , 2000
Sable	Sardaigne		2,83	Guidetti et Bussotti, 2002

*(iv) Œufs, Larves et Recrues*

Les larves sont pélagiques et vivent au voisinage des côtes, à faible profondeur. Les juvéniles gagnent le fond à une taille de 3 – 4 cm (Suquet et Person-Le Ruyet, 2001). Le recrutement a lieu de juillet à septembre (Garcia-Rubies et Macpherson, 1995). Garcia-Rubies et Macpherson (1995) ont fréquemment observé les recrues sur les substrats recouverts d'une forte proportion de sable. En revanche, Guidetti et Bussoti (2002) n'ont pas observé d'exigence particulière pour le recrutement chez cette espèce.

*(v) Nutrition*

*Mullus surmuletus* est une espèce benthomésophage carnivore (Arculeo *et al.*, 1989). Il se tient au contact du fond et agite activement ses deux barbillons mentonniers, organes fouisseurs tactiles et possédant une fonction gustative. La nuit, il reste immobile sur le sable (Khoury, 1987). Les poissons présentent une recrudescence d'activité au crépuscule. Le régime alimentaire est constitué de céphalopodes, caridés, ostracodes, mysidacés, isopodes, amphipodes et polychètes d'après Khoury (1987), de décapodes, mysidacés, cumacés, isopodes, amphipodes, ostracodes, polychètes, échinodermes, bivalves et gastéropodes d'après Gharbi et Ktari (1979).

*(vi) Croissance*

Bougis (1948) a étudié la croissance de *M. surmuletus*. Riutort (1994) a établi les équations de la relation entre le poids et la taille sur des populations de rougets de roche échantillonnées en Corse. Riutort (1994) a relevé la capture d'un mâle âgé de 6 ans. Les autres auteurs donnent en général une espérance de vie de 5 ans pour une taille adulte maximale est de 40 cm.

## Annexe du chapitre III.1.

### Description de l'embryogenèse

Dans ce paragraphe, nous rappellerons les processus du développement embryonnaire d'un poisson (Franquinet et Foucrier, 1998 ; Grassé, 1958). Les ovules pondus par les femelles (ovocyte II bloqués en métaphase de deuxième division de méiose) et mis en présence d'eau et de ses électrolytes, même en l'absence de fécondation, subissent un début d'activation et sont le siège d'une réaction corticale qui les rend rapidement infécondables.

Le spermatozoïde pénètre l'œuf au niveau d'un orifice perçant le chorion (membrane externe) au futur pôle animal, le micropyle.

La fécondation déclenche simultanément, mais de façon indépendante deux réactions. L'une est corticale et provoque la formation de l'espace périvitellin; l'autre est qualifiée de différenciation bipolaire ou ségrégation ooplasmique.

Au cours de la réaction corticale, les vésicules corticales éclatent et déversent un liquide hyperosmotique, créant un appel d'eau entre le cortex et la coque périphérique à partir du milieu extérieur. C'est ainsi que se crée l'espace périvitellin.

La ségrégation ooplasmique a pour effet d'accentuer la concentration du cytoplasme sans vitellus au niveau du pôle animal, et de créer ainsi le blastodisque. Elle s'opère grâce à une séquence de contractions ondulatoires du cortex ovulaire, se déplaçant du pôle végétatif vers le pôle animal. A la suite de ces contractions, la couche de cytoplasme (ou périblaste) qui entoure l'amas vitellin central reflue en majeure partie vers le blastodisque qui devient de plus en plus épais, la masse vitelline n'étant plus entourée que par une mince pellicule en continuité avec le cytoplasme du blastodisque. Les contractions de la pellicule cytoplasmique se poursuivent et entraînent la rotation de l'œuf à l'intérieur de son espace périvitellin.

Après expulsion du liquide périvitellin, l'œuf, libéré de son attache au chorion, se met en équilibre, le pôle végétatif vers le bas, le pôle animal vers le haut. Le clivage du disque germinatif donne naissance à des blastomères identiques en taille. Chez les téléostéens, le blastodisque seul se divise pendant la phase dite de segmentation, les sillons ne mordant guère que la partie animale de la masse vitelline. Toutefois, le clivage de cette partie du vitellus située sous le blastodisque cellularisé s'estompe rapidement et les noyaux qui y correspondent constituent le syncytium vitellin caractéristique des œufs méroblastiques. A la fin de la phase de segmentation, le blastodisque est encore étalé sur le vitellus. Il reprend une forme sphérique.

L'enveloppement de la masse de vitellus va se faire par un mouvement de recouvrement de la région végétative vitelline par les cellules du blastoderme au cours de l'épibolie. L'épibolie débute avec l'apparition d'un stade dit en dôme. L'interface blastoderme / masse vitelline jusqu'alors plane, devient bombée en raison de l'intrusion rapide de la masse vitelline en direction du pôle animal, sous la couche blastodermique amincie. Lorsque l'épibolie atteint 50 %, la segmentation est considérée comme achevée et une carte des territoires présomptifs peut être établie. A partir du stade 50 % d'épibolie, viennent s'ajouter des mouvements morphogénétiques supplémentaires.



Au niveau de la limite de progression du blastoderme se manifeste, au futur côté dorsal puis sur tout le pourtour, un renflement (anneau germinatif) dû au fait que les territoires périphériques blastodermiques se replient sur eux-mêmes par suite d'un mouvement d'involution sous la couche enveloppante. Parallèlement à ce mouvement d'involution, dû à un mouvement de convergence se manifeste une concentration de matériel cellulaire épiblastique et hypoblastique sur le côté dorsal embryonnaire rendant ce dernier identifiable. Le renflement ainsi formé, est désigné sous le terme d'écusson embryonnaire. L'achèvement du recouvrement de la masse vitelline avec réarrangements cellulaires marque la fin de la gastrulation. Ce stade est dit du bourgeon caudal en raison d'un gonflement qui s'observe dans la région caudale. Durant ce stade, on assiste à un fort accroissement de l'extrémité caudale, provoquant notamment un allongement important de l'embryon selon l'axe antéro-postérieur. Dans le même temps, apparaissent distinctement de nombreuses ébauches d'organes. Mais cette étape du développement est surtout caractérisée par une segmentation corporelle s'exprimant au niveau de certains tissus en cours de différenciation (musculaire, squelettique et nerveux). A la fin de la gastrulation, se forme une plaque neurale par un phénomène de condensation. Dès le stade 5 somites, se différencient les ébauches des vésicules optiques.

Jusqu'à l'achèvement de la mise en place des somites, l'embryon est fortement incurvé et semble comme enroulé autour du sac vitellin, au niveau de ses régions céphalique et troncale antérieure. Une seconde période de l'organogenèse, s'écoulant entre la 24<sup>e</sup> et la 48<sup>e</sup> heures après la fécondation, montre un redressement de l'embryon. L'acquisition de cette rectitude est notamment facilitée par la résorption progressive des réserves vitellines.

## III.2. Localisation géographique de l'étude : le littoral des Alpes-Maritimes (France)

Les prélèvements d'organismes, les expérimentations *in situ* ainsi que les suivis d'espèces de poissons ont été réalisés sur plusieurs sites du littoral des Alpes-Maritimes. Le choix géographique de notre étude a été dicté par le niveau de colonisation du littoral des Alpes-Maritimes par *Caulerpa taxifolia* qui est le plus élevé de toute la côte française (Meinesz *et al.*, 2003). Nous avons également pour contrainte l'obligation d'échantillonner les sites à une fréquence importante (jusqu'à 4 fois par semaine), tout en disposant d'un accès facile pour les plongeurs (ne nécessitant pas l'emploi d'un navire). En ce qui concerne le choix du couple de sites dits principaux, le mode hydrodynamique, la présence de *C. taxifolia* ainsi que la proximité géographique ont été déterminants. En tout, 160 plongées réalisées en toutes saisons entre juin 2001 et juin 2003 ont été nécessaires à la collecte des données.

### III.2.1. Sites principaux de l'étude

Nous avons réalisé à un rythme hebdomadaire un suivi des peuplements de poissons sur un couple de stations l'une référence et l'autre colonisée par *C. taxifolia*. Par ailleurs, une étude de l'influence de *C. taxifolia* sur le microhabitat a été réalisée sur cette dernière station.

Au début de ce travail, le seul site des Alpes-Maritimes représentant une prairie de *C. taxifolia sensu stricto* se situait au Cap Martin. Les études précédentes relatives à *C. taxifolia* y avaient également été réalisées. En 2003, la surface concernée par la colonisation de l'algue y était de 97 ha sur un linéaire de côte de 2,4 Km ([www.caulerpa.org](http://www.caulerpa.org)).

*Caulerpa taxifolia* est arrivée au Cap Martin en 1990. Au moment de l'étude, la prairie de *C. taxifolia* était donc "âgée" d'une dizaine d'années. L'algue a donc pu avoir un effet de longue durée sur les sédiments, la flore et la faune en place au début de notre étude.

Notre site, situé à l'est du cap (Figure III.2.1.), est en pente douce. Le substrat est caractérisé par de la roche et des éboulis dans les 7 premiers mètres suivi par du sable fin. *Caulerpa taxifolia* occupe le substrat essentiellement entre 6 m et 14 m de profondeur. Entre 1992 et 2000, le recouvrement de l'algue était très élevé (entre 62 et 98 % ; P. Francour, comm. pers.). Durant notre période d'étude, ce recouvrement a chuté de façon drastique et



Figure III.2.1. : Site d'étude (prairie de *Caulerpa taxifolia*) située à l'est du Cap Martin.

oscillé entre 8 et 59 % (Figure III.2.2.). On trouve *Posidonia oceanica* sous forme de taches de 0,2 à 2 m de diamètre. Le mode hydrodynamique y est semi-battu. Une pression de pêche est exercée sur les poissons par le biais des pêcheurs professionnels de Menton ainsi que par les pêcheurs à la ligne.

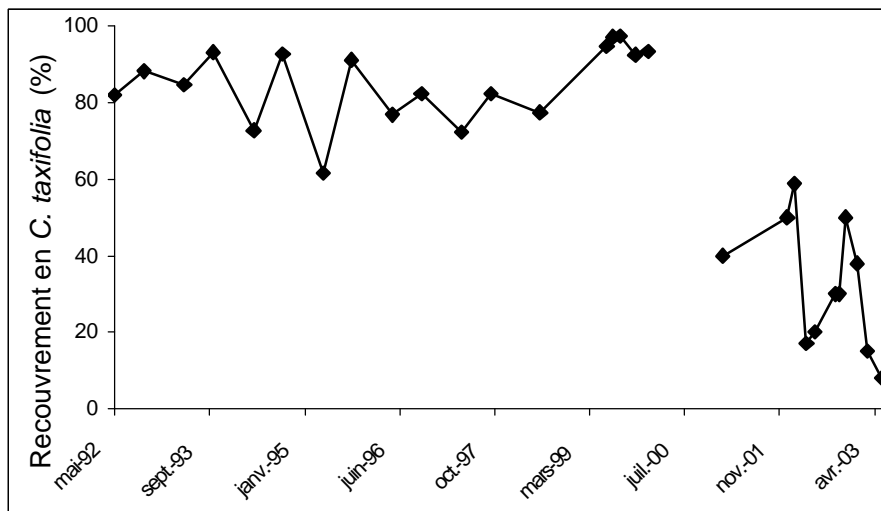


Figure III.2.2. : Evolution du recouvrement de *Caulerpa taxifolia* sur notre site d'étude du Cap Martin entre 1992 et 2003 (P. Francour, comm. pers.).

La station référence choisie a été le Lido, situé dans la rade de Villefranche, en mode calme (Figure III.2.3.). Le site est également en pente douce. Il présente un substrat constitué de rocaillies et d'éboulis colonisés par des algues photophiles dans les 5 premiers mètres et de sables grossiers occupés par un herbier de *Posidonia oceanica* dense et continu. La limite inférieure de l'herbier se situe sur 20 - 22 m. En dessous de cette limite, les sédiments, plus fins (sable fins et vase), sont recouverts de *Caulerpa racemosa* var *cylindracea*.

Entre 2001 et 2003 (la fin de notre étude), notre équipe de plongeurs a vu apparaître les premières taches de *C. taxifolia* au Lido, par ailleurs abondamment présente en d'autres points de la Rade de Villefranche.

Une pression de pêche est exercée sur les poissons par le biais des pêcheurs professionnels de Villefranche ainsi que par les pêcheurs à la ligne.



Figure III.2.3. : Site d'étude (herbier de *Posidonia oceanica*) situé au Lido.

### III.2.2. Autres sites de l'étude

D'autres sites ont fait l'objet de prélèvements (Figure III.2.4.), d'observations comportementales, ou d'expériences *in situ* mais de façon ponctuelle. Leurs caractéristiques sont résumées dans le Tableau III.2.1.

Tableaux III.2.1. : Caractéristiques des autres sites d'échantillonnage de l'étude. CT : *Caulerpa taxifolia*, PO : *Posidonia oceanica*, AP : algues photophiles

		Recouvrement CT (%)	Substrats	Mode
Sites colonisés	Théoule-sur-mer	100	<ul style="list-style-type: none"> <li>• prairie de CT et taches de PO sur sable / AP sur roche</li> <li>• taches de CT et herbier de PO sur sable / CT et AP sur roche</li> <li>• CT et taches de PO sur sable</li> </ul>	abrité
	Golfe Juan	70		
	La Darse	50		
	Saint-Jean	50		
Sites référence	Carras	0	• sable / AP sur roche	exposé
	Nice	0		abrité
	Menton	0	• taches de PO sur sable	

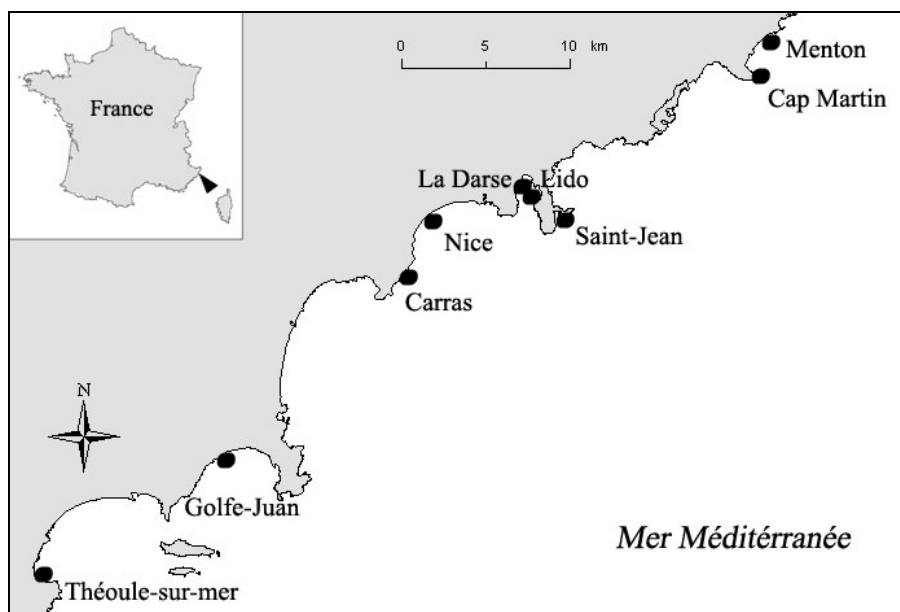


Figure III.2.4. : Les sites d'échantillonnages de notre étude (Alpes-Maritimes, France).



#### **IV. IMPACT DE *CAULERPA TAXIFOLIA* SUR LES POISSONS**

## IV.1. Evolution pluriannuelle des densités de poissons

Comme nous l'avons vu au chapitre II.3.4., un suivi de la faune ichthyologique a été réalisé sur plusieurs stations du Cap Martin entre 1992 et 1998. Les évolutions pluriannuelles de densités permettent en particulier de déceler la « réactivité » apparente d'une espèce face à *Caulerpa taxifolia*. Ayant proposé un autre traitement statistique, il nous a paru intéressant de réanalyser les données de densités de poissons obtenues sur les stations rocheuses par Harmelin-Vivien *et al.* (2001) (chapitre IV.1.1.).

Nous avons, dans le prolongement de l'étude de Francour *et al.* (1995) suivi l'évolution des densités de plusieurs espèces de poissons côtiers sur la prairie de *C. taxifolia* de l'Est du Cap Martin (station sableuse). Ces comptages n'ont concerné que les espèces necto-benthiques. Il nous a ainsi été possible de mettre en continuité nos données (2001 – 2003) avec celles obtenues dans une période antérieure (1992 – 1997 ; Francour *et al.*, 1995 et P. Francour, comm. pers.). Cette comparaison a un grand intérêt car, contrairement aux études précédentes (Arigoni, 2002 ; Francour *et al.*, 1995), les données mises en regard ici ont été obtenues pour des recouvrements de *C. taxifolia* différents mais sur la même station (chapitre IV.1.2.). Cette démarche nous a ainsi affranchi des biais potentiels liés aux différences de substrat, topographie, hydrologie existant entre deux stations différentes Arigoni (2002) a montré que les densités de certaines espèces sur six stations différentes étaient bien corrélées à la complexité structurale du milieu et non à la seule absence ou présence de *C. taxifolia*.

Ces deux suivis pluriannuels des densités de poissons réalisés sur les stations rocheuses et sableuse du Cap Martin ont permis de constater l'influence de la colonisation et de la régression de *C. taxifolia* sur les espèces.

Un parallèle entre ces évolutions pluriannuelles de densité sur les habitats rocheux et sableux ainsi qu'une synthèse des espèces réactives à *C. taxifolia* sur trois types d'habitats différents, ont été réalisés respectivement aux chapitres IV.1.3. et IV.1.4.

### IV.1.1. Evolution des densités de poissons en relation avec la colonisation de *C. taxifolia* : nouvelle analyse des données de Harmelin-Vivien *et al.* (2001)

Il nous a paru intéressant de reprendre les données de Harmelin-Vivien *et al.* (2001) et d'en réaliser une nouvelle analyse. Les auteurs ont suivi l'évolution des densités des espèces de poissons côtiers sur deux stations rocheuses du Cap Martin (superficielle REF 1 et profonde REF 2 ; Figure II.3.2.) qui ont été progressivement colonisées par *C. taxifolia* entre 1992 et 1998 (Figure II.3.1.). Les auteurs ont défini deux plages temporelles au sein de leur étude, [1992 – printemps 1995] et [automne 1995 – 1998], puis effectué la comparaison des densités moyennes estimées durant ces deux périodes à l'aide d'un test de Student-Newman-Keuls. La délimitation de ces périodes a été justifiée par les auteurs par l'augmentation rapide du recouvrement en *C. taxifolia* après 1995. Cette délimitation représente en quelque sorte la limite entre les recouvrements « faibles » et les recouvrements « forts » en *C. taxifolia* sur

chaque station. D'un point de vue biologique, il est difficile *a priori* de savoir le seuil de recouvrement à partir duquel *C. taxifolia* va induire la réaction d'une espèce de poisson. En effet, certaines espèces pourraient avoir une sensibilité face à *C. taxifolia* à de faibles recouvrements et d'autres à de fortes valeurs. Nous avons donc pensé qu'il serait intéressant d'analyser l'évolution des densités de poissons en fonction de l'augmentation du recouvrement en *C. taxifolia*. Pour ce faire, nous avons testé la significativité de la corrélation entre ces deux paramètres à l'aide du coefficient de rang de Spearman.

### Résultats

Parmi les espèces qui ont fait l'objet de ce suivi, il a été possible de constater trois tendances évolutives de densités en fonction du recouvrement de *C. taxifolia* : la constance, la diminution et l'augmentation d'une ou plusieurs classes de taille (Tableau IV.1.1.). *Symphodus ocellatus*, *S. tinca*, *S. doderleini*, *S. rostratus*, *S. mediterraneus* (Linnaeus, 1758), *S. melanocercus*, *Coris julis*, *Diplodus annularis*, *D. sargus*, *Serranus cabrilla*, *S. scribea*, *Mullus surmuletus*, *Spicara maena* (Linnaeus, 1758), *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758), *Boops boops* (Linnaeus, 1758), *Dentex dentex* et *Scorpaena porcus* ont été « réactives » à la colonisation croissante de *C. taxifolia* entre 1992 et 1998 sur les deux stations rocheuses REF 1 et REF 2.

Sur ces 17 espèces « réactives » à *C. taxifolia*,

- 7 ont subi une influence négative. Ces espèces que l'on peut qualifier de sensibles sont *B. boops*, *D. sargus*, *M. surmuletus*, *S. cabrilla*, *S. scribea*, *S. mediterraneus* et *S. ocellatus* (cf annexe p 67 – 68 : Figure IV.1.3.).
- 9 ont bénéficié d'une influence positive significative de l'algue : *D. annularis*, *S. doderleini*, *S. porcus*, *S. tinca*, *S. rostratus*, *C. chromis*, *D. dentex*, *C. julis* et *S. maena* (cf annexe p 68 – 69 : Figure IV.1.4.).
- et l'une d'entre elles a été influencée de façon contraire selon la classe de taille considérée : *S. melanocercus* (cf annexe p 69 : IV.1.5.).

D'autres espèces semblent avoir réagi à la colonisation croissante de *C. taxifolia* mais pas de façon significative (*D. vulgaris*, *S. roissali*, *S. salpa* ; cf annexe p 70 – 71 : Figure IV.1.6.). Par ailleurs, certaines espèces ne se sont apparemment pas montrées « réactives » à la colonisation par *C. taxifolia* (cf annexe p 70 – 71 : Figure IV.1.6.).

Tableau IV.1.1. : Significativité de la corrélation entre les densités des espèces de poissons et le recouvrement en *Caulerpa taxifolia* au Cap Martin, sur les stations superficielle REF 1 et profonde REF 2, entre 1993 et 1998 (données de Harmelin-Vivien *et al.*, 2001).

"Augmentation" / "Diminution" : augmentation / diminution de la densité de l'espèce corrélativement à l'augmentation du recouvrement en *C. taxifolia*.

Les valeurs données p correspondent au niveau de significativité (« p-value ») de la corrélation calculé à l'aide du coefficient de Spearman (r). L'absence de valeur correspond à un niveau de significativité  $p > 0,061$ . Classes de taille : P : petit, M : moyen, G : grand, T : total.

		REF 1				REF 2			
		Augmentation		Diminution		Augmentation		Diminution	
		p	r	p	r	p	r	p	r
<i>Spicara maena</i>	T					0,007	0,71		
<i>Coris julis</i>	T	0,060	0,52						
<i>Symphodus doderleini</i>	M	0,002	0,78						
	G	0,001	0,79						
	T	0,001	0,80						
<i>Symphodus mediterraneus</i>	G							0,037	-0,58
<i>Symphodus melanocercus</i>	P					0,001	0,85		
	G							0,002	-0,77
<i>Symphodus ocellatus</i>	G							0,054	-0,54
<i>Symphodus rostratus</i>	G	0,014	0,66						
<i>Symphodus tinca</i>	P	0,012	0,67						
	M	0,008	0,69						
	T	0,007	0,71						
<i>Mullus surmuletus</i>	M							0,010	-0,68
	T			0,006	-0,72				
<i>Scorpaena porcus</i>	G					0,045	0,56		
<i>Serranus cabrilla</i>	M							0,039	-0,58
	T							0,059	-0,53
<i>Serranus scriba</i>	P			0,060	-0,53				
<i>Boops boops</i>	T							0,050	-0,55
<i>Dentex dentex</i>	P					0,047	0,56		
<i>Diplodus annularis</i>	P	0,010	0,68						
	M	0,004	0,74						
	G	0,012	0,67			0,048	0,56		
	T	0,001	0,82						
<i>Diplodus sargus</i>	G							0,041	-0,57
<i>Chromis chromis</i>	M					0,036	0,58		

Harmelin (1987) a caractérisé l'organisation spatiale de la faune ichthyologique côtière selon 6 catégories. Nous avons classé les espèces « réactives » à *C. taxifolia* selon ces groupes (Tableau II.2.2.) :

- Catégorie 1 : *Boops boops* et *S. maena* sont des poissons diurnes planctonophages de pleine eau, généralement rassemblés en bancs très mobiles et erratiques (domaine spatial vaste).

- Catégorie 2 : *Chromis chromis* est une espèce planctonophage diurne sédentaire vivant en banc dans toute la colonne d'eau. La sédentarité de ces poissons est liée à leur comportement



nocturne cryptique et implique la présence conjuguée d'une ressource abondante en abris nocturnes bien adaptés et d'une ressource trophique planctonique bien renouvelée.

- Catégorie 3: *Diplodus sargus*, *D. annularis* et *D. dentex* sont des poissons diurnes necto-benthiques mésophages effectuant des déplacements verticaux d'amplitude moyenne (quelques mètres) et des déplacements latéraux plus ou moins importants, mais avec une fidélité stationnelle marquée.

- Catégorie 4: *Mullus surmuletus* est une espèce necto-benthique à déplacements verticaux très faible et à déplacements latéraux importants.

- Catégorie 5 : les espèces *S. ocellatus*, *C. julis*, *S. mediterraneus*, *S. scriba*, *S. cabrilla*, *S. doderleini*, *S. tinca*, *S. rostratus* et *S. melanocercus* appartiennent à cette même catégorie. Ces poissons diurnes, mésophages, necto-benthiques à forte sédentarité effectuent des déplacements verticaux et latéraux faibles.

- Catégorie 6 : *Scorpaena porcus* est une espèce nocturne necto-benthique à très forte sédentarité : les déplacements verticaux sont quasi nuls et les déplacements latéraux rares et de très faible amplitude.

Nous pouvons donc remarquer que l'influence de *C. taxifolia* sur une espèce ne dépend pas uniquement de son niveau de « dépendance » au milieu benthique (Tableau IV.1.2.). En effet, les poissons sensibles à *C. taxifolia* suivent des modes de spatialisation variés, de l'espèce de pleine eau à l'espèce necto-benthique sédentaire.

*Caulerpa taxifolia* influence donc le cycle biologique :

- de façon partielle : une ou plusieurs étapes et fonctions du cycle peuvent être influencées. C'est le cas de poissons planctonophages qui ne « fréquentent » le fond que pour la recherche d'abris nocturnes,
- de façon intégrale : la totalité des étapes et fonctions du cycle est soumise à l'influence de l'algue. C'est le cas de poissons necto-benthiques à forte sédentarité tels que les *Symphodus* spp. qui effectuent leur nutrition, leur recherche d'abris et leur reproduction sur le fond.

Tableau IV.1.2. : Regroupement des espèces réactives et non réactives face à la colonisation de *Caulerpa taxifolia* sur les stations rocheuses REF 1 et REF 2 au Cap Martin, entre 1993 et 1998 (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001 modifié), selon leur catégorie (cat.) de spatialisation d'après Harmelin (1987).

Cat.	Influence de la colonisation par <i>C. taxifolia</i>			Absence d'influence
	Effet positif	Effet négatif	Effets contraires	
1	<i>Spicara maena</i>	<i>Boops boops</i>		Mugilidae <i>Oblada melanura</i>
2	<i>Chromis chromis</i>			
3	<i>Dentex dentex</i> <i>Diplodus annularis</i>	<i>Diplodus sargus</i>		<i>Diplodus puntazzo</i> <i>Diplodus vulgaris</i> <i>Sarpa salpa</i> <i>Spondylisoma cantharus</i>
4	<i>Mullus surmuletus</i>			
5	<i>Coris julis</i> <i>Symphodus doderleini</i> <i>Symphodus rostratus</i> <i>Symphodus tinca</i>	<i>Symphodus mediterraneus</i> <i>Symphodus ocellatus</i> <i>Serranus cabrilla</i> <i>Serranus scriba</i>	<i>Symphodus melanocercus</i>	<i>Symphodus cinereus</i> <i>Symphodus roissali</i>
6	<i>Scorpaena porcus</i>			

#### IV.1.2. Evolution des densités de poissons en relation avec la régression de *C. taxifolia* sur notre site d'étude

##### Matériel et méthode

Nous avons réalisé des comptages de poissons au Cap Martin (face est) sur deux périodes : entre octobre 2001 et juin 2002 et entre octobre 2002 et mai 2003. Notre station d'étude a été la même que celle de Francour *et al.* (1995) et Harmelin-Vivien *et al.* (2001) (respectivement nommée AB ou CT 1 dans ces publications ; Figure III.2.1.). Des plongées ont été réalisées entre 8 et 14 m, au rythme d'une fois toutes les deux semaines lorsque l'état de la mer et la visibilité le permettait. A chaque plongée, le plongeur en scaphandre autonome (F.L.) a parcouru 10 transects de 40 m<sup>2</sup> (20 m \* 2 m) pendant une durée totale variable allant de 40 à 90 minutes.

Les estimations de densités de toutes les espèces necto-benthiques rencontrées ont été réalisées pour 3 classes de taille : P : petit, M : moyen, G : grand. Classiquement, ces classes P, M, et G représentent respectivement des intervalles de taille de ]0 – 1/3], ]1/3 – 2/3], ]2/3 – 3/3] de la taille maximale (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985) atteinte par chaque espèce (Whitehead *et al.*, 1986).

La densité moyenne d'une espèce a été obtenue en moyennant les valeurs obtenues sur les 10 transects d'une même plongée. Au total, 26 estimations de densités ont été obtenues pour chaque espèce pendant notre étude.

A chaque plongée ou presque, une valeur de recouvrement en *C. taxifolia* a été estimée, soit directement par appréciation de l'observateur (F.L.), soit à l'aide de plusieurs mesures réalisées à l'aide d'une plaque en plexiglas quadrillée selon la méthode décrite par Francour *et al.* (1999).

Précédemment, les densités de poissons avaient été estimées ponctuellement par Francour *et al.* (1995 et comm. pers.) sur deux périodes de l'année : l'automne (octobre) et le printemps (juin), entre 1992 et 1998. Afin d'homogénéiser nos résultats avec ces données antérieures, nous avons moyenné les données de plusieurs de nos plongées afin d'estimer une densité automnale (octobre) et une densité printanière (juin).

En raison du nombre très faible de données :

- N = 4 pour notre étude (2 densités printanières et 2 densités automnales)
- et N = 12 pour l'étude de Francour *et al.* (1995), (6 densités printanières et 6 densités automnales) ;

nous avons comparé les moyennes des densités (automne (A) et printemps (P) confondus) sur les deux périodes d'étude ([P 1992 – A 1997] et [A 2001 – P 2003]) à l'aide du test de Mann – Whitney (Zar, 1999).

Nous n'avons pas testé, comme dans le chapitre IV.1.1. la corrélation entre les densités de poissons et le recouvrement en *C. taxifolia* car la diminution de ce recouvrement sur notre station d'étude a été soudaine et drastique entre les deux périodes temporelles (Figure III.2.2.).

## Résultats

Nous tenons à préciser que les tests statistiques réalisés ici peuvent ne pas révéler de différence en raison d'un nombre de valeurs trop insuffisant ou d'une variance trop importante des densités. Par ailleurs, sur notre station d'étude, nos résultats ne représentent qu'une tendance « nouvelle » puisque la régression de *C. taxifolia* observée est un phénomène récent (depuis 2001).

Le recouvrement de *C. taxifolia* (Figure III.2.2.) est resté plus ou moins stable entre 1992 et 2000 sur la zone de comptage, oscillant entre 62 % et 98 % (P. Francour, comm. pers.). En revanche, durant notre étude, de 2001 à 2003, ce recouvrement a chuté dans une gamme de valeurs très inférieure, oscillant entre 8 % et 59 %. *Caulerpa taxifolia* a donc brusquement régressé entre 2000 et 2003. Aucune hypothèse concernant ce phénomène n'a pu à ce jour être vérifiée.

Les densités des classes de taille «M » et «G » ont été regroupées chez *C. julis* car leurs définitions n'ont pas été les mêmes sur les deux périodes de temps comparées. En effet, seuls les mâles de la livrée terminale ont été considérés comme grands par les précédents

auteurs. En ce qui nous concerne, les girelles mâles et femelles appartenant à la classe de taille ]2/3 – 3/3] de la taille maximale ont été considérés comme grands.

Sur les 17 espèces de poissons recensées, 10 ont montré une variation significative (Tableau IV.1.3. ;  $p < 0,05$ ) de leur densité moyenne entre les deux plages temporelles 1992 / 1997 et 2001 / 2003. Chez 4 d'entre elles : *Symphodus cinereus*, *Diplodus vulgaris*, *Spondyliosoma cantharus* et *Mullus surmuletus*, les abondances ont augmenté entre ces deux périodes. En revanche, les abondances de *Coris julis*, *Symphodus ocellatus*, *S. tinca*, *S. rostratus*, *Diplodus sargus* et *Serranus scriba* ont diminué. Ces variations de densités moyennes peuvent s'observer chez une ou plusieurs classes de taille.

Chez *C. julis*, l'augmentation de la densité des poissons « Petits » entre les deux plages temporelles est à la limite de la significativité ( $p = 0,069$ ) alors que la diminution des « Moyens + Grands » est significative ( $p = 0,004$ ). L'effet de la régression de *C. taxifolia* aurait donc été contraire selon la classe de taille considérée : positif chez les poissons moyens et grands mais négatif chez les petits.

Tableau IV.1.3. : Comparaisons statistiques des densités moyennes (nombre d'individus. 10 m<sup>-2</sup>) des espèces de poissons necto-benthiques observées sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin lors des deux périodes de suivi [P 1992 – A 1997 ; Francour, comm. pers.] et [A 2001 – P 2003]. Les moyennes sont comparées à l'aide du test de Mann-Whitney. p: niveau de significativité (« p-value »), Moy: moyenne, e.s.: erreur standard. P: printemps, A: automne.

		P 1992 au		A 2001 au		p			P 1992 au		A 2001 au		p
		A 1997		P 2003					A 1997		P 2003		
		Moy	e.s.	Moy	e.s.				Moy	e.s.	Moy	e.s.	
<i>Coris julis</i>	P	1,05	0,17	1,83	0,41	0,069	<i>Serranus cabrilla</i>	P	0,04	0,01	0,09	0,04	0,363
	M							M	0,02	0,01	0,01	0,01	0,856
	G	1,24	0,07	0,39	0,05	<b>0,004</b>		G	0,00	0,00	0,00	0,00	0,225
	T	2,29	0,14	2,22	0,38	1,000		T	0,06	0,02	0,10	0,04	0,225
<i>Labrus spp.</i>	P	0,02	0,00	0,01	0,00	0,249	<i>Serranus scriba</i>	P	0,04	0,01	0,01	0,01	<b>0,045</b>
	M	0,03	0,01	0,01	0,00	0,069		M	0,04	0,01	0,00	0,00	<b>0,004</b>
	G	0,00	0,00	0,00	0,00	0,585		G	0,01	0,00	0,00	0,00	0,060
	T	0,05	0,01	0,03	0,01	0,332		T	0,09	0,01	0,02	0,01	<b>0,004</b>
<i>Symphodus cinereus</i>	P	0,00	0,00	0,03	0,01	<b>0,011</b>	<i>Dentex dentex</i>	P	0,01	0,00	0,00	0,00	0,225
	M	0,01	0,01	0,16	0,05	<b>0,004</b>		M	0,00	0,00	0,00	0,00	0,628
	G	0,01	0,00	0,07	0,02	<b>0,008</b>		G	0,00	0,00	0,00	0,00	1,000
	T	0,02	0,01	0,25	0,06	<b>0,004</b>		T	0,01	0,00	0,00	0,00	0,146
<i>Symphodus doderleini</i>	P	0,00	0,00	0,00	0,00	0,808	<i>Diplodus annularis</i>	P	0,11	0,04	0,08	0,03	0,585
	M	0,01	0,00	0,00	0,00	0,225		M	0,06	0,01	0,07	0,02	0,856
	G	0,00	0,00	0,00	0,00	0,808		G	0,01	0,01	0,04	0,03	0,628
	T	0,01	0,00	0,00	0,00	0,146		T	0,19	0,05	0,19	0,05	0,628
<i>Symphodus melanocercus</i>	P	0,01	0,00	0,00	0,00	0,467	<i>Diplodus sargus</i>	P	0,12	0,05	0,08	0,05	0,505
	M	0,03	0,01	0,01	0,01	0,090		M	0,08	0,02	0,00	0,00	<b>0,018</b>
	G	0,02	0,00	0,01	0,01	0,225		G	0,02	0,01	0,00	0,00	0,146
	T	0,05	0,01	0,02	0,01	0,182		T	0,22	0,06	0,08	0,05	0,225
<i>Symphodus ocellatus</i>	P	1,39	0,52	0,29	0,16	0,146	<i>Diplodus vulgaris</i>	P	0,01	0,00	0,18	0,01	<b>0,004</b>
	M	0,71	0,11	0,33	0,10	<b>0,039</b>		M	0,02	0,01	0,01	0,01	0,275
	G	0,13	0,03	0,05	0,02	0,130		G	0,00	0,00	0,00	0,00	0,628
	T	2,23	0,53	0,67	0,09	<b>0,039</b>		T	0,04	0,01	0,18	0,01	<b>0,004</b>
<i>Symphodus rostratus</i>	P	0,01	0,00	0,00	0,00	0,225	<i>Sarpa salpa</i>	P	0,00	0,00	0,00	0,00	0,467
	M	0,12	0,02	0,02	0,01	<b>0,004</b>		M	0,10	0,05	0,00	0,00	0,431
	G	0,14	0,04	0,02	0,01	<b>0,008</b>		G	0,01	0,00	0,00	0,00	0,332
	T	0,28	0,05	0,04	0,02	<b>0,004</b>		T	0,10	0,05	0,01	0,01	0,182
<i>Symphodus tinca</i>	P	0,31	0,09	0,08	0,03	<b>0,045</b>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	P	0,03	0,01	0,04	0,02	0,544
	M	0,26	0,04	0,03	0,01	<b>0,004</b>		M	0,00	0,00	0,03	0,01	<b>0,011</b>
	G	0,03	0,01	0,00	0,00	<b>0,013</b>		G	0,00	0,00	0,00	0,00	1,000
	T	0,61	0,12	0,12	0,05	<b>0,004</b>		T	0,03	0,01	0,07	0,03	0,182
<i>Mullus surmuletus</i>	P	0,00	0,00	0,15	0,04	<b>0,004</b>	<i>P : classe de taille des petits, M : moyens, G : grands, T : toutes classes de taille confondues.</i>						
	M	0,04	0,01	0,14	0,03	<b>0,015</b>							
	G	0,01	0,00	0,04	0,01	<b>0,021</b>							
	T	0,05	0,01	0,32	0,04	<b>0,004</b>							

Comme nous l'avons fait au chapitre IV.1.1., nous avons regroupé (Tableau IV.1.4.) les espèces apparemment sensibles et indifférentes face à la régression de *C. taxifolia* en fonction de leur répartition spatiale d'après Harmelin (1987).

Tableau IV.1.4. : Regroupement selon leur catégorie spatiale (cat.) des espèces necto-benthiques réactives et non réactives face à la régression de *Caulerpa taxifolia* sur notre site d'étude du Cap Martin (station sableuse) entre 1992 / 1997 et 2001 / 2003.

Cat.	Influence de la régression de <i>C. taxifolia</i>			Absence d'influence
	Effet positif	Effet négatif	Effets contraires	
3	<i>Diplodus vulgaris</i> <i>Spondyllosoma cantharus</i>	<i>Diplodus sargus</i>		<i>Dentex dentex</i> <i>Diplodus annularis</i> <i>Sarpa salpa</i>
4	<i>Mullus surmuletus</i>			
5	<i>Symphodus cinereus</i>	<i>Symphodus ocellatus</i> <i>Symphodus rostratus</i> <i>Symphodus tinca</i> <i>Serranus scriba</i>	<i>Coris julis</i>	<i>Labrus spp.</i> <i>Symphodus doderleini</i> <i>Symphodus melanocercus</i> <i>Serranus cabrilla</i>

Cat. 3: poissons diurnes necto-benthiques mésophages, déplacements verticaux d'amplitude moyenne et latéraux plus ou moins importants / Cat. 4: poissons necto-benthiques, déplacements verticaux très faibles et latéraux importants / Cat. 5: poissons diurnes mésophages, necto-benthiques à forte sédentarité, déplacements verticaux et latéraux faibles (Harmelin, 1987).

## Discussion

La comparaison de nos données avec celles de Francour *et al.*, 1995 (et P. Francour, comm. pers.) nous a permis de mettre en évidence des variations de densités moyennes chez plusieurs espèces de poissons sur la prairie de *C. taxifolia* située au Cap Martin, entre 1992 - 1997 et 2001 - 2003. Parallèlement, nous avons pu observé une régression significative de *C. taxifolia* sur cette même station, laissant apparaître des zones de sables dénudées de toute végétation (Figure III.2.2.). Compte tenu de l'absence de toute autre source de variation, il apparaît donc un lien direct entre la disparition progressive de *C. taxifolia* et l'augmentation ou la diminution des densités de poissons. L'habitat rencontré par ces espèces a été très différent durant ces deux périodes. En effet, le substrat recouvert en moyenne à 80 % par *C. taxifolia* entre 1992 et 1997 a laissé place à un substrat recouvert en moyenne à 25 % et de façon très éparse. L'algue est passée sous un « seuil » de colonisation bouleversant ainsi l'équilibre en place. Cette modification du substrat a certainement permis à nouveau le développement d'espèces de poissons considérées comme sensibles à la colonisation de *C. taxifolia*. Comme nous l'avons constaté au chapitre IV.1.1. pour les espèces de poissons sensibles à la colonisation par *C. taxifolia* sur milieux rocheux, les espèces sensibles à la régression de *C. taxifolia* sur milieux sableux ont des répartitions spatiales très différentes (Tableau IV.1.4.). La sensibilité des espèces face à *C. taxifolia* n'apparaît donc pas comme corrélée positivement à leur niveau de « dépendance » au milieu benthique et l'algue peut

induire la régression ou le développement d'une espèce, probablement par le biais d'une seule et unique fonction du cycle biologique.

Une nouvelle analyse des données de Harmelin-Vivien *et al.* (2001) obtenues sur deux stations rocheuses du Cap Martin nous a également permis de mettre en évidence chez certaines espèces une « sensibilité » face à la colonisation par *C. taxifolia* (chapitre IV.1.1.). Nous avons donc tenté d'interpréter les résultats obtenus sur les deux types d'habitat rocheux et sableux.

### **IV.1.3. Parallèle entre les évolutions des densités de poissons sur les stations rocheuses et sableuse**

Nous avons effectué des parallèles entre les évolutions des densités de poissons sur les stations rocheuses REF 1 et REF 2 et sableuse, tout en étant conscients que ces dernières diffèrent par leur gamme bathymétrique ainsi que par leur hydrodynamisme. Toutefois, indépendamment de ces sources de variations, les mécanismes impliqués dans l'impact de *Caulerpa taxifolia* sur les poissons pourraient être de la même nature.

Les densités de *Coris julis* ont évolué différemment sur notre station selon la classe de taille considérée : les petits individus semblent être devenus plus abondants alors que les moyens et grands ont régressé parallèlement à la régression de *C. taxifolia*. Le recouvrement de l'algue sur notre station est passé de 80 à 25 %. Les girelles qui ont la faculté d'adaptation chromatique dans un environnement colonisé par *C. taxifolia* (Arigoni, 2002) ont pu perdre cet avantage avec la régression de l'algue. Si ce processus se réalise effectivement, on ne comprend pas pourquoi les petits individus, homochromiques eux aussi, n'ont pas régressé comme les girelles de taille supérieure. Un autre facteur que l'homochromie pourrait alors avoir été impliqué dans l'influence de *C. taxifolia* sur les petits *C. julis*. Par ailleurs, les densités de *C. julis* (toutes classes de taille confondues) avaient augmenté parallèlement à la colonisation de la station rocheuse superficielle par *C. taxifolia*, peut être du fait de la capacité homochromique de l'espèce. Rappelons que sur cette station, le recouvrement moyen en *C. taxifolia* avait atteint un maximum de 24 % en 1998.

Certaines espèces apparemment indifférentes face à la colonisation de *C. taxifolia* sur les stations rocheuses ont montré une réactivité face à la régression de *C. taxifolia* sur notre station d'étude sableuse (Tableau IV.1.5.). C'est par exemple le cas de *Symphodus cinereus*, *Diplodus vulgaris* et *Spondyliosoma cantharus* dont les densités moyennes ont augmenté parallèlement à la régression de *C. taxifolia*.

*Symphodus cinereus* vit sur de petites étendues de sable, toujours à proximité immédiate d'un herbier de posidonies (Michel *et al.*, 1987). Il s'aventure rarement sur les fonds rocheux. Pour cette espèce sensible à *C. taxifolia* et plutôt caractéristique des fonds sableux, il aurait donc été difficile de constater une évolution des densités sur les stations rocheuses REF 1 et REF 2 en cours de colonisation par l'algue entre 1992 et 1998. Sur notre

station, les densités de toutes les classes de taille ont augmenté chez ce crénilabre avec la régression de *C. taxifolia*. Ces poissons ont une coloration gris beige pâle quel que soit leur statut social, leur conférant une très bonne homochromie avec le sable (Michel *et al.*, 1987). Nous pouvons imaginer que cette espèce a perdu cette homochromie sur notre station avec la colonisation par *C. taxifolia*. Perdant cet avantage, une augmentation du taux de prédation a pu devenir un facteur de mortalité supplémentaire menant à la régression de l'espèce. Lors de la régression de *C. taxifolia*, les surfaces de sable nu ont réaugmenté, redonnant probablement à *S. cinereus* l'avantage d'une homochromie naturelle avec le sable.

Pour les deux Sparidae *Diplodus vulgaris* et *Spondyliosoma cantharus*, ce sont les densités des jeunes poissons qui ont augmenté avec la régression de *C. taxifolia* sur notre station d'étude. La régression de *C. taxifolia* a donc pu avoir une incidence sur le recrutement de ces deux espèces. Notons que cette station sableuse n'est *a priori* pas favorable aux adultes puisque leurs densités étaient nulles de 1992 à 2003, indépendamment de la présence ou de l'absence de *C. taxifolia*. Il faut toutefois préciser que le succès du recrutement chez ces deux espèces pourrait être imputé à l'existence de phénomènes aléatoires, et non forcément à la régression de *C. taxifolia*.

A l'inverse, *Symphodus melanocercus* fréquente préférentiellement les milieux rocheux et les herbiers de phanérogames (Michel *et al.*, 1987). *Serranus cabrilla* fréquente plutôt les habitats rocheux et plus rarement les herbiers de posidonies (Louisy, 2002). *Dentex dentex* fréquente surtout les milieux rocheux, principalement au niveau de caps, secs et promontoires sous-marins (Louisy, 2002). *Symphodus doderleini* se rencontre essentiellement au niveau des herbiers, dans les petites taches de sable qui s'y trouvent et sur les fonds rocheux voisins. Alors que la sensibilité de ces quatre espèces face à la colonisation de *C. taxifolia* a pu être mise en évidence sur les stations rocheuses du Cap Martin, il aurait été difficile de montrer le processus inverse sur notre station d'étude car ces poissons fréquentent rarement les étendues de sable. De même, *Sarpa salpa* fréquente préférentiellement les herbiers de posidonies et les côtes rocheuses. Notre station d'étude sableuse ne représente donc pas le milieu de vie habituel pour cette espèce. Les densités des saupes *S. salpa* sur notre station sont toujours restées à un niveau faible.

Compte tenu de leur évolution sur les deux types de milieux, certaines espèces semblent apparemment montrer une sensibilité prédominante à (1) la canopée de *C. taxifolia* ou (2) à la complexité structurale de l'habitat (Tableau IV.1.5.).

(1) Il est intéressant de constater que *Mullus surmuletus* qui avait régressé face à la colonisation de *C. taxifolia* entre 1992 et 1998 sur les stations rocheuses du Cap Martin (REF 1 et REF 2) a commencé à se développer sur notre station sableuse à partir de 2001, parallèlement à la régression de l'algue. A l'inverse *Symphodus tinca* et *Symphodus rostratus* qui s'étaient développés parallèlement à la colonisation de *C. taxifolia* entre 1992 et 1998 sur les stations REF 1 et REF 2, ont commencé à régresser sur la station sableuse à partir de 2001, parallèlement à la régression de l'algue. Ces trois espèces semblent donc montrer des



réactions tout à fait inverses face à l'arrivée et au départ de *C. taxifolia* sur les stations d'étude. Pour ces poissons, le facteur présence ou absence de *C. taxifolia* semble donc avoir un impact prédominant sur leurs densités quel que soit le substrat physique, rocheux (sur REF 1 et REF 2) ou sableux (CT 1).

*Mullus surmuletus* est un poisson posé sur le fond lors de sa recherche de nourriture et exigeant un substrat libre. En effet, des barbillons mentonniers servent à la détection des proies et ces organes doivent pouvoir explorer le substrat sans obstacle. *Caulerpa taxifolia* pourrait représenter une gêne physique pour les rougets de roche en cours de nutrition (Nous avons réalisé l'étude *in situ* de l'influence de *C. taxifolia* sur la nutrition de *M. surmuletus* au chapitre IV.5.).

Arigoni (2002) explique que la coloration verte olive de *S. tinca* lui permettrait une bonne adaptation sur la prairie de *C. taxifolia* par le biais du camouflage (chapitre II.3.4.6.). *Symphodus rostratus* posséderait également la capacité naturelle de se camoufler pendant certaines périodes de l'année. Sur notre station d'étude, ces deux espèces auraient donc perdu l'avantage naturel qu'elles avaient du fait de leur patron de coloration parallèlement à la régression de *C. taxifolia*, montrant ainsi une chute de leurs densités entre 1992 / 1997 et 2001 / 2003.

Tableau IV.1.5. : Evolutions pluriannuelles des densités des espèces de poissons sur des stations rocheuses parallèlement à la colonisation par *Caulerpa taxifolia* (C.t) et sur notre station sableuse parallèlement à la régression de *C. taxifolia* au Cap Martin. Les espèces sont regroupées d'après leur catégorie spatiale (cat.) d'après Harmelin (1987). + : augmentation des densités, - : diminution, 0 : constance, +/- : augmentation ou diminution selon les classes de taille, les stations ou les saisons.

Cat.	Espèces	Sable : Régression de C.t	Roche : Colonisation de C.t	Sensibilité apparente à la	
				Canopée de C.t	Complexité structurale initiale de l'habitat
3	<i>Dentex dentex</i>	0	+		
	<i>Diplodus annularis</i>	0	+		
	<i>Diplodus sargus</i>	-	-	x	x
	<i>Diplodus vulgaris</i>	+	0		
	<i>Sarpa salpa</i>	0	0		
	<i>Spondylisoma cantharus</i>	+	0		
4	<i>Mullus surmuletus</i>	+	-	x	
5	<i>Coris julis</i>	+/-	+		
	<i>Symphodus cinereus</i>	+	0		
	<i>Symphodus doderleini</i>	0	+		
	<i>Symphodus melanocercus</i>	0	+/-		
	<i>Symphodus ocellatus</i>	-	-	x	x
	<i>Symphodus rostratus</i>	-	+	x	
	<i>Symphodus tinca</i>	-	+	x	
	<i>Serranus cabrilla</i>	0	-		
<i>Serranus scriba</i>	-	-	x	x	

(2) Par ailleurs, les évolutions des densités d'autres espèces telles que *Diplodus sargus*, *Symphodus ocellatus* et *Serranus scriba* paraissent *a priori* contradictoires puisqu'elles

suivent une tendance à la diminution dans les stations rocheuses et sableuses parallèlement respectivement à la colonisation et à la régression de *C. taxifolia*. Ces espèces semblent donc sensibles à la fois à la couverture végétale mais également à la complexité structurale initiale du milieu et leurs comportements face à l'arrivée de *C. taxifolia* sont différents selon le substrat physique du site.

L'arrivée de *C. taxifolia* sur des zones sableuses et rocheuses induirait respectivement une augmentation et une diminution de la complexité structurale de l'habitat (Harmelin, 1996 ; Relini *et al.*, 1996 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1999 ; Figure IV.1.1.).

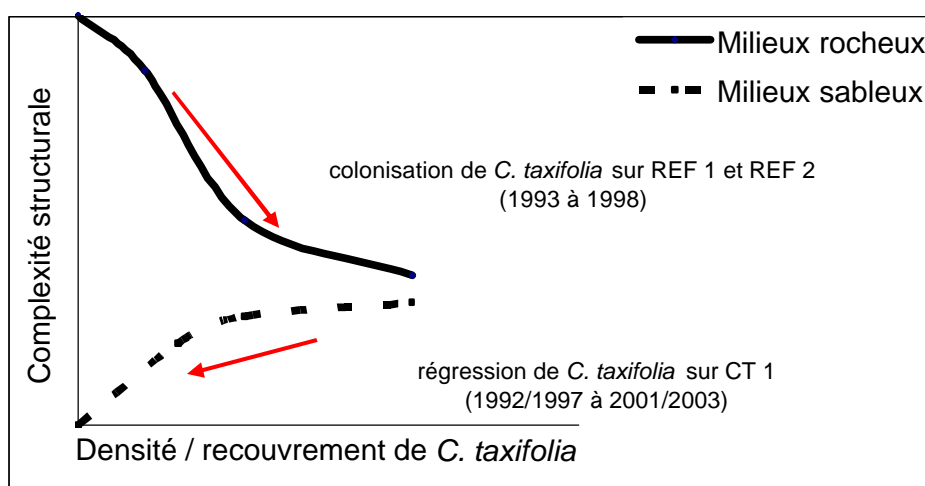


Figure IV.1.1. : Schéma théorique de l'influence de *Caulerpa taxifolia* sur la complexité structurale de milieux sableux (CT 1) et rocheux (REF 1 et REF 2; Harmelin-Vivien *et al.*, 2001).

Or, les espèces de poissons ont des sensibilités différentes face à la complexité structurale du milieu. En effet, en fonction de la répartition spatiale, des habitats préférentiels ainsi que de la taille de l'espèce, la complexité structurale du milieu affectera ou non les poissons.

*Symphodus ocellatus*, *D. sargus* et *S. scriba* sembleraient apparemment préférer les milieux les plus complexes aux milieux les moins complexes. Ainsi la probable diminution de complexité induite par la colonisation de *C. taxifolia* sur REF 1 et 2 et par la régression de l'algue sur CT 1 pourrait avoir entraîné la diminution des densités de ces trois espèces.

Par ailleurs, la structure de la prairie de *C. taxifolia* elle-même est différente sur un substrat rocheux ou sableux. En effet, sur substrats rocheux, les frondes de *C. taxifolia* sont généralement plus longues et plus denses que sur substrats sableux (Ceccherelli et Cinelli, 1998). Les biomasses formées par l'algue sont plus élevées sur substrat rocheux que sur substrat sableux à 20 m (Thibaut, 2001). De plus, le recouvrement en *C. taxifolia* est en général plus élevé sur substrats durs que sur substrats meubles, la fixation de l'algue étant

plus performante dans le premier cas. Les variations de la complexité structurale de la canopée de *C. taxifolia* elle-même pourraient donc s'ajouter aux variations de complexité structurale de l'habitat (substrat physique + canopée végétale). Ceci pourrait expliquer pourquoi l'influence de la canopée de *C. taxifolia* sur une même espèce est différente sur des milieux rocheux et sableux.

*Symphodus ocellatus* et *C. julis* possèdent une adaptation chromatique liée à leur patron de coloration dans un environnement colonisé par *C. taxifolia*. Ces espèces ont bénéficié d'un effet positif de *C. taxifolia* sur notre station d'étude mais ont subi un effet négatif de *C. taxifolia* sur les stations rocheuses. Il est possible que les processus impliqués dans l'impact de *C. taxifolia* sur ces poissons soient de natures différentes selon le substrat colonisé. Ainsi leur coloration a pu être un avantage lors de la colonisation par *C. taxifolia* mais uniquement sur la station sableuse. D'autres facteurs que le patron de coloration seraient responsables des variations de densités sur les stations rocheuses.

*Diplodus annularis*, quant à lui, s'est développé face à la colonisation de *C. taxifolia* sur les zones rocheuses mais est resté indifférent face à la régression de l'algue sur notre station sableuse. Les microhabitats résultant de la colonisation de la roche par la *C. taxifolia* ont pu convenir aux sparailleurs. En effet, cette espèce recrute essentiellement dans les herbiers de *P. oceanica*, de *Cymodocea nodosa* et de *Zostera noltii* (Guidetti et Bussotti, 1997 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1995). Les herbiers de phanérogames lui sont donc très favorables. La prairie de *C. taxifolia*, par sa structure et sa densité, possède des similitudes avec les herbiers de cymodocées ou de zostères. Ainsi la colonisation des stations rocheuses pourrait être favorable à l'espèce et en particulier à son recrutement. Pourtant, la régression de l'algue sur notre station sableuse n'a pas induit la diminution de la densité des sparailleurs. Il est possible que le recouvrement de *C. taxifolia* sur notre station ne soit pas descendu en dessous du « seuil de sensibilité » de *D. annularis*. En d'autres termes, les 25 % de substrat de la station qui sont encore recouverts par *C. taxifolia* pourraient offrir une disponibilité en microhabitats suffisante pour maintenir le niveau de recrutement de l'espèce observé depuis 1993.

Les évolutions des densités de poissons corrélatives à *C. taxifolia* sur deux types de substrats différents (rocheux et sableux) peuvent donc être complexes, indiquant des processus sous-jacents différents d'un milieu à l'autre et d'une espèce à l'autre.

#### **IV.1.4. Synthèse sur l'influence de *C. taxifolia* sur les densités de poissons sur trois types d'habitats**

Nous avons synthétisé les résultats de notre étude et ceux de Francour *et al.* (1995 ; et comm. pers.) (chapitre IV.1.2.), Harmelin-Vivien *et al.* (2001) (chapitre IV.1.1.) et Relini *et al.* (2000) (chapitre II.3.4.2.). Il nous a ainsi été possible de dresser une liste complète des

espèces considérées comme « sensibles » à *C. taxifolia* sur trois types de milieux (Figure IV.1.2.) : les herbiers de *Cymodocea nodosa* (Relini *et al.*, 2000), les milieux sableux (Francour *et al.*, 1995 et comm. pers et notre étude), et les milieux rocheux (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001).

Une grande partie des espèces de poissons côtiers est sensible à *C. taxifolia*. Ce constat montre à quel point l'algue envahissante tient un rôle d'espèce clé-de-voûte capable par les modifications de l'habitat de modifier l'équilibre biologique en place.

La sensibilité d'une espèce à *C. taxifolia* ne peut être reliée à sa taille ou à sa distribution spatiale puisque toutes les catégories de spatialisation (selon Harmelin, 1987) et toutes les gammes de taille sont concernées.

Les espèces telles que *Solea lascaris*, *Bothus podas* et *Uranoscopus scaber* qui vivent littéralement couchés sur le fond ont une exigence très forte pour des substrats libres, à complexité structurale très faible. La colonisation par *C. taxifolia* a un effet drastique sur ces poissons plats.

*Mullus barbatus* a un mode de nutrition similaire à *M. surmuletus* (détection tactile des proies à l'aide de barbillons) et pourrait subir un effet négatif de *C. taxifolia* pour les mêmes raisons (gêne lors de la recherche de nourriture) sur l'herbier de cymodocées envahi.

*Scorpaena porcus* est un poisson à forte sédentarité, fortement dépendant de la disponibilité en refuge dans lequel il se cache en journée. Le tapis de *C. taxifolia* qui influence positivement l'espèce pourrait fournir des abris convenables sur l'herbier de cymodocées et la prairie de *C. taxifolia* envahis.

Les serrans écriture *S. scriba* sont des poissons très territoriaux. Les cavités rocheuses peuvent leur servir d'abris. *Caulerpa taxifolia* qui est capable de s'insinuer partout peut détériorer ces abris en comblant les volumes vides. *Caulerpa taxifolia* pourrait donc agir sur cette espèce par le biais d'une modification du microhabitat. *Diplodus sargus* et *S. ocellatus* sont apparemment sensibles à la complexité structurale de l'habitat. *Caulerpa taxifolia* pourrait donc également modifier les microhabitats de ces espèces.

García-Charton et Pérez-Ruzafa (2001) ont montré les affinités des espèces de poissons pour différents types de substrat. *Mullus surmuletus*, *Pagrus pagrus*, *Bothus podas*, et *Symphodus cinereus* fréquentent des substrats largement recouverts de sable. L'arrivée de *C. taxifolia* sur une zone diminue la proportion des surfaces sableuses libres et pourrait donc perturber ces espèces. C'est le cas de *P. pagrus*, *B. podas* et *S. cinereus* dont les densités ont diminué parallèlement à la colonisation d'un herbier de cymodocées et d'une zone de sable. C'est également le cas de *M. surmuletus* mais seulement sur la zone de sable et pas sur l'herbier de cymodocées. Concernant *M. surmuletus*, d'autres auteurs (Ruitort, 1994)

mentionnent l'affinité forte des rougets de roche pour les surfaces sableuses et il est difficile d'expliquer les résultats de Relini *et al.* (2000).

Les espèces planctonophages vivant en pleine eau trouvent des abris nocturnes sur le fond (Harmelin, 1987). Les castagnoles *Chromis chromis*, les mendoles *Spicara maena* et les oblades *Oblada melanura* ont bénéficié d'un effet positif de la colonisation des zones rocheuses par *C. taxifolia* contrairement aux bogues *Boops boops*. Leur petite taille (12 cm au maximum) a peut être permis aux individus *C. chromis* de trouver des microhabitats dans cet environnement. Si la taille a pu être un avantage pour *C. chromis*, il est difficile d'en dire autant pour *S. maena* et *O. melanura* car leur taille maximum (25 cm au maximum) est semblable à celle de *B. boops* (30 cm au maximum).

Certaines espèces sont sensibles à *C. taxifolia* au niveau des individus appartenant aux classes de taille des "petits" et/ou "moyens". L'influence de *C. taxifolia* pourrait donc exister au niveau du recrutement, c'est-à-dire au niveau des microhabitats nécessaires à l'arrivée et/ou à la survie des juvéniles sur un milieu. L'algue influencerait de façon positive le recrutement de *D. dentex*, *D. annularis*, *S. tinca* et *S. melanocercus* et de façon négative *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba* sur les stations rocheuses. En revanche, l'algue influencerait de façon positive le recrutement de *S. ocellatus*, *S. tinca*, *S. rostratus*, *D. sargus* et *S. scriba* et de façon négative le recrutement de *S. cinereus*, *S. cantharus*, *D. vulgaris*, *C. julis* et *M. surmuletus* sur les stations sableuses.

La prairie de *C. taxifolia* qui se met en place sur les trois types d'habitats (l'herbier de Cymodocées, le substrat sableux et le substrat rocheux) peut être de nature différente, en particulier lorsque l'algue est au plus fort de son développement, de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver. En effet, Ceccherelli et Cinelli (1998) ont observé que la longueur et la densité des frondes de *C. taxifolia* étaient plus élevées en bordure de taches de *Posidonia oceanica* que sur un herbier de *Cymodocea nodosa*, et sur un herbier de *C. nodosa* que sur du sable. Comme nous l'avons dit au chapitre IV.1.3., la structure même de la prairie de *C. taxifolia* (qui varie en fonction du substrat) pourrait expliquer la différence de réactivité de plusieurs espèces face à *C. taxifolia* sur différents habitats.

Par ailleurs, une autre hypothèse peut être émise pour expliquer :

- les réactivités apparemment contradictoires d'une même espèce face à *C. taxifolia* sur des habitats différents ou
- les réactivités de plusieurs espèces très similaires (en terme de cycle biologique et/ou de niche trophique) face à *C. taxifolia* sur le même habitat.

Ces réactivités pourraient être le fait, non pas de l'influence de *C. taxifolia* elle-même, mais de l'influence de la régression ou du développement d'autres espèces de poissons, c'est-à-dire le fait de la modification de la compétition interspécifique.

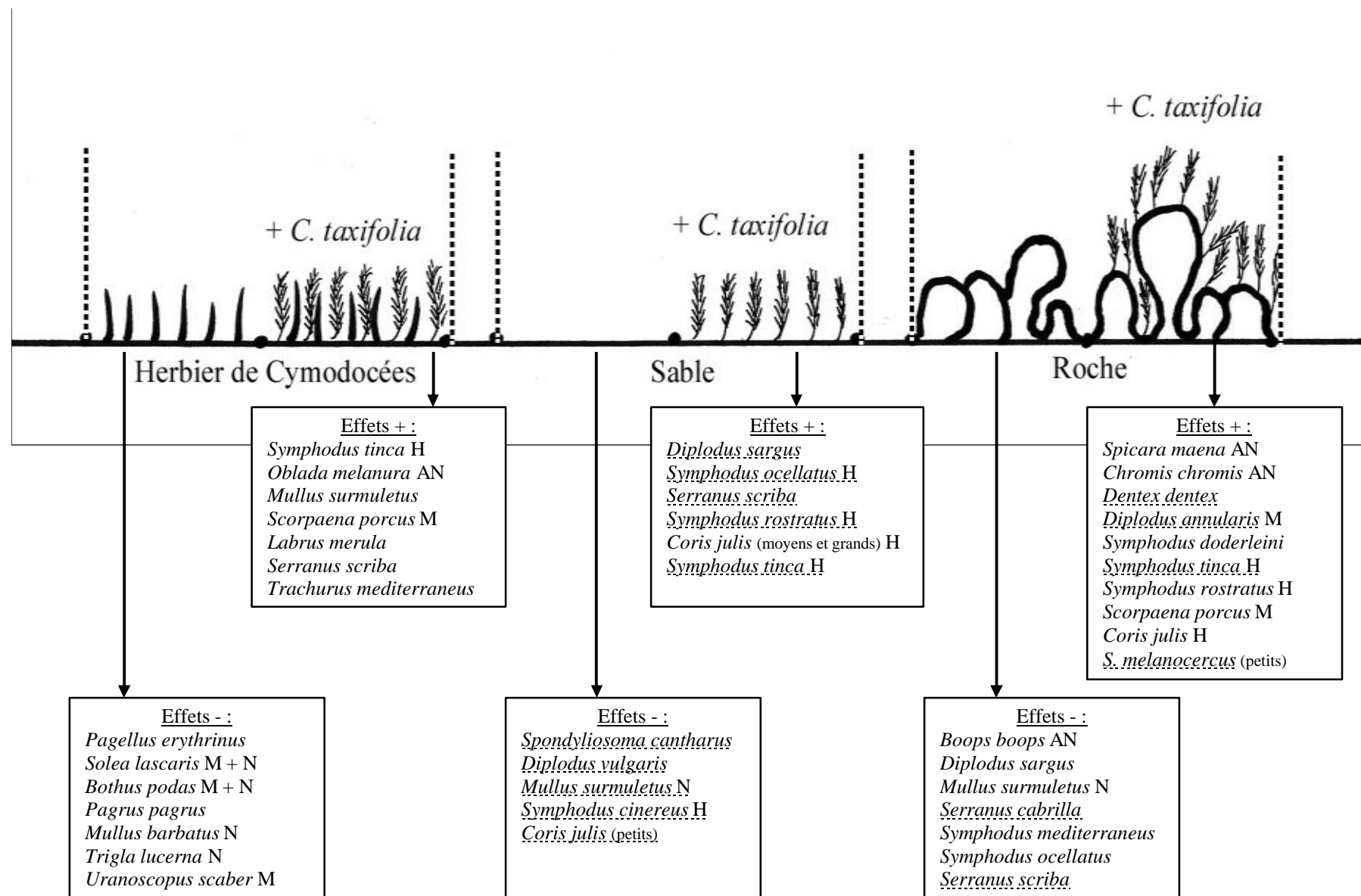


Figure IV.1.2. : Liste des espèces de poissons ayant bénéficié d'un effet positif (+) ou subi un effet négatif (-) de la colonisation par *Caulerpa taxifolia* sur un herbier de Cymodocées (Relini *et al.*, 2000), un substrat sableux (présente étude et P. Francour, comm. pers.) et sur un substrat rocheux (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Les facteurs potentiels par lesquels agirait *C. taxifolia* sont H : Homochromie, N : Nutrition, AN : Abris nocturnes, M : Microhabitats. Les espèces sensibles au niveau du recrutement sont soulignées en pointillés.

Si des hypothèses peuvent être avancées pour expliquer l'impact de *C. taxifolia* sur certaines espèces, il est en revanche difficile de supposer les mécanismes d'actions de l'algue pour d'autres.

Il nous faut donc à présent comprendre les mécanismes d'actions de *C. taxifolia*, qu'ils soient directs ou indirects, d'ordre physique, mécanique ou chimique. Les cycles biologiques de ces poissons sont très différents et les mécanismes d'action de *C. taxifolia* sont par conséquent différents d'une espèce à l'autre.

Chacun des 6 chapitres (IV.2. à IV.7.) qui vont suivre concerne une étape remarquable de la vie d'un poisson. Ainsi, nous nous focaliserons sur les stades œufs, juvéniles et adultes et sur les fonctions de nutrition, croissance, recherche d'habitats et reproduction chez *S. ocellatus*, *C. julis*, *D. annularis* et *M. surmuletus*.

## Annexe du chapitre IV.1.

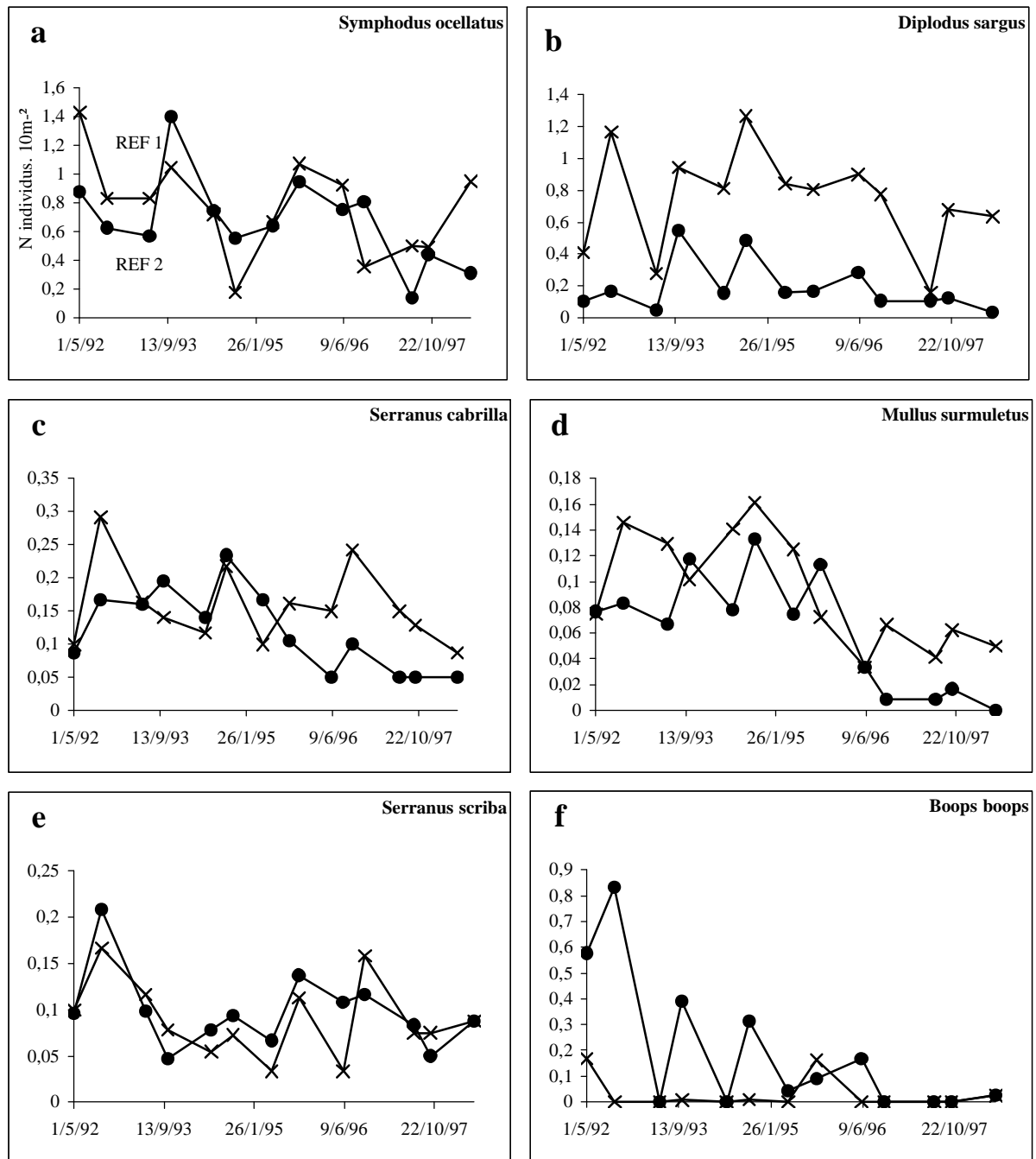


Figure IV.1.3. a à g : Evolution des densités des espèces de poissons dites sensibles à *Caulerpa taxifolia*, entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001 modifié). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.



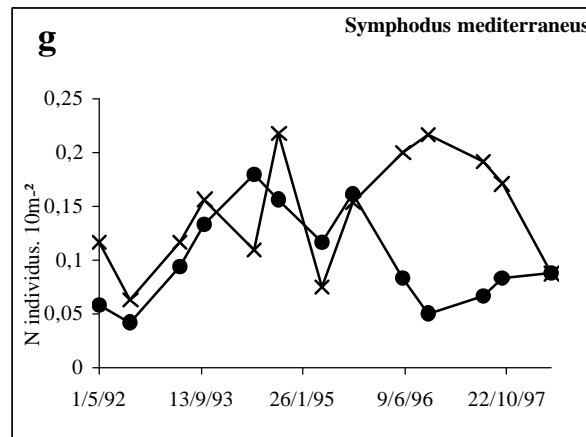


Figure IV.1.3. (suite) a à g : Evolution des densités des espèces de poissons dites sensibles à *Caulerpa taxifolia*, entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001 modifié). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.

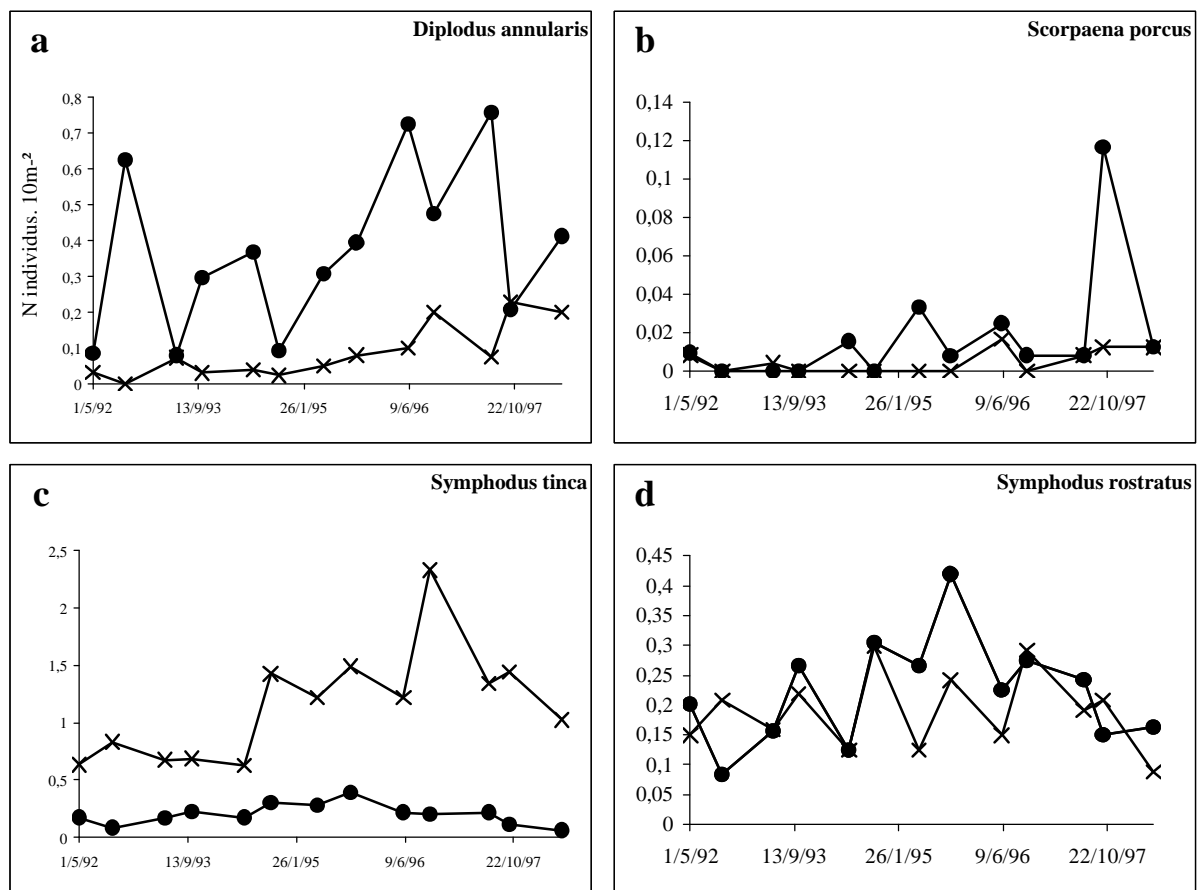


Figure IV.1.4. a à i : Evolution des densités des espèces de poissons ayant bénéficié d'une influence positive de *Caulerpa taxifolia*, entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.

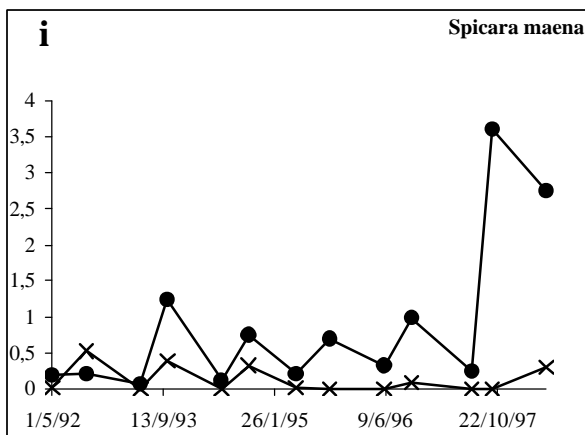
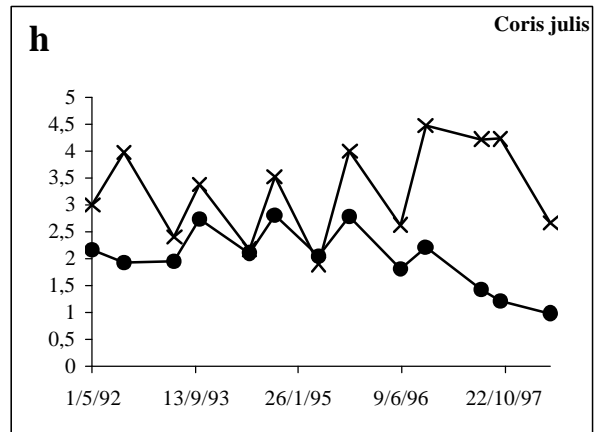
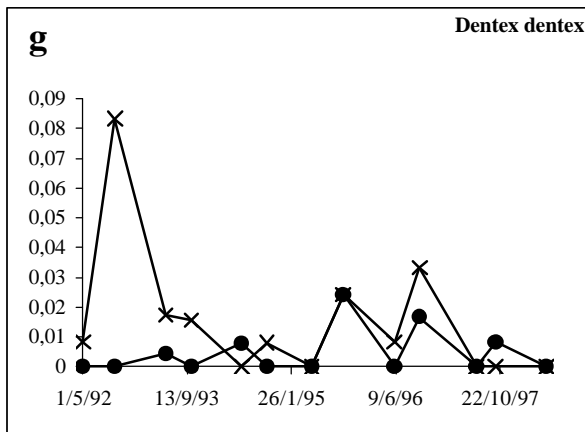
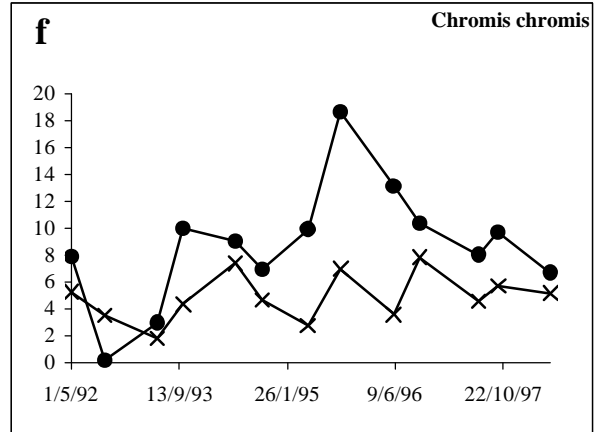
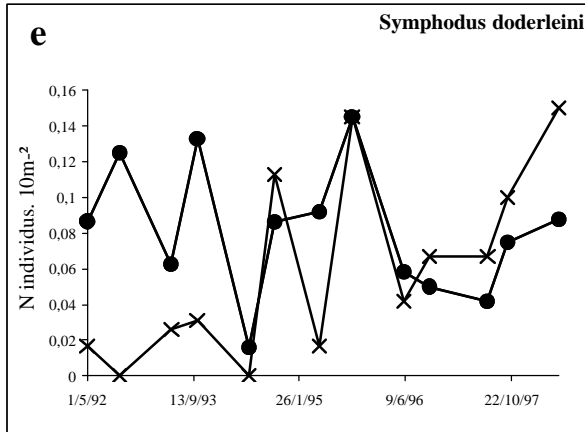


Figure IV.1.4. a à i (suite) : Evolution des densités des espèces de poissons ayant bénéficié d'une influence positive de *Caulerpa taxifolia*, entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.

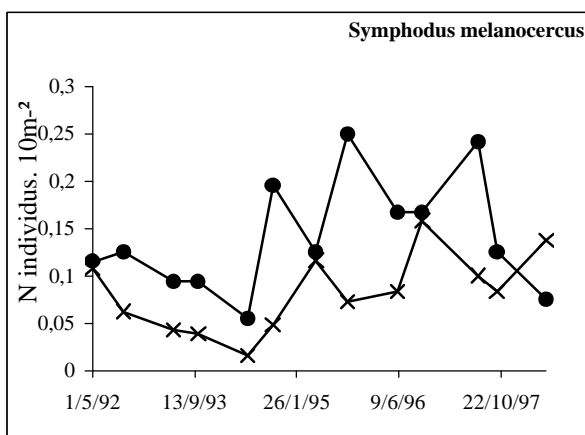


Figure IV.1.5. : Evolution des densités de *Symphodus melanocercus*. Cette espèce a été influencée de façon contraire par *Caulerpa taxifolia* selon la classe de taille entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.

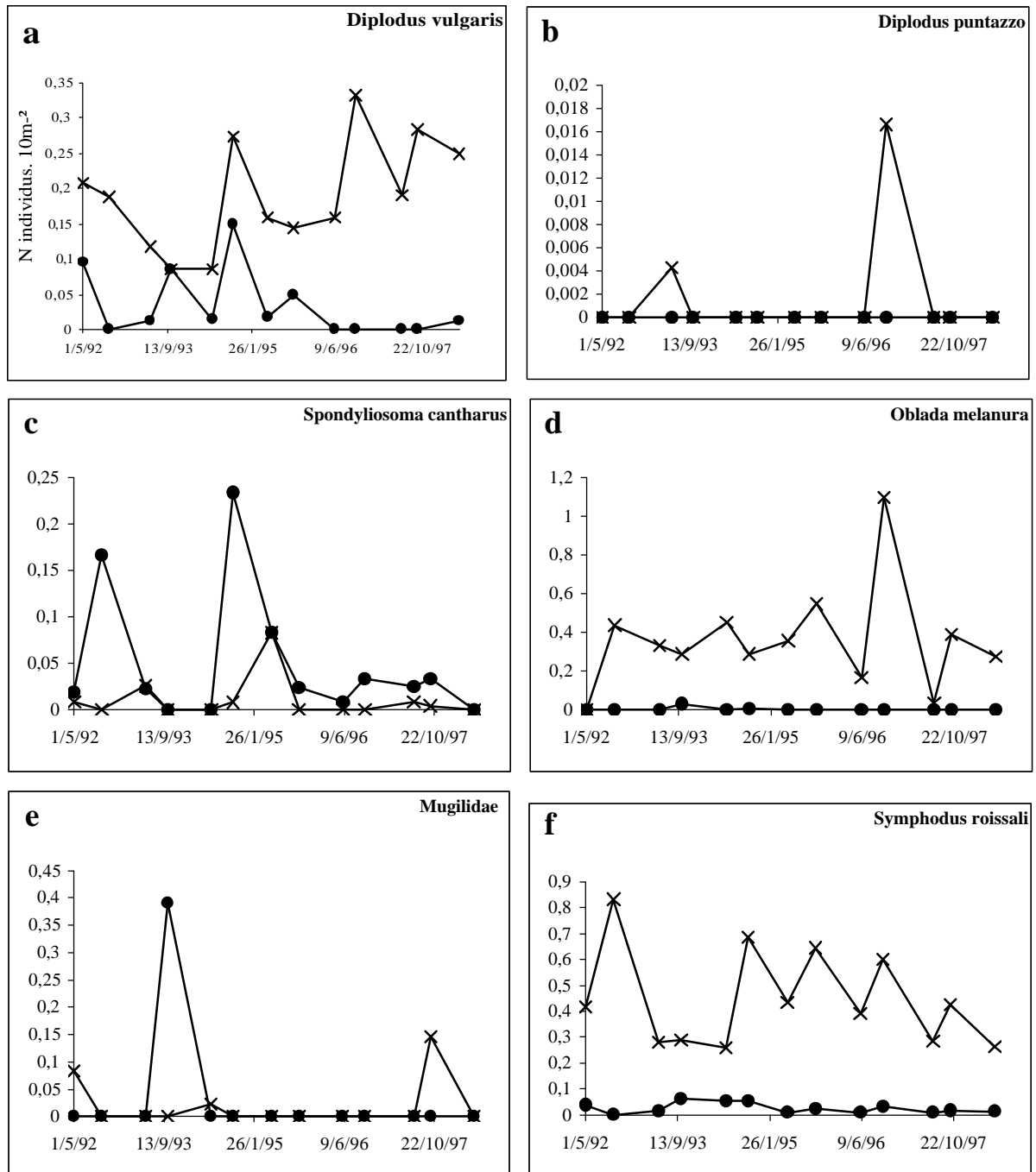


Figure IV.1.6. a à h : Evolution des densités des espèces de poissons apparemment « indifférentes » à la *Caulerpa taxifolia*, entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.

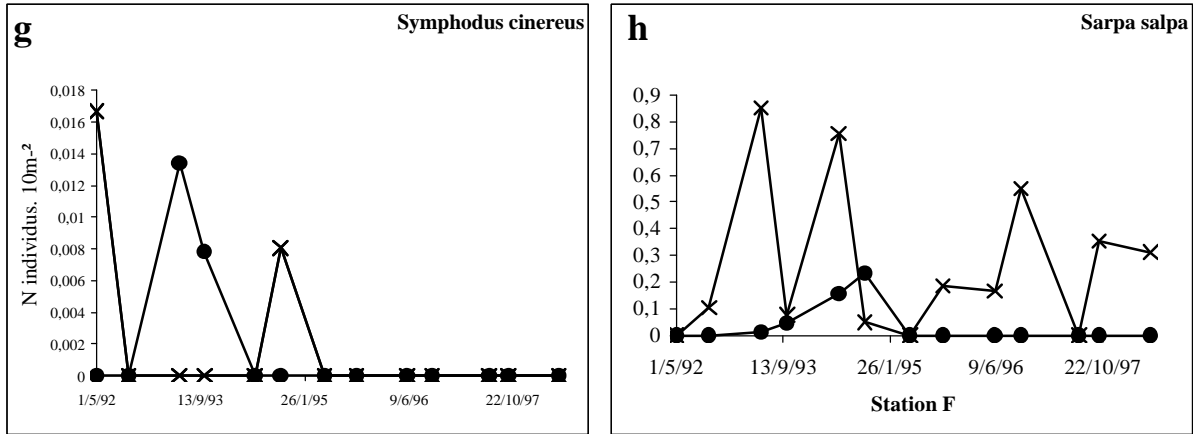


Figure IV.1.6. a à h (suite) : Evolution des densités des espèces de poissons apparemment « indifférentes » à la *Caulerpa taxifolia*, entre 1992 et 1998 au Cap Martin (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Les densités de chaque espèce (toutes classes de taille confondues) pour les stations REF 1 et REF 2 sont schématisées par des croix et des ronds pleins respectivement.

## IV.2. Devenir des jeunes poissons après le recrutement

### Introduction

Les comptages réalisés sur diverses stations colonisées par *Caulerpa taxifolia* au Cap Martin (Arigoni, 2002 ; Francour *et al.*, 1995 ; Gelin *et al.*, 1998 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1996) ont permis de montrer que cet environnement favorisait apparemment le recrutement de certaines espèces appartenant aux familles des Labridae (*Coris julis*, *Symphodus ocellatus* et *Symphodus mediterraneus*), Serranidae et Sparidae. Le recrutement de *S. ocellatus* est particulièrement important (Arigoni, 2002).

Sur ces sites envahis par l'algue, le recrutement est suivi par une mortalité apparente élevée chez *S. ocellatus* et *Diplodus annularis* (classe de taille des «petits») en décembre d'après Francour *et al.*, (1995, 2002) ou en fin d'hiver d'après Arigoni (2002). Des chutes drastiques d'effectifs de jeunes poissons ont également pu être constatées par Gelin *et al.*, (1998) entre l'automne et le printemps suivant.

Du fait de la sédentarité de *S. ocellatus*, *C. julis* et *D. annularis*, au moins au niveau des plus petits individus (Harmelin, 1987 ; Lejeune, 1985 ; P. Francour, comm. pers.), cette mortalité apparente de jeunes poissons ne peut correspondre à leur déplacement de la prairie de *C. taxifolia* en direction d'habitats plus favorables à la recherche d'abris et/ou de nourriture. Par ailleurs, les densités de ces espèces sur les stations voisines vierges de *C. taxifolia* n'ont pas augmenté, n'indiquant donc pas de phénomène d'immigration (Francour *et al.*, 1995).

La vitesse de croissance pourrait représenter un problème sur les prairies de *C. taxifolia*. En effet, la croissance permet aux poissons de diminuer le risque de prédation par l'acquisition d'une plus grande taille, plus dissuasive pour certains prédateurs. Or, Gelin *et al.* (1998) et Georges (1998) ont montré que la croissance linéaire (c'est à dire en taille) de *S. ocellatus* était comparable au moins dans les gammes de taille [10 – 22 mm] (juvéniles dans leur premier mois après leur recrutement) et [60 – 95 mm] sur une prairie de *C. taxifolia* et un herbier de posidonies (pris comme site référence). La taille des poissons ne représenterait donc pas un facteur favorisant la mortalité des jeunes poissons sur les milieux envahis, tout au moins durant le premier mois après le recrutement.

Nous avons suivi *in situ* le devenir des jeunes poissons des espèces *S. ocellatus*, *C. julis* et *D. annularis* après le recrutement (classe d'âge 0) sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et un milieu témoin. Nous avons en particulier voulu répondre à deux questions :

- les études précédentes semblent indiquer que la mortalité des jeunes poissons est ponctuelle dans le temps. A quel moment précis se produit-elle ?
- quelle est la taille des jeunes poissons de la classe 0 au moment de cette mortalité ?

## Matériel et méthode

L'estimation des densités par classe de taille a été réalisée en plongée sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et sur l'herbier de *P. oceanica* du Lido (Figure III.2.1. et III.2.3.). L'échantillonnage a été réalisé entre 8 et 14 m au Cap Martin (sur la prairie de *C. taxifolia sensu stricto*) et entre 4 et 12 m au Lido. A chaque plongée, les densités ont été estimées le long de 10 transects de 40 m<sup>2</sup> (2 m \* 20 m). La longueur totale a été estimée pour chaque poisson observé. Pour les deux espèces de Labridae, des plaquettes submersibles (Figure IV.2.1.) comportant les silhouettes de chaque espèce pour des tailles différentes croissantes de 5 mm ont été confectionnées.

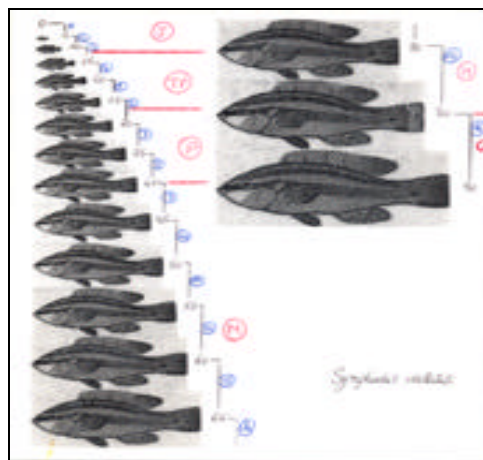


Figure IV.2.1. : Plaquettes submersibles utilisées en plongée pour l'estimation de la taille des individus *Symphodus ocellatus*.

Pour *C. julis*, les tailles ont ainsi pu être déterminées avec une précision théorique de 5 mm entre 10 et 90 mm. Pour *S. ocellatus*, les tailles ont pu être déterminées avec une précision théorique de 5 mm entre 5 et 70 mm. Les poissons ayant des tailles supérieures ont été répertoriés dans les classes « moyen » ou « grand » définies respectivement dans l'intervalle  $]1/3 - 2/3]$  et  $]2/3 - 3/3]$  de la taille maximale atteinte par l'espèce.

Les classes de taille de *D. annularis* n'ont pas été déterminées aussi précisément que pour les Labridae. Cinq classes de taille ont été définies par rapport à la taille maximale usuelle atteinte par l'espèce (15 cm ; Bauchot et Hureau, 1986) : juvénile (J) :  $]0 - 1/9]$ , très petit (TP) :  $]1/9 - 2/9]$ , petit (P) :  $]2/9 - 3/9]$ , moyen (M) :  $]1/3 - 2/3]$  et grand (G) :  $]2/3 - 3/3]$ , soit J :  $]0 - 17 \text{ mm}]$ , TP :  $]17 - 33 \text{ mm}]$ , P :  $]33 - 50 \text{ mm}]$ , M :  $]50 - 100 \text{ mm}]$  et G :  $]100 - 150 \text{ mm}]$ .

Les plongées (15 au Cap Martin et 21 au Lido) ont été réalisées une fois par semaine sur chaque site entre novembre 2001 et juin 2002 lorsque la météo le permettait.

Dans la suite de l'analyse, seuls les résultats obtenus pour la classe de taille 0 ont été présentés.

Pour *D. annularis*, nous avons comparé l'évolution des densités des « TP » et « P » au Cap Martin et au Lido.

Pour *C. julis* et *S. ocellatus*, en raison d'un sous-échantillonnage important des plus petites classes de taille sur l'herbier de *P. oceanica*, il n'a pas été possible de comparer l'évolution des densités et la structure démographique sur les deux habitats. Une autre analyse a donc été choisie pour ces deux Labridae. Nous avons déterminé au cours du temps, la plus petite classe de taille présente sur chaque habitat. En raison d'une forte variabilité des densités d'une semaine à l'autre (Tableau IV.2.1.) et d'un risque de sous-échantillonnage des petits

poissons, la plus petite classe de taille réellement présente sur le milieu n'a pas toujours pu être observée à la plongée « n » alors qu'elle l'a été à la plongée « n + 1 » ou « n + 2 ». Nous avons donc considéré que si la plus petite classe de taille « t<sub>min</sub> » était présente à la plongée « n + i », elle était également présente sur l'habitat à la plongée « n ».

Chez les 3 espèces étudiées, le recrutement a lieu entre juillet et septembre (Francour et Le Direac'h, 1998; García-Rubies et Macpherson, 1995 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1995). Lejeune (1984) précise toutefois que *C. julis* se reproduit activement entre mai et août. Le recrutement commencerait en juin chez les girelles mais ne se prolongerait pas au-delà de septembre. Après septembre et compte tenu de la sédentarité des poissons (Harmelin, 1987 ; Lejeune, 1984, 1985 ; P. Francour, comm. pers.), il ne devrait donc pas y avoir d'arrivée de nouvelles recrues de *C. julis*, *S. ocellatus* ou *D. annularis* sur nos sites d'étude.

Tableau IV.2.1. : Nombre d'individus *Symphodus ocellatus* et *Coris julis* observés lors des transects (au total sur 400 m<sup>2</sup>) réalisés sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido entre novembre 2001 et juin 2002.

Cap Martin			Lido		
Date	<i>S. ocellatus</i>	<i>C. julis</i>	Date	<i>S. ocellatus</i>	<i>C. julis</i>
20/11/2001	20	55	08/11/2001	99	77
28/11/2001	86	67	21/11/2001	88	33
05/12/2001	9	19	29/11/2001	105	42
19/12/2001	29	48	06/12/2001	233	58
09/01/2002	58	26	20/12/2001	126	48
17/01/2002	31	63	03/01/2002	55	30
30/01/2002	18	23	08/01/2002	85	37
05/02/2002	45	81	22/01/2002	85	57
08/03/2002	36	51	31/01/2002	52	25
11/03/2002	34	32	08/02/2002	207	91
19/04/2002	23	71	12/02/2002	137	70
24/04/2002	45	89	20/02/2002	132	79
29/04/2002	25	73	05/03/2002	92	30
16/05/2002	7	122	08/04/2002	48	70
03/06/2002	8	60	15/04/2002	61	121
			26/04/2002	23	90
			06/05/2002	34	73
			13/05/2002	9	68
			23/05/2002	45	73
			29/05/2002	17	67
			04/06/2002	10	53

## Résultats et Discussion

Pour la suite de cette étude et l'interprétation de nos résultats, nous postulons que le recrutement de chacune des trois espèces est synchrone sur les deux milieux.

### *Diplodus annularis*

Sur les deux habitats, la classe de taille des juvéniles (J0 – 21 mm) n'a jamais pu être observée, peut-être en raison d'un sous-échantillonnage (poisson trop petit pour être vu par l'observateur ou comportement « caché ») ou d'un échantillonnage tardif par rapport à la saison de recrutement (de juillet à septembre ; Francour et Le Direac'h, 1998 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1995).

Au Lido, les « très petits » *D. annularis* (TP) ont pu être observés entre novembre 2001 et mars 2002. La diminution progressive de leur densité s'accompagne d'une augmentation progressive de la densité des « petits » (P) (Figure IV.2.2., a). La disparition progressive des « TP » correspond donc en fait (pour une grande partie) à leur croissance et à leur passage dans la classe de taille supérieure des « P ».

Au Cap Martin, le pic de densité des « TP » chute de façon drastique en décembre 2001 et reste à un niveau nul jusqu'en juin 2002 (Figure IV.2.2., b). Cette disparition des « TP » n'est suivie d'aucune augmentation de densité des « P » entre décembre 2001 et juin 2002. Cette classe de taille semble donc « disparaître » non pas par un processus de croissance (passage à la classe de taille supérieure) mais par mortalité et/ou déplacement. Or, les jeunes *D. annularis* sont relativement sédentaires (P. Francour, comm. pers.). La chute des effectifs des recrues de l'année [22 - 44 mm] (« très petits ») en décembre 2001 correspondrait donc à une mortalité réelle sur la prairie de *C. taxifolia*.

### Labridae

Plus leur taille augmente et plus le risque de sous-échantillonnage des poissons diminue sur les deux milieux (obs. pers.). Par ailleurs, l'étude des densités par classe de taille nous a montré que ce biais d'échantillonnage est plus important dans l'herbier de posidonies que sur la prairie de *C. taxifolia*.



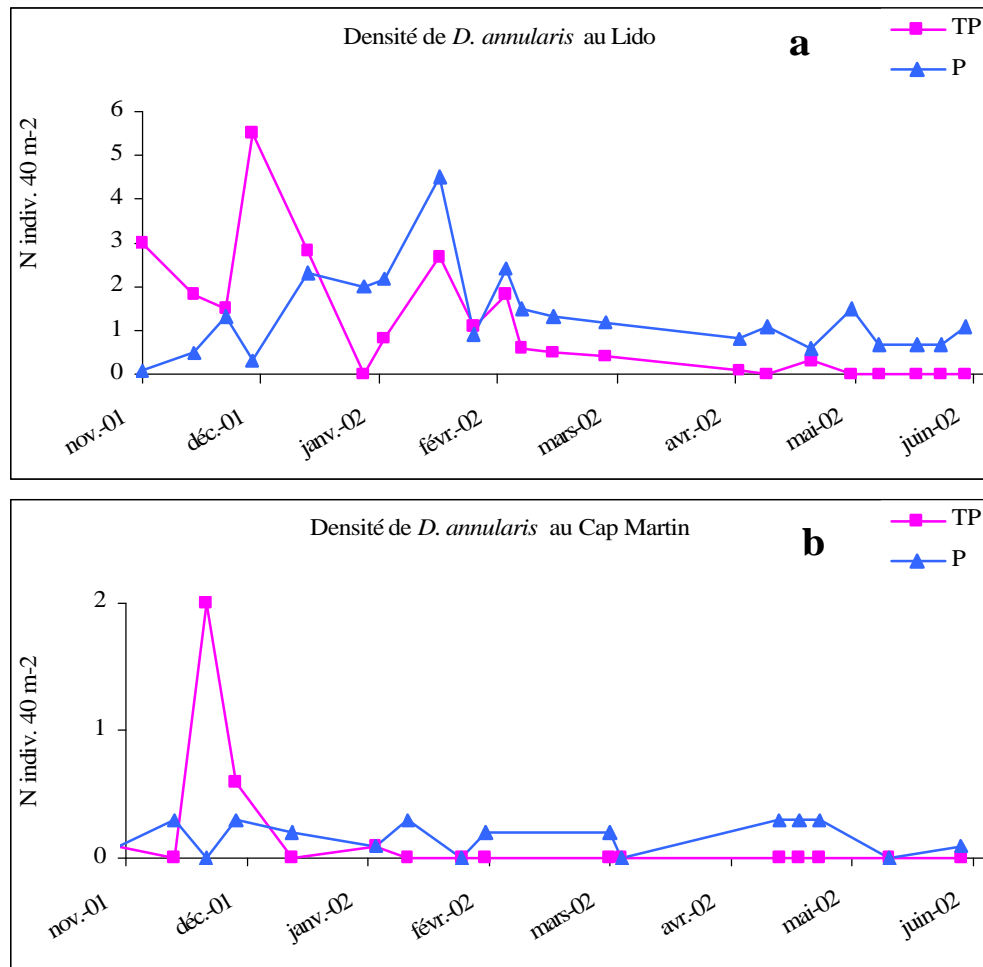


Figure IV.2.2. a, b : Evolution des densités (en nombre d'individus. 40 m<sup>-2</sup>) des « très petits » (TP) et « petits » (P) *Diplodus annularis* entre novembre 2001 et juin 2002 sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido.

### *Symphodus ocellatus*

Les gammes de taille [0 – 25 mm] et [0 – 30 mm] n'ont jamais pu être observées chez *S. ocellatus* respectivement sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *P. oceanica* du Lido (Figure IV.2.3.).

Jusqu'en novembre 2001, le biais d'échantillonnage des plus petits poissons était plus important au Lido qu'au Cap Martin puisque les [26 – 30 mm] n'étaient pas observables au Lido alors qu'ils l'étaient au Cap Martin. Nous émettons l'hypothèse d'une absence de mortalité orientée sur la classe [26 – 30 mm] au Lido à cette période et d'un réel sous-échantillonnage.

Au Lido, le saut d'une classe de taille à une autre est constant (5 mm) au cours de l'année. En revanche, au Cap Martin, entre fin novembre et début décembre d'une part et entre mars et avril d'autre part, le saut de taille est respectivement de 15 et 10 mm (Figure IV.2.3. : « sauts remarquables »).

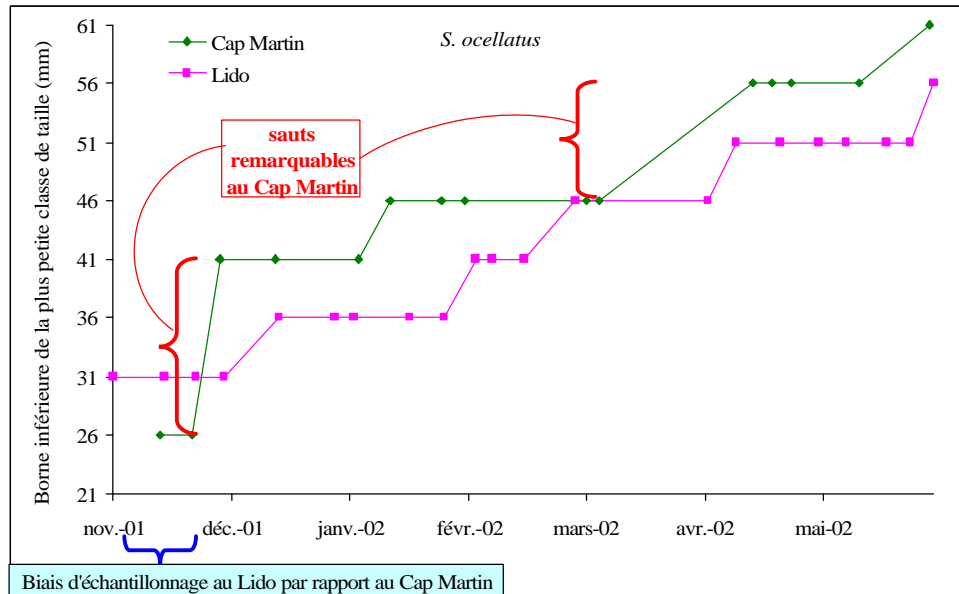


Figure IV.2.3.: Evolution chez *Symphodus ocellatus* de la plus petite classe de taille présente sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido. Les ordonnées représentent la borne inférieure de la plus petite classe de taille (en mm).

### *Coris julis*

La gamme de taille ]0 – 35 mm] n'a jamais pu être observée chez *C. julis* sur les deux milieux (Figure IV.2.4.).

Jusqu'en décembre 2001, le biais d'échantillonnage des plus petits poissons était plus important au Lido qu'au Cap Martin puisque les [36 – 40 mm] n'étaient pas observables au Lido alors qu'ils l'étaient au Cap Martin. Nous émettons l'hypothèse d'une absence de mortalité orientée sur la classe [36 – 40 mm] au Lido à cette période et d'un réel sous-échantillonnage.

Au Lido, le saut d'une classe de taille à une autre est constant (5 mm) au cours de l'année. En revanche, au Cap Martin, en décembre d'une part et entre mars et avril d'autre part, le saut de taille est de 10 mm (Figure IV.2.4. : « sauts remarquables »).

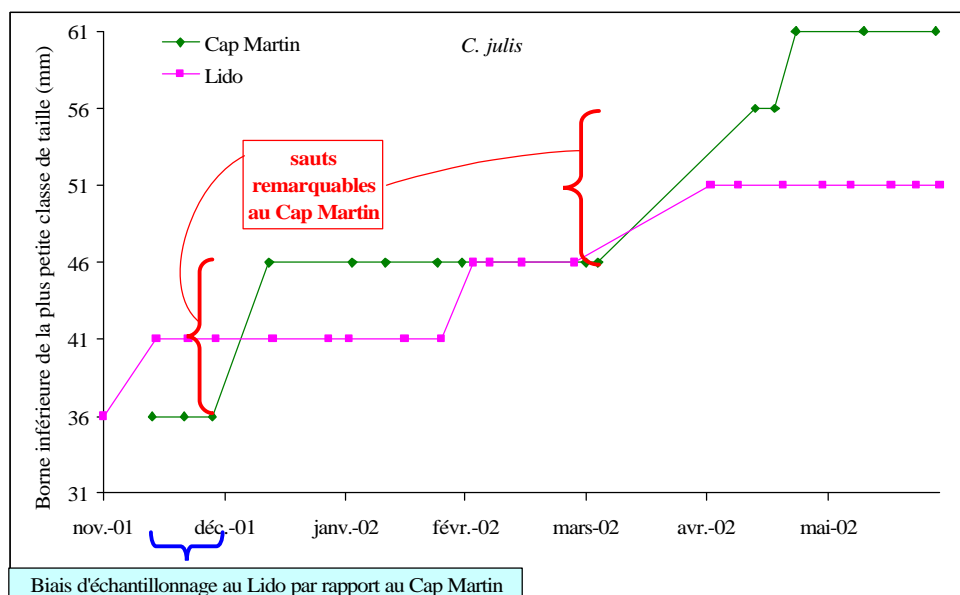


Figure IV.2.4.: Evolution chez *Coris julis* de la plus petite classe de taille présente sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido. Les ordonnées représentent la borne inférieure de la plus petite classe de taille (en mm).

Chez les deux Labridae, les grands sauts (comparés au Lido) d'une classe de taille « t » à une classe « t+2 » ou « t+3 » observés sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin sont synchrones et ont lieu en décembre et mars – avril. Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer la présence de ces sauts :

- Ces sauts reflèteraient la disparition de classes de taille par déplacement et/ou mortalité. Or, les deux espèces de Labridae sont sédentaires (Harmelin, 1987 ; Lejeune, 1984, 1985). Ces sauts correspondraient donc à une mortalité réelle des jeunes poissons de l'année (les plus petits en taille).
- Ces sauts seraient le reflet de la croissance d'une même cohorte de poissons. Ponctuellement, dans l'année, le taux de croissance des poissons serait plus élevé au Cap Martin qu'au Lido.

? En décembre, le passage de la classe de taille [26 – 30 mm] à [41 – 45 mm] chez *S. ocellatus* se réalise en une semaine. Ce délai paraît extrêmement bref pour une croissance linéaire de 10 à 15 mm. En effet, Georges (1998) a estimé la croissance journalière de juvéniles *S. ocellatus* ([10 – 22 mm]) à 0,36 mm. jour<sup>-1</sup> sur des milieux témoin et envahi par *C. taxifolia*. Si l'on admet que ce taux de croissance reste du même ordre chez des poissons de [26 – 30 mm], la croissance linéaire réalisée en 15 jours serait de 5,4 mm et non de 10 à 15 mm comme nous l'observons.

En décembre, le passage de la classe de taille [36 – 40 mm] à [46 – 50 mm] chez *C. julis* se réalise en deux semaines, c'est-à-dire également dans un délai très bref.

Par ailleurs, il serait difficile d'expliquer pourquoi le taux de croissance des jeunes Labridae serait plus élevé au Cap Martin qu'au Lido à cette période. Il paraît donc difficile de justifier ce grand saut de taille par un simple phénomène de croissance.

Ce saut remarquable reflèterait donc un phénomène de mortalité accrue au niveau des poissons des classes de taille [26 – 40 mm] chez *S. ocellatus* et [26 – 45 mm] chez *C. julis*.

Nos résultats corroboreraient bien les observations des études précédentes (Francour *et al.*, 1995, 2002). Les jeunes *S. ocellatus* ([26 – 40 mm]), *C. julis* ([26 – 45 mm]) et *D. annularis* ([22 – 44 mm]) issus de la dernière saison de recrutement (classe 0<sup>+</sup>) subiraient donc une mortalité réelle importante durant le mois de décembre sur la prairie de *C. taxifolia*. Cette mortalité serait rapide et synchrone chez les trois espèces.

Quelles pourraient être les raisons de cette mortalité ? Les jeunes poissons subissent-ils une pression de prédation accrue ? Les microhabitats disponibles au sein de la prairie de *C. taxifolia* sont-ils convenables pour ces espèces ? Existe-il un problème lié à la nutrition ?

Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé des protocoles en aquarium et *in situ* afin de tester l'influence de *C. taxifolia* sur la prédation (chapitre IV.3.), le microhabitat (chapitre IV.4.) et les activités trophiques (chapitre IV.5.) des poissons.

? En mars – avril, les plus petits *S. ocellatus* (« moyens ») et *C. julis* (« très petits ») ont une taille comprise entre 46 et 55 mm. A cette taille, le risque de prédation de ces poissons devient faible. En effet, les prédateurs tels que *Labrus viridis*, *Serranus scriba*, *S. cabrilla*, *Scorpaena porcus*, *S. scrofa*, *Dentex dentex*, *Spondylisoma cantharus* et *Synodus saurus* s'attaquent préférentiellement aux jeunes Labridae (Lejeune, 1984 ; Michel *et al.*, 1987).

Cependant, il serait possible qu'à la fin de l'hiver, au Cap Martin, les plus petits *S. ocellatus* et *C. julis* [46 – 55 mm] soient dans un état de vulnérabilité importante liée à un état physiologique « détérioré », les exposant à une pression de prédation accrue en dépit de leur grande taille.

En mars – avril, le passage des classes de taille [46 – 50 mm] à [56 – 60 mm] chez les deux Labridae se réalise en 5 semaines, au moment où la température de l'eau recommence à augmenter (obs. pers.). Ce saut pourrait donc correspondre à un processus de croissance accrue au début du printemps.

Entre décembre 2001 et juin 2002, les évolutions des plus petites tailles chez les deux espèces de Labridae sur les deux milieux semblent suivre un certain parallélisme, excepté entre février et avril 2002 (Figure IV.2.5.). Cette rupture de parallélisme semblerait liée à une « stagnation » au niveau de la classe de taille [46 – 50 mm] au Cap Martin entre février et

mars 2002 (Figure IV.2.5.). En revanche, les poissons sembleraient rattraper leur retard apparent de croissance par rapport au Lido entre mars et avril 2002. La forte croissance apparente du début du printemps (mars –avril) semblerait apparaître comme un phénomène compensatoire du retard de croissance de la fin de l’hiver (février – mars). Le cas échéant, le retard de croissance semblerait donc être un phénomène réversible.

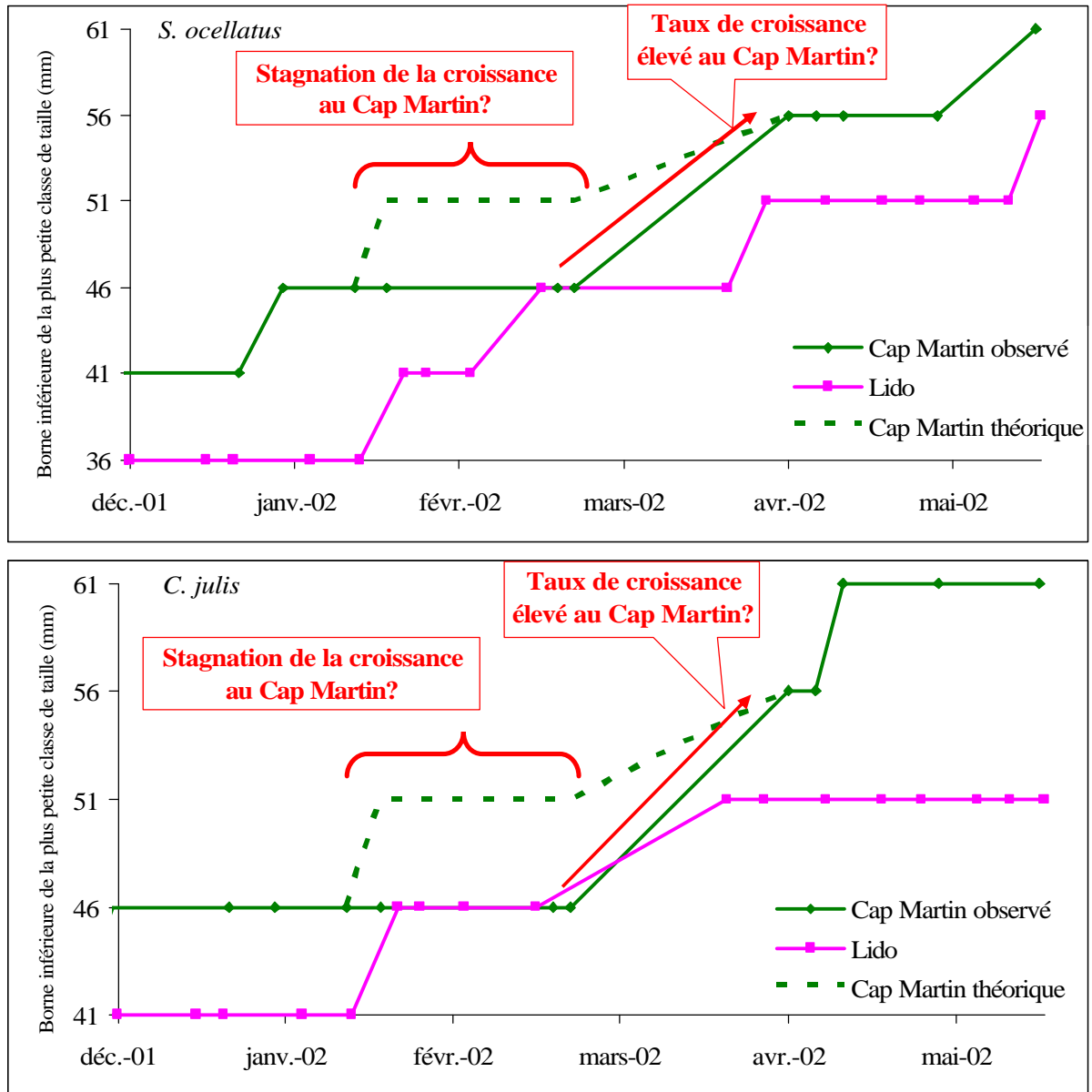


Figure IV.2.5.: Evolutions observées et théoriques au Cap Martin (dans l’hypothèse d’un taux de croissance constant et comparable à celui observé au Lido) chez *Symphodus ocellatus* et *Coris julis* de la plus petite classe de taille présente sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin et l’herbier de *Posidonia oceanica* du Lido. Les ordonnées représentent la borne inférieure de la plus petite classe de taille (en mm).

Quelles pourraient être les raisons de cette « stagnation » apparente de croissance vers la fin de l'hiver ? Quelles seraient les raisons de la croissance accrue au début du printemps ? Afin de répondre à ces questions, nous avons réalisé des protocoles en aquarium et *in situ* afin de tester l'influence de *C. taxifolia* sur les activités trophiques (chapitre IV.5.) ainsi que sur la croissance pondérale, l'état physiologique et les lipides corporels des poissons (chapitre IV.6.).

L'étude des stries sur les otolithes permettrait d'estimer le taux croissance journalière et donc de vérifier l'hypothèse d'une croissance différentielle sur les deux milieux (Panella, 1971). Georges (1998) a montré que ce taux de croissance journalière n'était pas significativement différent chez des juvéniles *S. ocellatus* issus de milieux témoin et colonisé par *C. taxifolia* mais uniquement durant le premier mois après leur installation benthique.

Bien que les résultats obtenus dans cette étude ne nous aient pas permis de procéder à une analyse plus classique de la densité ou de la structure démographique fine des poissons de la classe  $0^+$ , nous avons pu mettre en évidence à l'aide d'une analyse différente des données (suivi de la plus petite taille représentée *in situ*) des phénomènes intéressants et avancer plusieurs hypothèses que nous testerons dans les chapitres à venir.

La poursuite de ce travail pourrait donc se faire en commençant plus tôt le suivi des  $0^+$  (août, septembre) et en abandonnant le comptage sur transect. Une recherche au hasard permettrait probablement de mieux détecter les plus petits individus présents, quel que soit leur microhabitat. Les biais évoqués pour l'observation des individus  $0^+$  le long de transects seraient ainsi évités.

### IV.3. Influence de *C. taxifolia* sur la prédation des jeunes

#### Introduction

Le suivi des jeunes *Coris julis*, *Symphodus ocellatus* et *Diplodus annularis* depuis leur post-recrutement jusqu'au printemps suivant nous a permis de constater un phénomène de mortalité chez ces trois espèces sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (non observé sur le milieu pris comme témoin) en décembre (chapitre IV.2.). Nos résultats viennent corroborer ceux des précédentes études (Arigoni, 2002 ; Francour *et al.*, 1995, 2002 ; Gelin *et al.*, 1998 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1996).

La pression de prédation pourrait être le facteur principal à l'origine de ces mortalités élevées.

Arigoni (2002) a étudié *in situ* et en aquarium l'adaptation chromatique de 4 espèces de Labridae. *Symphodus ocellatus*, *Symphodus roissali* et *Coris julis* présentent une plus grande proportion d'individus verts sur la prairie de *C. taxifolia* en comparaison avec des stations références, ce qui n'est pas le cas de *S. rostratus*. En aquarium, *S. ocellatus* et *S. roissali* sont capables d'adapter leur patron de coloration à leur environnement après quelques semaines ou quelques mois, ce qui n'est pas le cas de *S. rostratus*. Les juvéniles changent de couleur plus rapidement que les adultes. Cette plus grande plasticité chromatique des juvéniles pourrait être considérée comme un mécanisme d'anti-prédation (Arigoni, 2002). Les changements de couleur de *S. ocellatus*, *S. roissali* et *C. julis* sont homochromiques alors que ceux de *S. rostratus* sont ontogéniques. Arigoni (2002) explique qu'en grandissant, les Labridae homochromiques perdent leur plasticité chromatique, au moment où ils commencent à se déplacer pour se nourrir, en hiver, ce qui contribuerait à augmenter la mortalité des recrues de l'année pendant cette saison. L'auteur explique donc que *C. taxifolia*- par sa couleur et l'adaptation chromatique qu'elle induit chez certaines espèces de Labridae- tient un rôle (indirect) dans les relations proies / prédateur.

Pour notre part, nous avons voulu comprendre comment *C. taxifolia* pouvait influencer de façon plus directe les relations proies / prédateurs et répondre à deux questions :

1- Quelles sont les possibilités pour de jeunes poissons de trouver refuge dans la canopée de *C. taxifolia* en cas de risque de prédation ?

2- Quelle est la capacité du prédateur à utiliser cette même canopée ? Les poissons tendent à adopter des stratégies optimales pour leur recherche de nourriture (« optimal foraging theory ») et par conséquent à se comporter de façon à augmenter leur bénéfice énergétique (voir références dans Crowder et Cooper, 1982). La structure physique d'un habitat (dont la morphologie d'une plante ; Dionne et Folt, 1991) peut influencer l'efficacité d'un prédateur (Crowder et Cooper, 1982). En général, le nombre d'attaques et le taux de capture de proies

par un prédateur diminuent avec l'augmentation de la complexité structurale du fait de l'augmentation du temps de recherche et de poursuite (Crowder et Cooper, 1979 ; Diehl, 1988, Manatunge *et al.*, 2000). En effet, les macrophytes sont susceptibles de gêner les prédateurs dans leurs mouvements et dans leur détection visuelle (Diehl, 1988).

Par ailleurs, la densité et la richesse spécifique des proies sont souvent corrélées positivement à la complexité structurale, cette dernière permettant aux proies de trouver des refuges ou du moins, une protection partielle.

Le succès d'un prédateur lors de sa recherche de nourriture est donc maximum pour une complexité structurale intermédiaire (Crowder et Cooper, 1979).

Nous avons donc voulu tester l'influence de la structure de *C. taxifolia* (densité et longueur des frondes) sur le comportement de prédation d'un poisson ichtyophage démersal sur de jeunes poissons également démersaux. *Serranus scriba* (Linnaeus, 1785) a été choisi comme prédateur et *S. ocellatus* comme proie ; ces deux espèces évoluant dans le même habitat. Des chasses de serrans étant quasiment inobservables *in situ*, nos observations ont été réalisées en aquarium.

### Matériel et Méthodes

Des serrans adultes ont été capturés sur une prairie de *C. taxifolia* afin de s'assurer qu'ils avaient déjà « expérimenté » cet habitat. Les individus qui ont été capturés sur un milieu non colonisé n'ont pas montré de comportement de prédation normal et n'ont donc pas été retenus pour les expériences. En tout, 3 serrans ont montré un comportement « normal » lors de leur conditionnement en aquarium. Leur nutrition a été contrôlée de sorte qu'à chaque début d'expérience, les prédateurs étaient dans un état de jeûne équivalent d'une expérience à l'autre. Les serrans ont été nourris avec des crevettes décortiquées conservées par congélation.

Les jeunes *S. ocellatus* représentant les proies ont également été capturés sur une prairie de *C. taxifolia* afin qu'eux aussi aient « expérimenté » ce milieu. Ils ont été nourris tous les jours avec des *Artemia salina* conservées par congélation.

Les prédateurs et les proies ont été conservés dans des aquariums différents.

Un espace expérimental (105 cm\*50 cm\*80 cm) a été délimité à l'aide d'une clôture constituée de grilles en PVC au sein d'un grand aquarium (dimensions: 200 cm\*100 cm\*80 cm). Du sable grossier coquiller a été disposé au fond de l'aquarium. La hauteur d'eau était de 36 cm. La température a été maintenue à 20°C.



Les substrats expérimentaux ont été manipulés de façon à recréer trois types de milieux rencontrés *in situ* par les poissons vivants sur une prairie de *C. taxifolia* :

- 1- l'habitat rencontré de la fin de l'été au début de l'hiver : *C. taxifolia* dense (2500 et 3500 frondes. m<sup>2</sup>) et longue (17 cm de hauteur moyenne).
- 2- l'habitat rencontré de la fin de l'hiver au début de l'été : *C. taxifolia* éparse (800 frondes. m<sup>2</sup>) et courte (10 cm de hauteur moyenne).
- 3- l'habitat témoin : absence de végétation.

Lorsque *C. taxifolia* était présente dans nos conditions expérimentales (dans les cas 1 et 2), elle recouvrait soit la totalité soit la moitié de l'espace expérimental. Afin de reconstituer un champ de *C. taxifolia* sur le fond de l'aquarium, les brins d'algue (successivement de 10 cm ou de 17 cm de hauteur moyenne) ont été fixés sur une grille de PVC verte (de 5 mm de maille, de dimensions 47 cm x 50 cm) à l'aide de fil de jardinage. Les grilles de *C. taxifolia* ont ensuite été lestées puis ensablées afin de rendre le PVC invisible. Le nombre d'expériences a été respectivement 17, 14 et 10 pour les 3 conditions expérimentales.

Parmi ces 41 expériences, une première série de 9 expériences visait à déterminer l'influence de la taille des jeunes *S. ocellatus* sur leur risque d'ingestion par les serrans *S. scriba*. Pour ce faire, tous les crénilabres ont été mesurés au millimètre près avant l'expérience et après pour les survivants recapturés. Un groupe de 7 à 10 jeunes crénilabres hétérogènes en taille a été introduit dans le bac avant chaque expérience.

Deux projecteurs éclairaient l'aquarium tout au long de l'expérience afin de toujours avoir les mêmes conditions d'éclairage.

Les expériences ont duré entre 2 et 4 h et ont été filmées intégralement et en continu sur des cassettes vidéo SONY (Hi8, capacité d'enregistrement de 60 minutes) à l'aide d'une caméra numérique SONY (digital Handycam, 8 PAL, DCR TR7000E) fixée sur un trépied. Les cassettes étaient changées toutes les 60 minutes. Ce protocole a permis, en plus d'en conserver une trace, d'analyser très finement le déroulement des expériences et en particulier des scènes d'attaque rapide qu'un observateur ne serait pas capable de suivre à l'œil nu. Par ailleurs, l'absence de tout observateur a permis de supprimer une source de biais supplémentaire. Les films ont ensuite été visionnés sur un écran de télévision. Des captures d'images ainsi que la sélection de courtes séquences ont été réalisées à l'aide du logiciel i-movie sur ordinateur Macintosh.



Figure IV.3.1.: Introduction du serran *Serranus scriba* dans l'espace expérimental.

Un groupe de jeunes crénilabres ocellés *S. ocellatus* de 5 à 10 individus a été placé dans le bac expérimental, quelques heures avant l'introduction du serran.

Le démarrage d'une expérience commençait lorsque le serran était introduit dans ce même espace (Figure IV.3.1.). Tout le système d'oxygénation était alors coupé dans l'aquarium pour ne pas troubler les poissons.

### Résultats

Nous avons pu réaliser 41 expériences entre octobre 2001 et mars 2002 et entre septembre 2002 et février 2003. Leur réalisation a été limitée par la possibilité de trouver *in situ* de jeunes *S. ocellatus* suffisamment petits pour représenter des proies potentielles pour un serran adulte. A la fin de l'hiver, les crénilabres nés de la dernière saison de reproduction étaient trop grands.

Sur les 41 expériences, beaucoup n'ont pu être exploitées en raison de comportement de stress ou passif des serrans. Par ailleurs, les poissons n'ont pas montré une constance dans leurs comportements et il a donc été difficile de paramétrer nos observations à l'aide d'indices.

#### ? Influence de la taille des crénilabres sur leur risque d'être ingérés

Nous avons dans un premier temps déterminé l'influence de la taille des proies sur leur risque d'être ingérées dans deux conditions expérimentales (caulerpe dense (numérotée « 1 » en matériel et méthode) et milieu témoin (« 3 »)). Au total, 87 jeunes crénilabres [taille min. : 26 mm, taille max. : 61 mm, moyenne (erreur standard) : 36,7 mm (0,7)] ont été impliqués dans ces expériences, 44 ont été ingérés et 43 ont survécus aux attaques des serrans.

Nous pouvons constater malgré le nombre faible de réplicats que le nombre de jeunes crénilabres ingérés est plus élevé dans des conditions témoins (en absence de *C. taxifolia*) qu'en présence de *C. taxifolia* : 62 % contre 38 % (ddl = 1 ;  $X^2 = 4,6$  ;  $p < 0,05$  ; Tableau IV.3.1.).

Les résultats montrent que la taille des crénilabres (dans la gamme étudiée) n'a eu aucune influence sur leur risque d'ingestion par les serrans en présence de *C. taxifolia* (Tableau IV.3.1.). Ceci signifie donc que les prédateurs n'orientent pas leurs attaques vers des crénilabres plus petits ou plus grands ou que dans un environnement colonisé par *C. taxifolia*, la chance de survie des poissons est indépendante de leur taille.

Dans les conditions d'expériences témoins, il n'existe pas de différence de taille entre les proies ingérées et survivantes au sein de chacune des expériences (Tableau IV.3.1.). En revanche, lorsque l'on rassemble toutes les données pour les expériences témoins, il existe bien une différence à la limite de la significativité (Test U,  $p = 0,048$ ) : les proies ingérées par

les serrans sont plus petites que les proies survivantes. Toutefois, compte tenu de la puissance du test non-paramétrique U, un niveau de significativité voisin du seuil de significativité ( $\alpha = 0,05$ ) ne permet pas de rejeter une hypothèse nulle d'égalité des tailles moyennes entre les expériences. Dans le cas où l'hypothèse nulle d'égalité des tailles est réellement rejetée, ceci peut signifier soit que le prédateur oriente ses attaques vers les plus petits poissons, soit que la chance de survie des plus grandes proies est meilleure dans ces conditions témoins (sable nu).

Tableau IV.3.1. : Comparaison statistique des tailles moyennes des jeunes *Symphodus ocellatus* ingérés ou survivants aux attaques des *Serranus scriba*. Les tests U non paramétriques et t paramétriques sont utilisés pour comparer les tailles des *S. ocellatus* respectivement expérience par expérience et toutes expériences confondues. moy : moyenne, es : erreur standard, n : nombre de réplicats, p : niveau de significativité. <sup>1</sup> : 2500 à 3500 frondes. m<sup>2</sup>.

Expériences	Substrats	Taille moyenne des <i>S. ocellatus</i>				p
		ingérés		survivants		
		n	moy. (es)	n	moy. (es)	Test U
1	caulerpe dense <sup>1</sup>	3	33,3 (3,7)	7	34,6 (1,8)	0,73
2	caulerpe dense <sup>1</sup>	4	35,0 (2,5)	6	33,8 (1,6)	0,59
3	caulerpe dense <sup>1</sup>	4	33,0 (2,0)	6	34,3 (1,4)	0,74
4	sable nu	6	36,3 (1,7)	4	34,5 (1,6)	0,52
5	sable nu	6	34,2 (1,0)	4	51,7 (7,0)	0,20
6	sable nu	5	33,6 (1,7)	5	38,0 (0,6)	0,12
7	sable nu	8	37,2 (1,0)	2	36,5 (0,5)	0,79
8	sable nu	4	36,5 (0,6)	3	49,7 (6,4)	0,11
9	caulerpe dense <sup>1</sup>	4	39,5 (2,3)	6	36,7 (1,1)	0,20
1, 2, 3, 9	Total caulerpe	15	35,3 (1,3)	24	34,8 (0,8)	0,40
4, 5, 6, 7, 8	Total témoin	29	35,7 (0,6)	18	42,1 (2,4)	0,048
					Test t	
Toutes		44	35,6 (0,6)	43	37,9 (1,2)	0,09

### ? Description des comportements observés

Nous avons synthétisé de façon descriptive les **comportements les plus fréquents** que nous avons pu observer chez les prédateurs et chez les proies.

#### (i) Serrans

Trois serrans testés n'ont pas montré de comportement de prédation normal lors des expériences. Ces derniers ont réagi de deux façons possibles : en montrant, soit une totale indifférence pour les crénilabres, soit un intérêt. Lorsque le serran montrait un intérêt, il observait les crénilabres, les approchait mais ne tentait jamais d'attaque. Cette retenue à l'attaque ne peut être justifiée par l'âge du serran car il était adulte au moment des expériences. Elle ne peut pas non plus se justifier par un stress puisque le serran a effectué la phase d'approche des juvéniles. Les expériences faites avec ces serrans nous ont tout de

même permis de comparer le comportement des crénilabres en présence ou en absence d'agressivité de la part du prédateur.

Trois autres serrans ont réussi à s'adapter au conditionnement et ont finalement adopté un comportement de prédateur apparemment « normal ».

#### *Lorsque les proies étaient apparentes*

En absence de perturbation (passage d'observateur devant l'aquarium) et après une période de jeûne, les déplacements du serran au sein de l'espace expérimental étaient fréquents et orientés en fonction du comportement des proies. Le serran fréquentait essentiellement les premiers centimètres à proximité du fond, quel que soit l'habitat testé. Deux stratégies de prédation ont été observées chez le serran en fonction du substrat.

En présence de *C. taxifolia*, ce dernier chassait à l'affût : il accomplissait une phase d'observation des proies (Figure IV.3.3. et IV.3.7.) en utilisant la végétation pour se cacher puis, une phase d'approche lente ou d'attente se finalisant ou non par une attaque (Figure IV.3.5. et IV.3.6.).

Le serran a montré qu'il savait utiliser la canopée de *C. taxifolia* de forte ou de moyenne densité comme élément de camouflage lui permettant de guetter et/ou d'approcher les proies (Figure IV.3.3. et IV.3.7.). Lorsque les frondes de *C. taxifolia* étaient longues et denses, le prédateur semblait utiliser la canopée beaucoup plus fréquemment. Il se plaçait horizontalement, la tête en lisière, ou en plein milieu de la grille de *C. taxifolia*, le corps incliné à 45° de sorte à orienter son champ de vision au dessus des frondes. Ainsi, les juvéniles détectaient beaucoup plus tardivement, si ce n'est pas du tout, le prédateur ainsi caché. En position de guet, ce dernier immobile jusqu'alors, observait et attendait le passage des crénilabres dans sa direction. Lorsque les juvéniles se rapprochaient de lui, le serran s'inclinait presque à la verticale en suivant les jeunes *S. ocellatus* du regard (Figure IV.3.7.). Le prédateur tentait une attaque à partir d'une certaine distance. Lorsque les crénilabres étaient trop loin et ne semblaient pas venir dans sa direction, le serran se faufilait lentement entre les frondes de *C. taxifolia* pour s'approcher d'eux.

Lorsque le champ de *C. taxifolia* était moins dense et plus court, le serran semblait beaucoup moins utiliser cette végétation pour l'observation et l'approche des proies.

En revanche, en condition témoin, le serran attaquait beaucoup plus directement ses proies, en partant du bout de l'aquarium, sans réaliser de phase d'approche (Figure IV.3.8.). Le succès d'attaque du serran était bien meilleur en absence de toute végétation (Tableau IV.3.1.). En effet, le serran attaquait de plus loin et effectuait ainsi une accélération plus forte sur sa proie : il approchait les crénilabres à vitesse lente, puis, lorsque la distance devenait faible, le prédateur effectuait une accélération sur sa proie. Cette prise de vitesse en trajectoire linéaire était rendue possible puisque aucun obstacle ne s'interposerait entre le prédateur et sa proie.

Quelles que soient les conditions expérimentales, le prédateur destinait son attaque à un seul poisson, même si ce dernier évoluait en groupe à ce moment là. Ceci se matérialisait

par le fait que le serran pouvait poursuivre sa « cible » sur une courte distance en cas d'attaque échouée.

*Lorsque les proies étaient cachées*

Lorsque les juvéniles se cachaient, le serran se faisait beaucoup moins discret dans ses mouvements. Il se mettait alors à parcourir l'aquarium à leur recherche. Lorsque des juvéniles avaient trouvé refuge dans la canopée de *C. taxifolia*, le serran se mettait littéralement à fouiller le champ végétal.

(ii) Jeunes crénilabres

*En absence manifeste de danger*

Malgré la présence d'un serran non agressif, les juvéniles percevaient le danger potentiel. Lorsque *C. taxifolia* était éparsée et courte, ils nageaient en bordure ou au dessus de la canopée de *C. taxifolia* en gardant une cohésion de groupe. Ils se positionnaient le plus loin possible du prédateur. Lorsque celui-ci approchait à une certaine distance d'eux (inférieure à 50 cm en moyenne), les juvéniles le repéraient rapidement et se mettaient en fuite. Lorsque *C. taxifolia* était longue et dense, le repérage du serran par les crénilabres se faisait à partir d'une distance plus faible. Lorsque le serran restait longtemps inactif et immobile, les juvéniles semblaient « prendre confiance » et s'aventuraient plus près du prédateur. Les crénilabres montraient une certaine curiosité à l'égard du serran. En effet, quand ce dernier n'était que partiellement visible et qu'une partie de son corps était cachée dans *C. taxifolia*, les juvéniles ne semblaient pas immédiatement reconnaître leur prédateur, l'approchant ainsi de près. Le mouvement de ce dernier entraînait aussitôt la fuite des jeunes *S. ocellatus*.

*En présence manifeste de danger*

Lorsque le serran se comportait en prédateur actif, les juvéniles nageaient rapidement et avec un stress apparent au dessus du substrat. Les proies gardaient une cohésion de groupe excepté lorsque le serran tentait une attaque et qu'un éclatement du groupe se produisait.

Lorsque le serran se faufilait dans *C. taxifolia*, les juvéniles semblaient adopter une « stratégie » particulière : le danger venant de la canopée, les jeunes *S. ocellatus* quittaient cette strate pour la colonne d'eau où leur champ de vision devenait alors dégagé. Les jeunes *S. ocellatus* n'étaient capables de détecter le serran qu'à partir d'une certaine distance. Cette espèce ne semble apparemment pas avoir une vision à grande distance (obs. pers.).

Par ailleurs, lorsque le groupe de crénilabres fuyait un côté de l'aquarium à cause de la présence agressive du serran, il n'était pas rare de voir quelques secondes après ce mouvement collectif, le retour en sens inverse de quelques jeunes en direction du serran. Ce mouvement était stoppé dès que les proies étaient assez proches pour repérer à nouveau le prédateur. Ces mouvements sont liés à l'existence de barrières : les poissons qui butent sur un coin de l'aquarium pour fuir le serran reviennent aussitôt en sens inverse.

Lorsque le serran était en « phase active », les crénilabres enchaînaient des allers et retours au dessus du substrat, suivi avec un temps de décalage par le serran dans la canopée de *C. taxifolia*. Lorsque le prédateur était trop près ou qu'une attaque avait été tentée, les crénilabres pouvaient aller nager juste sous la surface (Figure IV.3.2.). Aussitôt le danger éloigné, les crénilabres redescendaient à proximité du fond. Ce comportement résulte d'un biais induit par les conditions expérimentales. En effet, la hauteur d'eau de l'aquarium est limitante pour les poissons alors qu'elle ne l'est jamais en milieu naturel.

Le comportement des jeunes poissons a été différent selon la nature de la canopée de *C. taxifolia* disposée sur le fond :

1/ *Caulerpa taxifolia* dense et longue (fin été / début hiver) :

Lorsqu'une attaque avait été tentée, aucun crénilabre n'était observé allant se cacher dans *C. taxifolia*. Les marges de sable autour des grilles de *C. taxifolia* n'étaient pas prises pour refuge non plus. Les jeunes *S. ocellatus* nageaient continuellement au dessus des frondes de *C. taxifolia* et restaient ainsi à découvert.

2/ *Caulerpa taxifolia* éparse et courte (fin hiver / début été) :

Après que le serran ait tenté une ou plusieurs attaques, le groupe se dispersait et les crénilabres pouvaient se tapir sur le substrat. Ils pouvaient alors se cacher dans *C. taxifolia* ou également rester immobiles sur le fond contre la clôture ou contre la vitre de l'aquarium de l'espace expérimental (ce comportement biaisé résulte du fait que l'espace expérimental est un espace fini à l'échelle du poisson alors que le milieu naturel est infini).

Lorsque les crénilabres allaient se cacher sur le substrat, il était en général très rare de les revoir à découvert pendant le reste de l'expérience.



Figure IV.3.2.: Lorsqu'une attaque a été tentée par le serran *Serranus scriba* ou que le prédateur se fait menaçant, on peut observer le groupe de jeunes crénilabres *Symphodus ocellatus* nageant en subsurface. Ce comportement est un biais expérimental lié aux dimensions limitées de l'aquarium.



Figure IV.3.3.: Le serran *Serranus scriba* occupe la strate de *Caulerpa taxifolia* pour observer sans se faire repérer les juvéniles *Symphodus ocellatus* qui nagent au dessus des frondes.

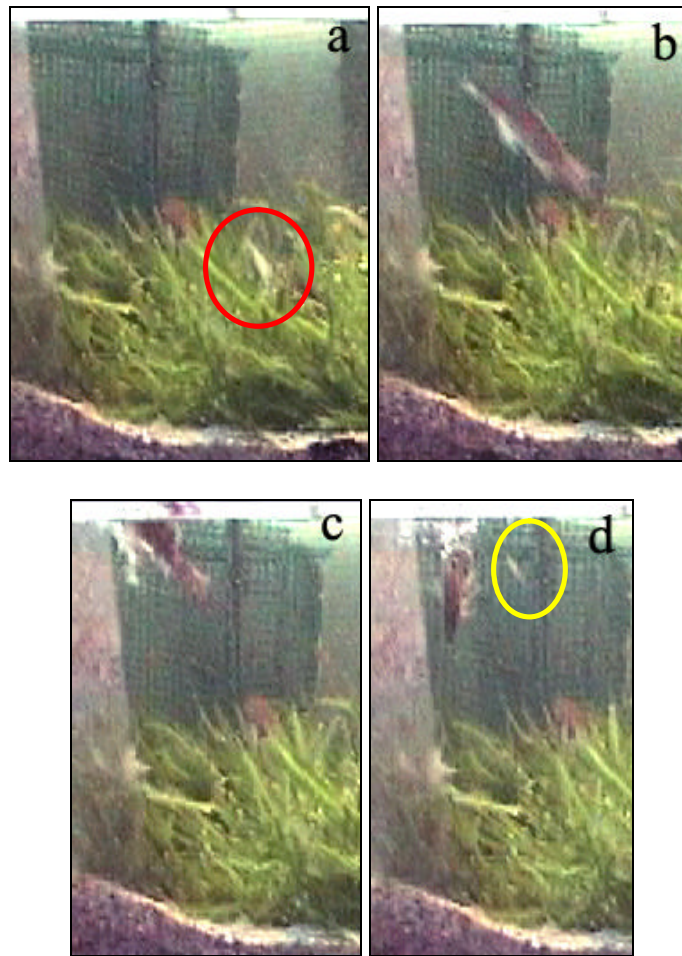


Figure IV.3.4.: Ces quatre figures sont les quatre étapes chronologiques d'une attaque menée par le serran *Serranus scriba* à partir de la canopée de *Caulerpa taxifolia* sur un jeune crénilabre *Symphodus ocellatus* nageant en subsurface.

*a: le serran (cerclé en rouge) observe le crénilabre et oriente son attaque;*

*b: le serran s'élançe sur le crénilabre,*

*c: le serran a percé la surface,*

*d: le serran retourne au fond tout comme le jeune *S. ocellatus* (cerclé en jaune) qui a échappé au prédateur.*



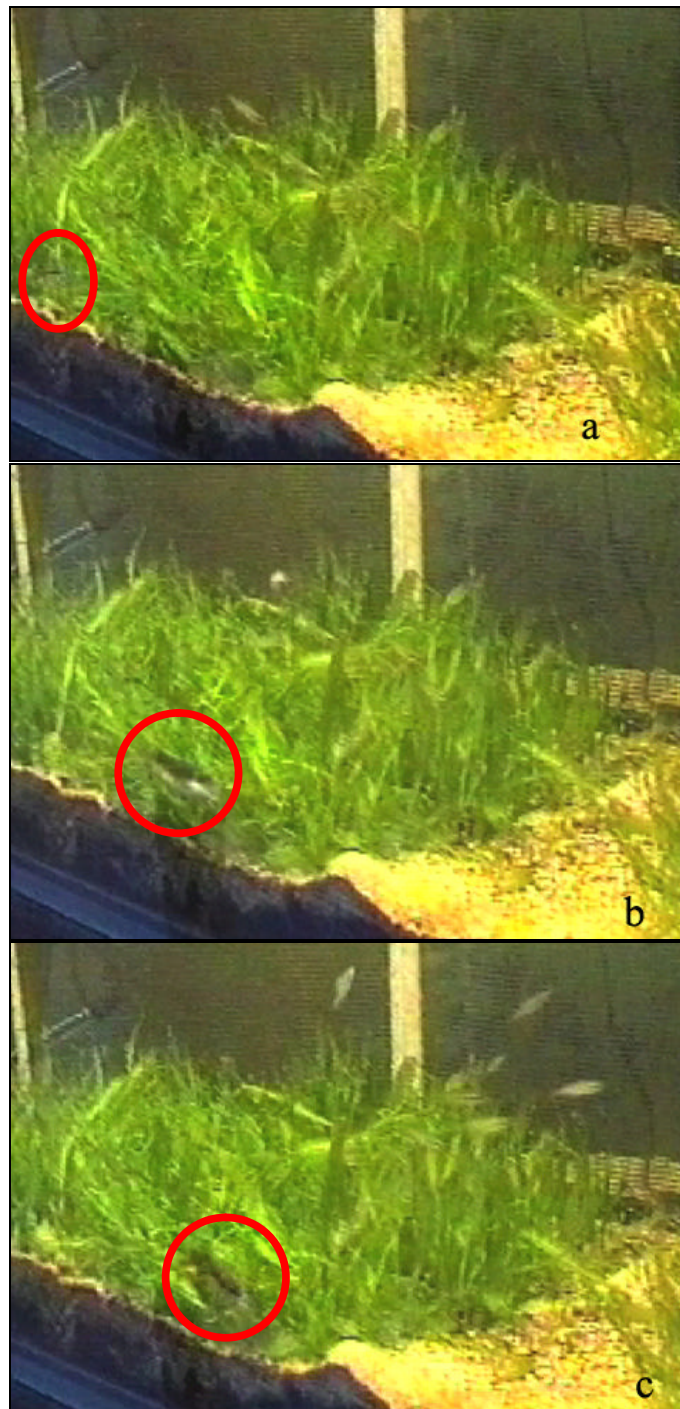


Figure IV.3.5.: Trois étapes d'une attaque du serran *Serranus scriba* menée à partir de la canopée de *Caulerpa taxifolia* sur des jeunes *Symphodus ocellatus*.  
*a*: le serran n'est pas visible aux yeux des crénilabres et de l'observateur,  
*b*: le serran s'élançe,  
*c*: le groupe de crénilabres- jusqu'alors invisible à l'image- éclate.



Figure IV.3.6.: Quatre étapes de l'attaque du serran *Serranus scriba* sur le groupe de crénilabres *Symphodus ocellatus* non visible à l'image.

*a* : le serran est tapi à l'intérieur de la canopée de *Caulerpa taxifolia*, *b*: la bouche du serran s'est ouverte sur un crénilabre, *c* et *d*: le serran continue son élan.



Figure IV.3.7.: Posture d'observation du serran *Serranus scriba*. Le groupe de crénilabres *Symphodus ocellatus* nage au dessus du serran. Ce dernier est incliné à la verticale à l'intérieur de la canopée de *Caulerpa taxifolia*, sans être vu par ses proies.



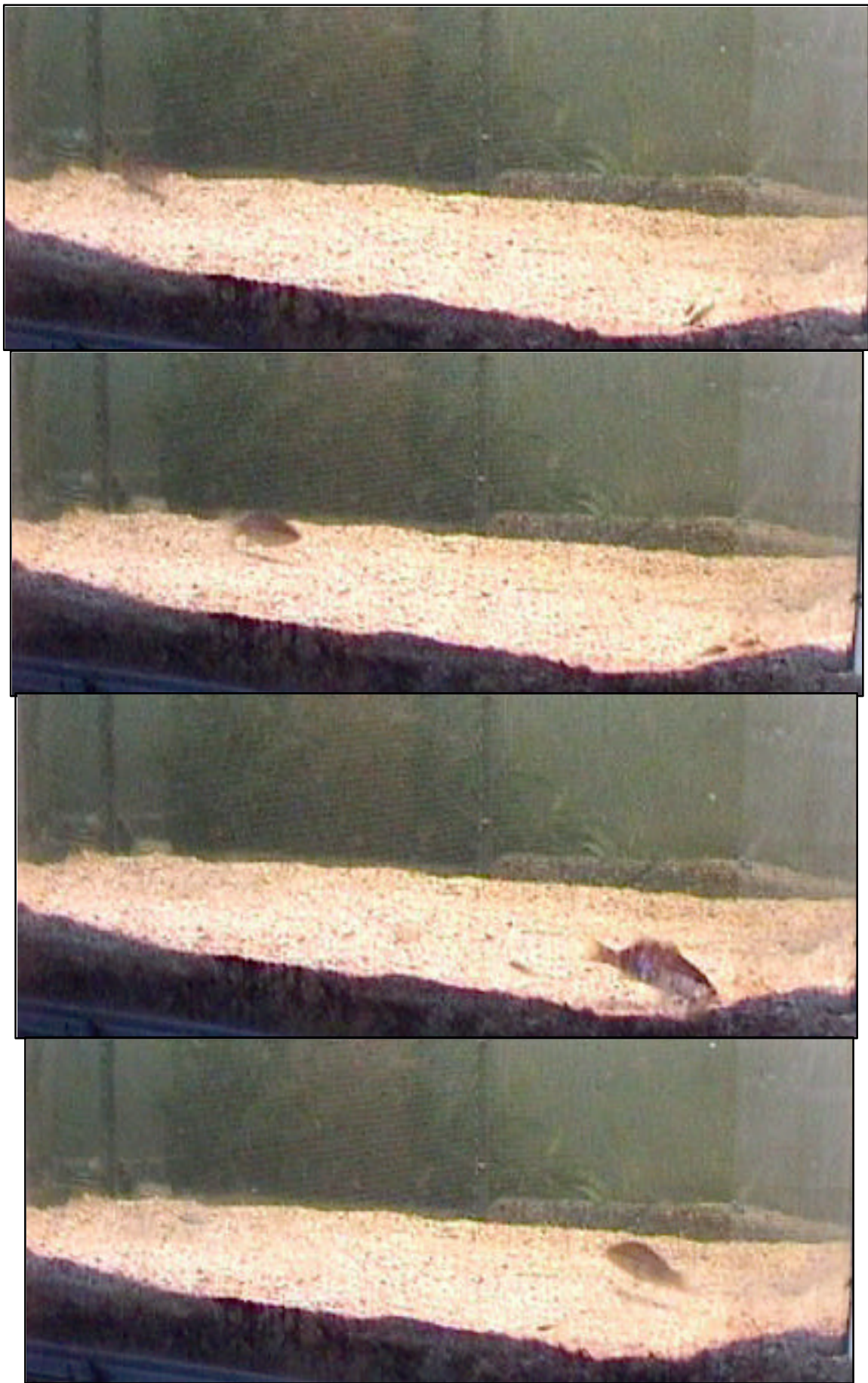


Figure IV.3.8.: Quatre étapes de l'attaque d'un serran *Serranus scriba* sur un jeune *Symphodus ocellatus* sur un milieu témoin. En absence de *Caulerpa taxifolia*, le serran initie son attaque du bout de l'aquarium.

## Discussion

Nos résultats, bien qu'obtenus en aquarium, montrent comment la présence de *C. taxifolia* peut influencer les comportements d'un prédateur et de ses proies necto-benthiques. Une extrapolation vers le milieu naturel est possible mais en gardant en mémoire le problème des biais expérimentaux de notre étude.

La taille d'une proie peut généralement influencer le risque qu'elle a d'être attaquée par un prédateur. Les prédateurs sont capables d'ingérer des proies jusqu'à une taille seuil. Au dessus de cette taille seuil, les proies deviennent trop dissuasives ou trop difficiles à poursuivre et/ou à ingérer pour le serran. Par ailleurs, en dessous de cette taille seuil, une proie plus grande ou plus âgée est généralement moins vulnérable face à un prédateur car plus rapide et plus attentive qu'une proie plus petite ou plus jeune. On peut donc s'attendre à ce qu'une proie plus grande ait une plus grande chance de survie. C'est ce que l'on observe *a priori* dans nos expériences en absence de végétation (en condition témoin).

En revanche, la présence de *C. taxifolia* fait qu'il n'existe plus de différence de probabilité d'ingestion en fonction de la taille. Deux hypothèses peuvent expliquer ce résultat :

- la présence de *C. taxifolia* peut obstruer le champ visuel du serran (Diehl, 1988) et risquer de fausser son appréciation ;
- *Caulerpa taxifolia* pourrait également obstruer le champ visuel des crénilabres aussi bien grands que petits. Les crénilabres de plus grande taille (les moins vulnérables car les plus vigilants généralement) perdraient ainsi leur capacité à repérer leur prédateur en présence de *C. taxifolia*.

### *Fin été / début hiver*

Les crénilabres ne parviendraient pas à se cacher dans un champ de *C. taxifolia* longue et dense (Figure IV.3.9.). En effet, pour cette espèce de petite taille, il est difficile de pénétrer cette importante canopée : les frondes denses, souples et longues s'inclinent les unes sur les autres et ne permettent pas de laisser le substrat accessible. De plus, une fois caché dans la canopée de *C. taxifolia* dense, un petit poisson tel qu'un crénilabre ne dispose plus que d'un champ de vision pratiquement nul car les frondes, très denses, ne permettent pas la persistance d'un espace libre à l'intérieur de la canopée. Nous avons donc toujours observé les crénilabres en train de nager au dessus de *C. taxifolia*.

Le serran, quant à lui, parvient tout à fait à se faufiler dans un champ de *C. taxifolia* dense et longue. En effet, ce poisson possède la force motrice suffisante pour se créer un passage entre les frondes. De plus, il positionne en permanence sa tête à la lisière des frondes pour dégager son champ visuel.

*Caulerpa taxifolia*, de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver, favoriserait donc l'approche du serran vers les jeunes crénilabres en lui permettant de diminuer la distance entre lui et ses proies. Par ailleurs, elle ne permettrait pas aux jeunes *S. ocellatus* de trouver de microhabitats convenables.

Les mortalités de jeunes *S. ocellatus*, *Coris julis* et *Diplodus annularis* observées sur la prairie de *C. taxifolia* en décembre (chapitre IV.2.) pourraient donc bien résulter d'une pression de prédation accrue liée à leur incapacité à utiliser la canopée de *C. taxifolia* comme milieu refuge.

En revanche, les attaques du prédateur menées à partir de *C. taxifolia* semblent moins fructueuses que les attaques issues de l'accélération directe du serran sur sa proie en conditions témoins. En effet, la distance entre le prédateur et la proie est plus petite lorsque le serran chasse à l'affût à partir de la canopée de *C. taxifolia*. De ce fait, la vitesse d'arrivée du serran sur sa proie est plus faible que lorsque l'attaque est menée de plus loin. Une prise de vitesse sur une longue distance permettrait peut-être au serran de disposer d'un délai plus long pour ajuster la précision de sa trajectoire lors d'une attaque. De plus, un problème d'appréciation et de sélection des proies par le serran (restreint dans son champ visuel) pourrait s'ajouter. Ainsi, le prédateur n'optimiserait plus ses attaques par le choix d'une proie la plus vulnérable possible.

#### *Fin hiver / début été*

En hiver, au moment où *C. taxifolia* régresse, les crénilabres ocellés nés de la dernière saison de reproduction sont devenus trop grands pour représenter une proie potentielle pour un serran.

Par ailleurs, la présence de *C. taxifolia* courte et éparse permet aux crénilabres de se cacher du serran. En effet, les frondes devenues éparsees et courtes ne représentent plus une gêne pour la circulation et la détection visuelle des jeunes poissons. *Caulerpa taxifolia*, de la fin de l'hiver jusqu'au début de l'été, pourrait donc avantager les individus *S. ocellatus* en leur offrant des microhabitats convenables.

Il existe donc *in situ* une gamme de densités intermédiaires à laquelle *C. taxifolia* pourrait offrir des abris et donc favoriser le recrutement et la survie des jeunes poissons. La prairie de *C. taxifolia* serait favorable de la fin de l'hiver jusqu'au début de l'été et deviendrait défavorable de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver. Pendant cette dernière période, les jeunes poissons pourraient avoir du mal à trouver refuge dans la prairie de *C. taxifolia* et la pression de prédation pourrait être un facteur important de mortalité (Figure IV.3.9.).

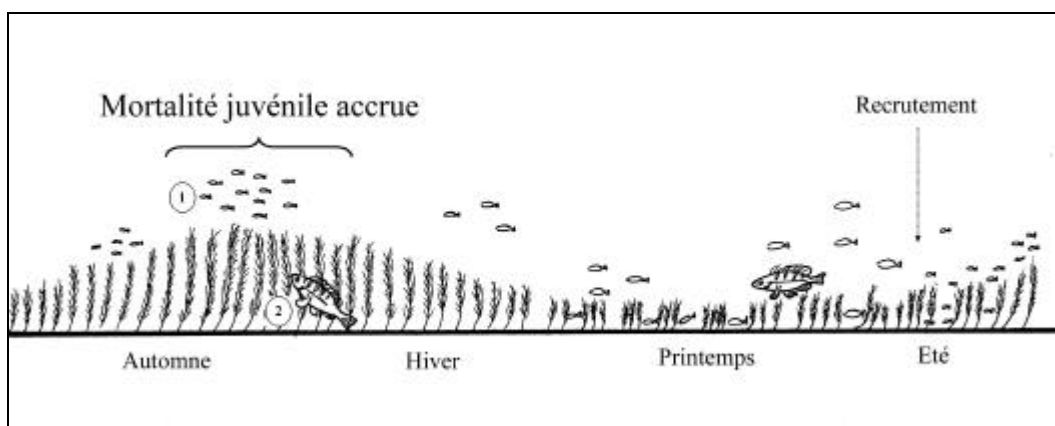


Figure IV.3.9.: Capacité d'utilisation de la prairie de *Caulerpa taxifolia* en fonction de la saison pour des serrans *Serranus scriba* (2) et de jeunes crénilabres ocellés *Symphodus ocellatus* (1).

Il serait intéressant d'arriver à observer et à filmer *in situ* des scènes de prédation de serrans afin de conforter nos résultats expérimentaux.

Par ailleurs, il existe d'autres espèces prédatrices de *S. ocellatus* et plus généralement d'autres jeunes Labridae : *Labrus viridis*, *Serranus cabrilla*, *Scorpaena porcus* et *S. scrofa*, *Dentex dentex* (Michel *et al.*, 1987), *Spondylisoma cantharus* et *Synodus saurus* (Lejeune, 1984). Les rascasses (*Scorpaena* spp.), les serrans (*Serranus* spp.) et les grands labres (*Labrus* spp.) qui vivent dans le même milieu que leurs proies doivent probablement assurer l'essentiel de la prédation sur ces jeunes poissons. Il serait alors intéressant d'observer l'influence de *C. taxifolia* sur les comportements de prédateurs différant des serrans par leur stratégie de chasse.

Comme l'a évoqué Arigoni (2002), la capacité d'utilisation des milieux envahis par *C. taxifolia* par les poissons semble déterminer leurs adaptations.

Afin d'évaluer cette capacité d'utilisation du milieu chez les espèces de poissons côtiers, nous avons réalisé *in situ* l'étude de l'influence de *C. taxifolia* sur le microhabitat (chapitre IV.4.). Ce protocole nous a affranchi des biais liés à l'expérimentation en aquarium et a représenté un travail complémentaire à cette présente étude.

## IV.4. Microhabitat

### Introduction

Les habitats complexes ont souvent une faune plus abondante et plus diversifiée que les habitats plus simples par le fait de l'augmentation de la disponibilité en nourriture (Gorham et Alevizon, 1989 ; Hicks, 1985), de la disponibilité en ressources ou en niches (O'Connor, 1991), de la surface habitable (Heck et Wetstone, 1977), du nombre de refuge contre les prédateurs (Orth *et al.*, 1984) et de la diminution de la compétition (Diehl, 1988).

La végétation aquatique contribue à l'augmentation de la complexité structurale de l'habitat (Chambers, 1987 ; Chambers et Kalff, 1987 ; Hutchinson, 1975) et représente par conséquent un facteur clef du choix de l'habitat pour les poissons (Chick et McIvor, 1997 ; Crowder et Cooper, 1982 ; Killgore *et al.*, 1989 ; Werner *et al.*, 1977). En effet, deux facteurs régissent en général les densités de poissons dans les habitats recouverts de végétation : les disponibilités en nourriture et en abri contre les prédateurs (Rozas et Odum, 1988). En général, les densités en proies augmentent avec l'augmentation de la densité des macrophytes (Cyr et Downing, 1988 ; Jeffries, 1993 ; Paterson, 1993). Les caractéristiques morphologiques (taille, nombre, orientation des feuilles / tiges et des thalles) peuvent être très différentes entre les divers types de macrophytes (Chick et McIvor, 1997) et l'architecture de la plante est capable d'influencer la répartition des invertébrés et des poissons (Cyr et Downing, 1988 ; Dionne et Folt, 1991).

L'influence négative de *Caulerpa taxifolia* sur la complexité structurale de milieux initialement complexes a souvent été évoquée par les auteurs (Francour *et al.*, 1995 ; Harmelin, 1996 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1994, 1999), en particulier pour expliquer la régression de certaines espèces de poissons.

Malgré l'importance de la complexité de l'habitat, l'écologie reste floue sur comment définir et mesurer le mieux possible la complexité structurale (Lipcius *et al.*, 1998). Les écologistes marins par exemple ont souvent mesuré la complexité par les aspects spécifiques d'un type d'habitat. Malheureusement, ce type d'estimation rend la comparaison inter-habitats difficile. D'autres indices plus universels peuvent être employés tels que la biomasse, la surface (Heck et Crowder, 1991) et le rapport surface sur volume (Coull et Wells, 1983). La survie des proies tend généralement, mais pas systématiquement, à augmenter avec ces derniers paramètres (Heck et Crowder, 1991). De plus, ces indices ne reflètent pas l'échelle de mesure concernée.

McCoy et Bell (1991) expliquent que la structure de l'habitat englobe l'abondance absolue des composants structuraux de l'habitat (complexité), les abondances relatives des différents composants structuraux de l'habitat (hétérogénéité) et l'échelle utilisée pour mesurer ces paramètres.

Si l'on s'intéresse à la signification de la complexité d'un point de vue biologique, nous pouvons avancer que la disponibilité en habitat ou en microhabitat (nombre et diversité)

pour les organismes vivants représente une bonne définition de ce facteur. Dès lors, on entrevoit la difficulté qui peut exister pour mesurer ce facteur *in situ*, d'autant plus que cette complexité est relative à une dimension référence, en l'occurrence dans notre étude la taille des poissons. Par exemple, de petites anfractuosités dans une paroi rocheuse peuvent constituer des abris pour des castagnoles (*Chromis chromis*) mais pas pour des grands sars (*Diplodus* spp.). On comprend donc que l'augmentation de la complexité structurale par *C. taxifolia* (mesurée par la biomasse végétale par exemple) ne représente pas forcément un facteur positif pour toutes les espèces de poissons.

Une estimation indirecte de la complexité que l'on peut qualifier de biologique peut donc être réalisée en déterminant l'abondance d'individus et d'espèces sur un milieu, si l'on admet que ces derniers paramètres sont étroitement liés à la richesse (nombre et diversité) en microhabitats (García-Charton et Pérez-Ruzafa, 2001).

En ce qui concerne *C. taxifolia* et son influence sur la complexité, la comparaison de l'ichtyofaune sur des stations les plus semblables possible (Arigoni, 2002 ; Francour *et al.*, 1995 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1994) a souvent représenté un passage obligé. Pourtant, cette démarche comporte un certain nombre de biais liés à la comparaison de stations différant par leur topographie, substrat, végétation autochtone, hydrologie, pression anthropique et complexité structurale originelle. Cette source de biais peut alors être minimisée lorsqu'il devient possible d'étudier l'effet de la colonisation ou de la régression de l'algue sur une même station (chapitre IV.1., Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). Cependant, dans ce dernier cas, la comparaison de l'ichtyofaune avant et après colonisation implique des données obtenues de façon décalée dans le temps et sur une période de plusieurs années (le processus de colonisation d'un milieu par *C. taxifolia* peut nécessiter 4 à 5 ans ; Harmelin-Vivien *et al.*, 2001).

Nous avons donc voulu, en nous affranchissant d'un maximum de biais possibles, observer l'unique effet de la colonisation de *C. taxifolia* sur la complexité biologique de l'habitat (défini comme la disponibilité en microhabitats) d'un milieu initialement complexe. Pour se faire, nous avons créé deux récifs artificiels les plus semblables possible sur une prairie de *C. taxifolia*. Un suivi de l'ichtyofaune des deux récifs a ainsi pu être réalisé sur plusieurs mois sachant qu'un récif a progressivement été colonisé par l'algue et que l'autre était régulièrement nettoyé des brins de *C. taxifolia* qui s'y fixaient. Ainsi, le seul facteur de variabilité initiale entre ces deux milieux artificiels a été la présence ou l'absence de *C. taxifolia*.

Ce protocole nous a finalement permis d'observer la capacité des différentes espèces de poissons à utiliser les substrats durs envahis par *C. taxifolia* pour la recherche de microhabitats.



## Matériel et méthodes

Nous avons immergé deux récifs artificiels à l'Est du Cap Martin sur un substrat sableux de pente douce colonisé par *C. taxifolia* (Figure IV.4.1.). Les parpaings ayant servis à la construction du récif « colonisé » étaient immergés depuis un an et servaient déjà de support à des brins de *C. taxifolia*.

Les deux récifs sont orientés Nord / Sud et se trouvent à 77 m de la côte. Cet éloignement évite l'existence d'une pression de pêche trop forte de la part des pêcheurs à la ligne sur les deux récifs. Un courant marin fréquent mais faible suit une dérive générale Nord / Sud. Les récifs sont distants de 15 m l'un de l'autre. Le récif Sud se trouve sur 11 m de fond et le récif Nord sur 10,5 m. Ils sont chacun constitués de 40 parpaings. Chaque parpaing rectangulaire (de dimensions 50 cm \* 20 cm \* 20 cm) est creusé de 6 à 8 cavités rectangulaires (de 1700, 2380 ou 3400 cm<sup>3</sup> de volume). Les parpaings ont été empilés les uns sur les autres de sorte à former des configurations les plus semblables possible sur les deux amas. La forme générale des deux récifs est un demi-ellipsoïde (Tableau IV.4.1.).



Figure IV.4.1. : Localisation des deux récifs artificiels immergés sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin

Tableau IV.4.1. : Dimensions des deux récifs « Nord » et « Sud » mis en place sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin. Les deux récifs ont été assimilés à des demi-ellipsoïdes parfaits et identiques pour les calculs de volume et de surface. \* : Pour les calculs des trois derniers paramètres, un nombre total moyen de trous a été estimé pour les deux récifs.

Paramètres du dôme	Récif Nord	Récif Sud
Nombre de parpaings	40	40
Largueur (en m)	2,5	2,3
Hauteur (en m)	0,7	0,7
Demi-circonférence à la base (en m)	4,0	3,9
Demi-circonférence au sommet (en m)	3,0	2,8
Surface de contact du récif au sol	2,97 m <sup>2</sup>	
Volume total du récif	2,276 m <sup>3</sup>	
Volume solide dans le récif*	0,700 m <sup>3</sup>	
Volume total de vide dans le récif*	1,576 m <sup>3</sup>	
Surface solide totale dans le récif*	22 m <sup>2</sup>	

Le suivi de l'ichtyofaune de ces récifs a été mené durant deux saisons successives. Le début de la deuxième saison a été marqué par le nettoyage complet des deux récifs comprenant :

- l'arrachage de tous les végétaux (*C. taxifolia*, algues photophiles ou rhizomes de *P. oceanica*),

- le brossage des algues encroûtantes,
- l'arrachage de tout animal fixé ou posé (crinoïdes, anémones et oursins),
- le désenvasement des trous de chaque parpaing,
- et l'inversion des rôles (colonisé ou témoin) de chaque récif.

#### Chronologie du suivi des deux récifs :

Installation des deux récifs : 23/08/01

Saison I : du 5/09/01 au 30/07/02 (Récif Nord colonisé et récif Sud témoin)

Nettoyage intégral des deux récifs : 30/07/02 et 1/08/02

Saison II : du 17/09/02 au 22/05/03 (Récif Nord témoin et récif Sud colonisé)

Les comptages de poissons sur les récifs ont été réalisés en plongée en scaphandre autonome, une fois par semaine lorsque l'état de la mer le permettait, entre 10 h 00 et 11 h 00. Durant un intervalle de temps de 7 minutes en moyenne, la faune ichtyologique de chaque récif a fait l'objet d'un relevé visuel comprenant l'espèce et la classe de taille de chaque poisson (les classes J : juvéniles, TP : très petits, P : petits, M : moyens, G : grands ont été définis au chapitre IV.2.). Un seul plongeur (F.L) a effectué tous les comptages au cours des deux saisons. Seules les espèces necto-benthiques, représentant par ailleurs l'essentiel des poissons des récifs, ont fait l'objet du recensement.

Afin d'observer tous les poissons, le plongeur tourne autour du récif en s'en rapprochant de plus en plus en utilisant une technique développée pour le comptage de l'ichtyofaune sur les récifs artificiels (Bortone *et al.*, 2000). Trois plans de vue ont été adoptés.

- 1/ Le comptage se fait d'abord à 2 – 3 m du récif. L'observateur note tous les poissons qu'il peut reconnaître. A cette distance, les plus grandes espèces du récif sont reconnaissables. Leur classe de taille est également facilement déterminable sans risque de biais lié à la distance. Les espèces concernées par ce premier relevé appartiennent essentiellement aux Sparidae et aux Mullidae. Ces poissons nagent à la périphérie du récif.
- 2/ Le comptage se fait ensuite à 1 m environ du récif. A cette distance, le plongeur peut déterminer toutes les espèces vivant sur les récifs. Ce sont essentiellement les Labridae, les Serranidae, les Blenniidae et Gobiidae.
- 3/ Enfin, le plongeur s'approche au maximum du récif. Il peut alors observer les poissons cryptiques et posés sur le récif (dans les trous des parpaings et à l'intérieur du récif). Ces espèces appartiennent essentiellement aux Scorpaenidae et aux Apogonidae mais également aux Labridae (grands labres).

Seuls les *Chromis chromis*, effectivement présents sur les récifs, n'ont pas été dénombrés. En effet, du fait de leur grand nombre et de leur présence très variable, cette espèce planctonophage pose le double problème de la précision des effectifs (leur abondance ne peut être estimée que grossièrement) et de la variance très importante des données.

Dans les résultats, nous avons présenté deux paramètres :

- La fréquence moyenne par comptage d'une espèce (ou d'une famille) représente la moyenne sur les saisons I ou II du nombre d'individus d'une espèce (ou d'une famille) observés lors d'un comptage rapporté au nombre total de poissons observés lors du même comptage.
- L'abondance moyenne par comptage d'une espèce.

Par ailleurs, l'état du récif a été caractérisé à chaque plongée par :

- son recouvrement en *C. taxifolia*,
- son recouvrement en algues photophiles,
- l'envasement moyen de l'ensemble des trous (4 niveaux d'envasement : 0-25 %, 26-50 %, 51-75 %, 76-100 %), déterminé visuellement,
- et une brève description des animaux fixés.

## Résultats

### *Les récifs*

Pendant la saison I, le récif Nord qui tenait le rôle du récif colonisé a effectivement été recouvert par *C. taxifolia* (Figures IV.4.2. et IV.4.6.). En revanche, le récif Sud témoin qui a bien été défriché a pu resté exempt de *C. taxifolia*.

Pendant la saison II, le récif Sud qui tenait le rôle de récif colonisé n'a pas été colonisé par *C. taxifolia* comme nous l'attendions (Figure IV.4.2.). Deux facteurs peuvent être tenus responsables de cet échec. D'une part, le nettoyage complet des récifs entre les saisons I et II a été réalisé trop tardivement dans la saison chaude (fin juillet 2002). D'autre part, le recouvrement en *C. taxifolia* sur la prairie du Cap Martin a fortement régressé, jusqu'à chuter à 20 % en juin 2002 (Figure III.2.2.). Ainsi le délai trop court (avant l'arrêt de la croissance de *C. taxifolia* en dessous de 18°C, correspondant à fin novembre 2002) et l'abondance trop faible de boutures de *C. taxifolia* sur la prairie environnante n'ont pas suffi à la colonisation du récif Sud entre le 17/09/02 et le 22/05/03. Les données obtenues pendant la saison II ont cependant été analysées et ont pu représenter un « témoin » de la saison I.

Les récifs étant immergés sur une station sableuse, les trous des parpaings se sont rapidement envasés (Figure IV.4.3.). Ce phénomène a permis d'observer l'effet de la présence de *C. taxifolia* sur la vitesse de comblement des récifs. L'envasement des microhabitats représente un effet indirect de *C. taxifolia* sur la complexité structurale de l'habitat. Pendant la saison I, le récif Nord colonisé semble s'être envasé plus rapidement que le récif témoin. Cependant l'envasement des récifs pendant la saison II montre qu'il peut exister une différence entre les deux récifs, indépendamment de la présence significative de *C. taxifolia*.

Les récifs qui ont été les plus comblés en fin d'expérience ont été les récifs Nord pendant la saison I et Sud pendant la saison II. Ceci nous permet de constater que l'influence

du courant nord – sud existant sur notre site sur l’envasement des récifs est négligeable : le récif Nord n’est pas envasé du fait de sa position en amont de ce courant.

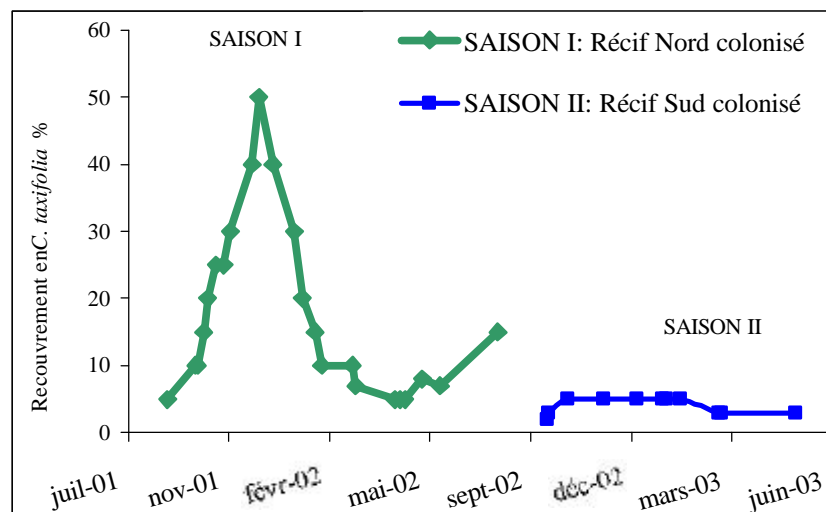


Figure IV.4.2. : Pourcentage de recouvrement en *Caulerpa taxifolia* des récifs colonisés : Nord pendant la saison I et Sud pendant la saison II. La colonisation par *C. taxifolia* a échoué pendant la saison II.

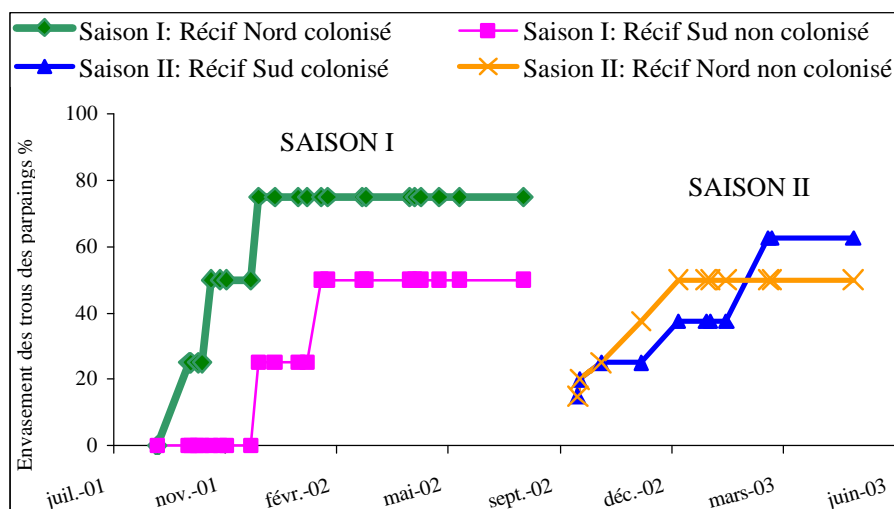


Figure IV.4.3. : Niveaux d’envasement des trous des parpaings de chaque récif pendant les saisons I et II.

La colonisation en algues photophiles autres que *C. taxifolia*, qui par ailleurs peut représenter un facteur de comblement, a été importante saisonnièrement sur les récifs (Figure IV.4.4.). Le niveau de recouvrement n’a pas été très différent entre les récifs au sein d’une même période.

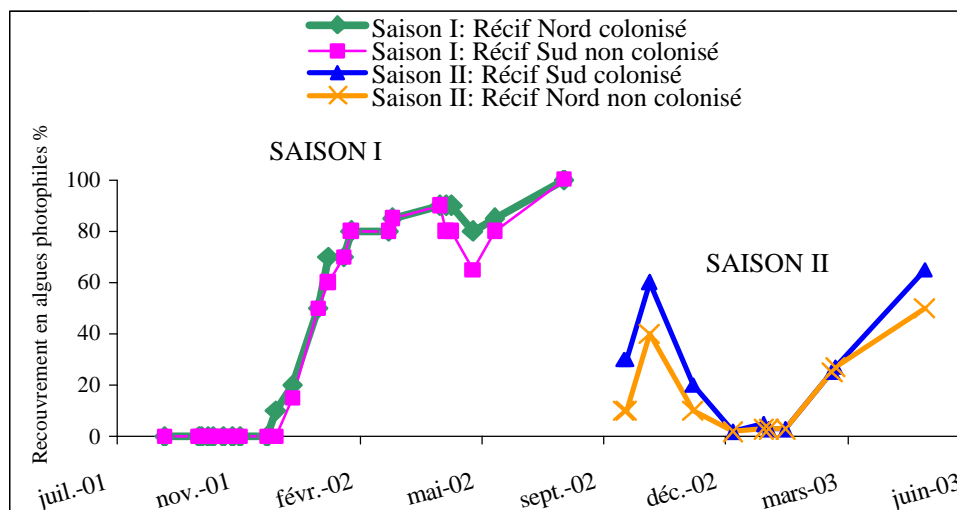


Figure IV.4.4. : Pourcentage de recouvrement en algues photophiles (autres que *Caulerpa taxifolia*) des récifs pendant les saisons I et II.

#### La faune d'invertébrés

La faune autre qu'ichtyologique n'a pas représenté un facteur important de comblement des récifs (Tableau IV.4.2.). Sur les 12 dates où cette faune invertébrée a été recensée, un maximum de 9 animaux a été relevé ponctuellement. Au total 6 groupes taxinomiques différents ont pu être observés, indifféremment sur les 2 récifs (Figure IV.4.5.).

Tableau IV.4.2. : Abondances des groupes d'invertébrés sur les deux récifs immergés au Cap Martin entre le 9/01/02 et 10/03/03. (ours. : oursin, crin. : crinoïde, spir. : spirographe, aném. : anémone, étoi. : étoile de mer, poul. : poulpe)

Saison I	Récif Sud (- <i>C. taxifolia</i> )						Récif Nord (+ <i>C. taxifolia</i> )					
	ours.	crin.	spir.	aném.	étoi.	poul.	ours.	crin.	spir.	aném.	étoi.	épon.
09/01/2002	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
08/03/2002	2	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	0
19/04/2002	0	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
16/05/2002	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
03/06/2002	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
total	3	4	2	2	2	1	4	3	0	1	1	1
Saison II	Récif Sud (+ <i>C. taxifolia</i> )						Récif Nord (- <i>C. taxifolia</i> )					
	ours.	crin.	spir.	aném.	étoi.	poul.	ours.	crin.	spir.	aném.	étoi.	épon.
13/11/2002	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
16/12/2002	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
10/01/2003	3	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
14/01/2003	1	2	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
28/01/2003	3	2	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
07/03/2003	5	4	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0
10/03/2003	3	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0
total	16	11	0	0	0	0	26	1	1	0	0	0



Figure a : *Aiptasia mutabilis*

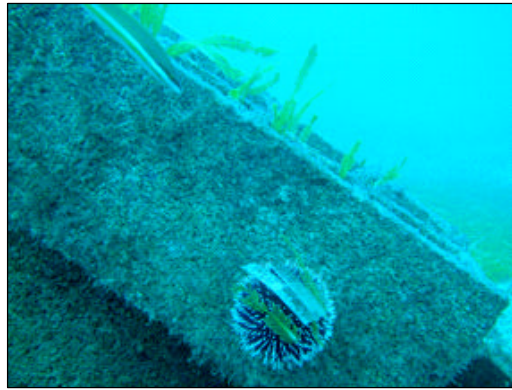


Figure b : *Sphaerechinus granularis*



Figure c : *Scorpaena scrofa*



Figure d : *Antedon* sp.

Figure IV.4.5., a à e : La faune vagile ou fixée sur les récifs artificiels immergés au Cap Martin



Figure e : *Gobius cruentatus*



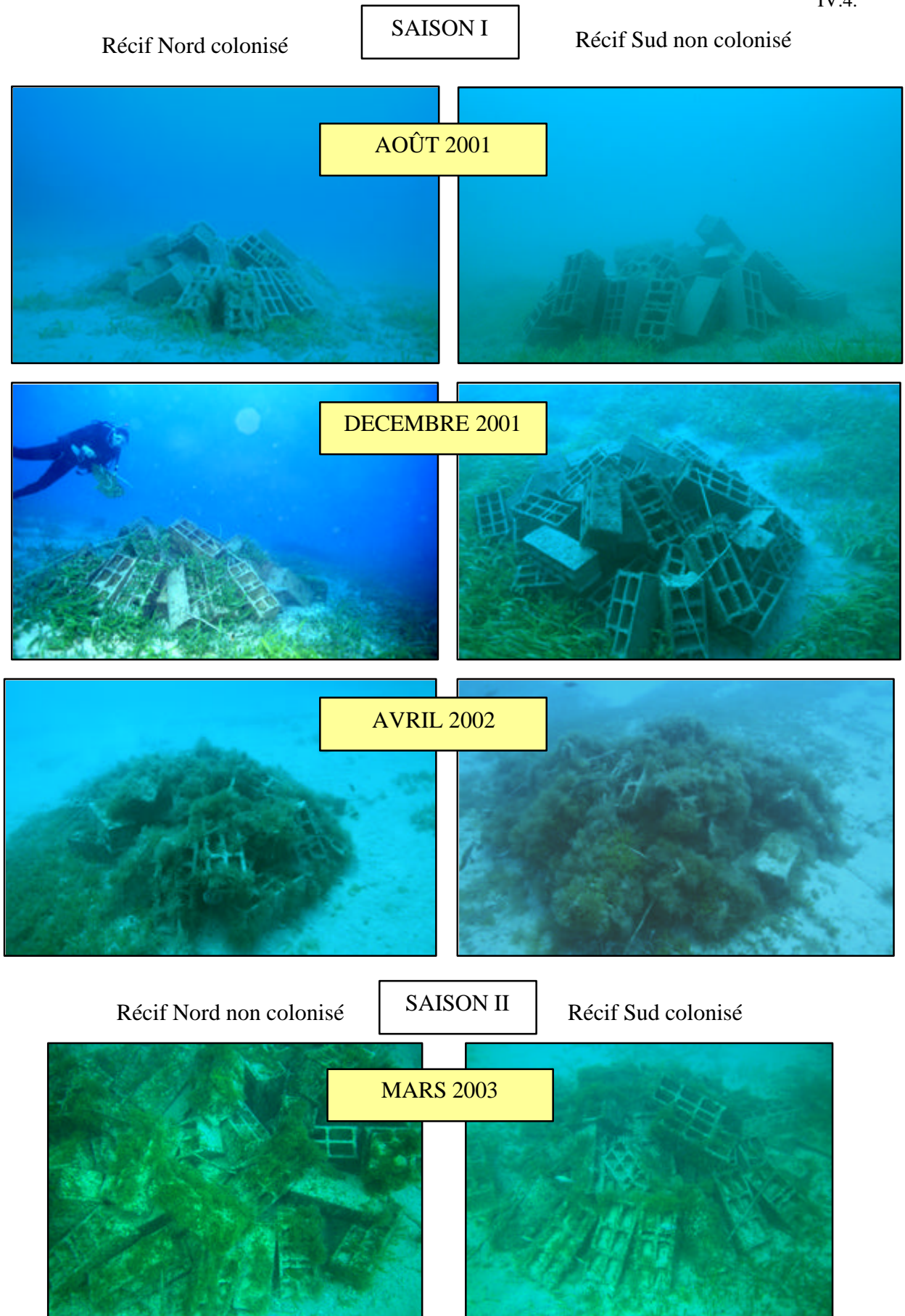


Figure IV.4.6.: Etats de colonisation végétale des deux récifs artificiels immergés sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin pendant les saisons I et II.

### *La faune ichthyologique*

Trois catégories de poissons peuvent fréquenter les récifs selon une répartition spatiale plus ou moins proche. Les espèces vivant :

- 1 : à la périphérie proche (< 1,5 m) du récif (Sparidae, Mullidae). Il s'agissait essentiellement de jeunes individus.
- 2 : très proche (< 0,5 m) du récif (Labridae, Serranidae, Blenniidae, Gobiidae)
- 3 : dans (dont les espèces cryptiques : Apogonidae) ou posée sur (Scorpaenidae) le récif.

Sur les deux saisons, 23 espèces de poissons différentes appartenant à 8 familles au total ont pu être observées sur les récifs (Tableau IV.4.3.). Dans la suite des analyses, nous avons considéré d'une part les catégories 2 et 3 qui sont les espèces plus ou moins sédentaires et d'autre part la catégorie 1 représentée par des espèces mobiles.

Les Labridae sont largement majoritaires à chaque comptage (Tableau IV.4.3.).

Les abondances des deux espèces de serrans *Serranus scriba* et *S. cabrilla* ont, dans la plupart de nos comptages, oscillé entre 0 et 1 individu car ces poissons sont territoriaux. La présence d'au moins un serran exclue en général la présence d'autres individus.

Les longueurs totales des poissons observés étaient comprises entre 2 cm (*Symphodus ocellatus* ou *Coris julis*) et 17 cm (*Labrus merula*).

Les fréquences moyennes de certaines espèces sont significativement différentes entre les deux récifs au sein d'une même période (Tableau IV.4.3. ; test U ;  $p < 0,05$ ). *Coris julis* et *Apogon imberbis* sont plus fréquents sur le récif Sud témoin que sur le récif Nord colonisé pendant la saison I. A l'inverse, *Diplodus vulgaris* est plus fréquent à proximité du récif Nord colonisé. Durant la saison II, *Symphodus ocellatus* et *Diplodus annularis* sont plus fréquents sur le récif Sud colonisé mais on ne retrouve pas les résultats obtenus durant la saison I pour *C. julis*, *A. imberbis* et *D. vulgaris*.

Globalement, les abondances moyennes totales de poissons par comptage ne sont pas significativement différentes entre les récifs pendant les saisons I et II (Tableau IV.4.4.). En revanche, ces abondances diffèrent pour 7 espèces.

Durant la saison I, les abondances de *C. julis*, *Symphodus tinca*, *Serranus cabrilla* et *A. imberbis* ont été plus faibles et celle de *D. vulgaris* plus élevée sur le récif Nord colonisé par rapport au récif Sud témoin. Ce sont essentiellement de « très petits » et « petits » *D. vulgaris* qui ont été observés à proximité du récif Nord colonisé. Les différences d'abondance de *C. julis* sont essentiellement attribuables aux individus « Petits », très abondants sur le récif Sud témoin.

Durant la saison II, les abondances de *S. ocellatus* et *D. annularis* ont été plus élevées et celles de *C. julis* plus faibles sur le récif Sud que sur le récif Nord. Les différences d'abondance de *S. ocellatus* sont essentiellement attribuables à un individu « grand » qui a établi son territoire sur le récif Sud.



Tableau IV.4.3. : Fréquences moyennes par comptage (en %) des espèces de poissons présentes sur les récifs, par catégories spatiales et par famille, pendant les saisons I et II. Cat. : catégorie spatiale par rapport au récif, RN : récif nord, RS : récif sud, moy : moyenne, e.s. : erreur standard, p : niveau de significativité. Les comparaisons statistiques des fréquences moyennes ont été réalisées à l'aide du test U de Mann-Whitney.

		Saison I (n = 23)					Saison II (n = 11)				
		RS témoin		RN colonisé		Test U p	RS colonisé		RN témoin		Test U p
		moy	e.s.	moy	e.s.		moy	e.s.	moy	e.s.	
Cat. 1 : en périphérie du récif	<i>D. annularis</i>	0		0		-	3,2	0,9	0,3	0,3	<b>0,028</b>
	<i>D. sargus</i>	0,2	0,2	2,2	1,2	0,297	5,4	2,1	8,5	1,4	0,082
	<i>D. vulgaris</i>	5,1	2,2	14,6	2,3	<b>0,001</b>	4,5	1,7	4	1,5	0,818
	<i>M. surmuletus</i>	0,9	0,6	1,6	0,6	0,475	2,8	1,1	1,2	0,7	0,358
	<i>S. cantharus</i>	0,7	0,5	0,3	0,3	0,801	1,2	0,7	2,8	1,7	0,818
	<i>S. salpa</i>	0,3	0,3	1,2	0,8	0,784	0		0		-
Cat. 2 : très proches du récif	<i>C. julis</i>	46,4	3,3	31,5	3,1	<b>0,002</b>	37,8	1,7	48,7	4,3	0,082
	<i>L. viridis</i>	0,2	0,2	1,2	0,7	0,59	0		0		-
	<i>S. cabrilla</i>	5,5	1,4	2,3	0,9	0,059	3,1	0,5	2,7	0,6	0,470
	<i>S. cinereus</i>	6,1	0,9	9	1,7	0,253	1,4	0,6	3,6	1,4	0,325
	<i>S. doderleini</i>	0		0		-	1,8	0,9	0	0	0,149
	<i>S. mediterraneus</i>	1,1	0,5	0,8	0,5	0,801	0,3	0,3	0,8	0,8	0,974
	<i>S. melanocercus</i>	0,1	0,1	0,2	0,2	0,991	0	0	0,3	0,3	0,718
	<i>S. ocellatus</i>	5,8	1,4	10,4	2,4	0,249	9	2,6	2,8	1,1	<b>0,013</b>
	<i>S. rostratus</i>	3	0,7	5,1	1,5	0,524	1,9	0,9	3,7	0,9	0,212
	<i>S. scriba</i>	3,9	1	5,1	1,1	0,517	3,3	0,7	1,4	0,8	0,061
	<i>S. tinca</i>	7,6	1,2	6,9	2,1	0,258	2,5	1,2	2	0,8	0,974
Cat. 3 : dans ou sur le récif	<i>A. imberbis</i>	5	1,2	0,8	0,5	<b>0,004</b>	13	3,9	7,9	1,5	0,768
	Gobbies, Blennies	5,2	1,1	5,1	1,6	0,524	6	1,5	4,9	1	0,922
	<i>L. merula</i>	0,4	0,3	0,8	0,4	0,956	0	0	0,8	0,4	0,279
	<i>Scorpaena</i> spp.	2,5	0,7	0,9	0,5	0,166	2,9	0,9	3,6	0,9	0,646
Familles	Labridae	70,7		66			54,7		62,6		
	Mullidae	0,9		1,6			2,8		1,2		
	Serranidae	9,4		7,4			6,5		4,1		
	Sparidae	6,3		18,3			14,2		15,7		

Tableau IV.4.4. : Abondances moyennes par comptage (en nombre d'individus) des espèces de poissons présentes sur les récifs par catégories spatiales, pendant les saisons I et II. Cat. : catégorie spatiale par rapport au récif, RN : récif nord, RS : récif sud, moy : moyenne, e.s. : erreur standard, p : niveau de significativité. Les comparaisons statistiques des fréquences sont réalisées à l'aide du test de Mann-Whitney (test U).

		Saison I (n = 23)					Saison II (n = 11)				
		RS témoin		RN colonisé		Test U p	RS colonisé		RN témoin		Test U p
		moy	e.s.	moy	e.s.		moy	e.s.	moy	e.s.	
Cat. 1 : en périphérie du récif	<i>D. annularis</i>	0		0		-	0,818	0,226	0,091	0,091	<b>0,026</b>
	<i>D. sargus</i>	0,043	0,043	0,435	0,216	0,302	1,364	0,491	2,364	0,453	0,094
	<i>D. vulgaris</i>	1,478	0,909	2,522	0,653	<b>0,006</b>	1,182	0,444	1,091	0,368	0,974
	<i>M. surmuletus</i>	0,174	0,102	0,261	0,094	0,489	0,727	0,273	0,364	0,203	0,393
	<i>S. cantharus</i>	0,13	0,095	0,087	0,087	0,809	0,273	0,141	0,818	0,553	0,844
	<i>S. salpa</i>	0,043	0,043	0,087	0,06	0,801	0		0		-
Cat. 2 : proches du récif	<i>C. julis</i>	8,652	0,923	4,957	0,721	<b>0,002</b>	9,545	0,928	13,545	1,404	<b>0,026</b>
	<i>L. viridis</i>	0,043	0,043	0,13	0,072	0,613	0		0		-
	<i>S. cabrilla</i>	0,87	0,192	0,304	0,098	<b>0,024</b>	0,818	0,122	0,818	0,182	0,948
	<i>S. cinereus</i>	1,13	0,181	1,13	0,229	0,733	0,364	0,152	0,909	0,343	0,325
	<i>S. doderleini</i>	0		0		-	0,455	0,207	0	0	0,149
	<i>S. mediterraneus</i>	0,174	0,081	0,13	0,072	0,801	0,091	0,091	0,182	0,182	0,974
	<i>S. melanocercus</i>	0,043	0,043	0,043	0,043	1	0	0	0,091	0,091	0,718
	<i>S. ocellatus</i>	0,957	0,231	1,696	0,485	0,435	2,818	1,34	0,727	0,273	<b>0,028</b>
	<i>S. rostratus</i>	0,565	0,106	0,652	0,149	0,86	0,455	0,207	1	0,234	0,115
	<i>S. scriba</i>	0,696	0,171	0,652	0,135	0,974	0,727	0,141	0,364	0,203	0,123
<i>S. tinca</i>	1,478	0,266	0,913	0,326	<b>0,038</b>	0,545	0,247	0,545	0,207	0,87	
Cat. 3 : dans ou sur le récif	<i>A. imberbis</i>	0,87	0,192	0,174	0,12	<b>0,004</b>	3,273	0,935	2,364	0,56	0,694
	Gobbies, Blennies	0,957	0,194	0,696	0,213	0,263	1,364	0,338	1,455	0,34	0,793
	<i>L. merula</i>	0,13	0,072	0,13	0,072	1	0	0	0,273	0,141	0,279
	<i>Scorpaena</i> spp.	0,391	0,104	0,174	0,081	0,207	0,727	0,237	1,091	0,285	0,393
Toutes espèces		18,826	1,718	15,174	1,456	0,097	25,545	2,671	28,091	1,781	0,264

La comparaison statistique de l'abondance et de la richesse spécifique moyennes entre les deux récifs pendant la saison I permet de délimiter trois périodes temporelles : [août 2001 - décembre 2001[, [décembre 2001 - avril 2002[ et [avril 2002 - juillet 2002]. Pendant les périodes initiale et finale, il n'existe aucune différence statistique dans les deux paramètres entre les deux récifs. En revanche durant la période intermédiaire qui apparaît être la plus critique, des différences statistiques apparaissent dans l'abondance et de la richesse spécifique moyennes entre les deux récifs (Figures IV.4.7. et IV.4.8. ; Tableau IV.4.5.).

Durant la saison II, les différences n'ont pas été aussi marquées, probablement du fait de l'échec de la colonisation du récif Sud par *C. taxifolia*.

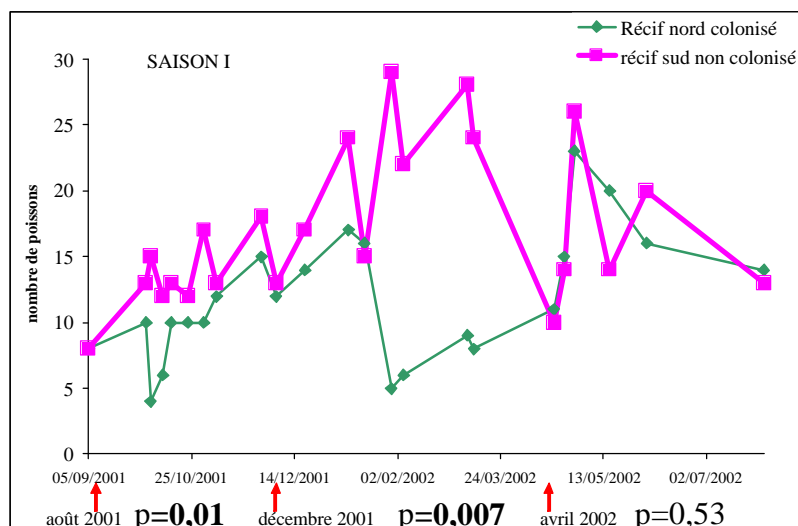


Figure IV.4.7. : Abondance totale par comptage des poissons vivant proches (catégorie 2), sur ou dans (catégorie 3) les récifs Nord colonisé et Sud témoin pendant la saison I. Les abondances moyennes sur trois périodes ([août 2001 / décembre 2001], [décembre 2001 / avril 2002], [avril 2002 / juillet 2002]) ont été comparées à l'aide d'un test U. p : niveau de significativité.

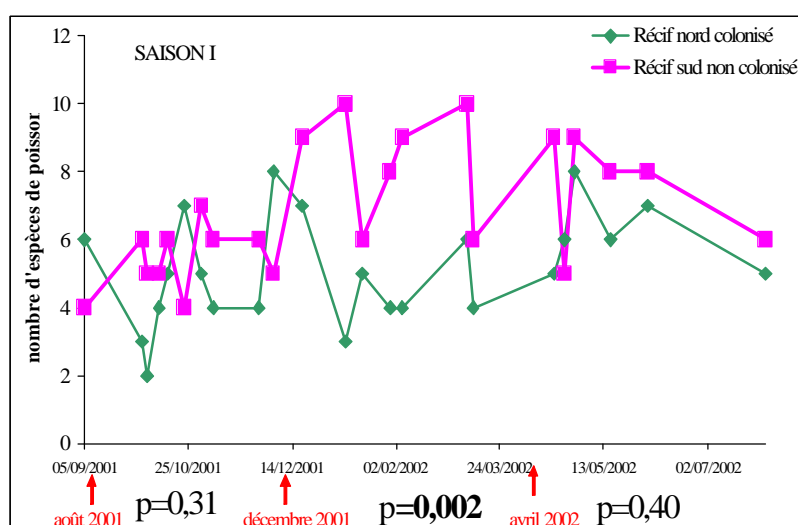


Figure IV.4.8. : Richesse spécifique par comptage des poissons vivant proches (catégorie 2), sur ou dans (catégorie 3) les récifs Nord colonisé et Sud témoin pendant la saison I. Les abondances moyennes sur trois périodes ([août 2001 / décembre 2001], [décembre 2001 / avril 2002], [avril 2002 / juillet 2002]) ont été comparées à l'aide d'un test U. p : niveau de significativité.

Nous avons calculé l'abondance totale et la richesse spécifique moyennes de la faune ichtyologique au sein de ces trois périodes de temps sur chaque récif (Tableau IV.4.5.). Les calculs ont également été réalisés pour la saison II à titre de comparaison.

Durant la saison I, entre décembre et avril, l'abondance et la richesse spécifique des poissons vivant sur ou dans le récif (catégories 2 et 3) sont statistiquement plus élevées sur le récif Sud témoin que sur le récif Nord colonisé.

Durant la saison II, entre août et décembre, la richesse spécifique des poissons vivant sur ou dans le récif (catégories 2 et 3) sont statistiquement plus élevées sur le récif Sud colonisé que sur le récif Nord témoin.

L'abondance totale et la richesse spécifique des poissons vivant en périphérie des récifs (catégorie 1) n'ont jamais été significativement différentes entre les deux récifs pour les saisons I et II ( $p > 0,08$  ; Tableau IV.4.5.).

Tableau IV.4.5. : Abondances et richesses spécifiques moyennes des poissons présents sur les deux récifs pendant les saisons I et II. Les moyennes sont calculées au sein de trois périodes : automne, hiver et printemps délimitées comme suit respectivement : [août / décembre [, [décembre / avril [, [avril / juillet]. Cat. : catégorie spatiale par rapport au récif R: récif, N: Nord, S: Sud, e.i. : échantillonnage insuffisant, p: niveau de significativité. Les comparaisons statistiques des fréquences ont été réalisées à l'aide du test de Mann-Whitney (test U).

		Saison I					Saison II					
		Périodes	RS témoin		RN colonisé		Test U P	RS colonisé		RN témoin		Test U P
			moy	e.s.	moy	e.s.		moy	e.s.	moy	e.s.	
Abondances des espèces	Cat. 2 et 3 : sur ou dans le récif	automne	13,40	0,88	9,70	0,99	<b>0,010*</b>	25,50	5,61	22,00	0,82	0,773
		hiver	21,13	2,33	10,75	1,60	<b>0,007</b>	19,50	1,78	24,50	3,03	0,262
		printemps	17,40	2,48	17,60	1,69	0,531	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.
	Cat. 1 : en périphérie du récif	automne	1,40	3,36	3,90	1,29	0,089	4,00	1,08	6,25	1,44	0,194
		hiver	3,63	2,65	2,88	1,51	0,600	5,17	1,20	4,17	0,48	0,471
		printemps	0,00	0,00	3,20	1,46	0,117	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.
Richesse spécifique des espèces	Cat. 2 et 3 : sur ou dans le récif	automne	5,40	0,31	4,80	0,57	0,307	6,50	0,29	8,25	0,48	<b>0,043</b>
		hiver	8,38	0,57	4,75	0,45	<b>0,002</b>	7,83	0,48	6,50	0,85	0,173
		printemps	7,20	0,73	6,40	0,51	0,403	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.
	Cat. 1 : en périphérie du récif	automne	1,0,	0,40	1,70	0,34	0,162	2,50	0,87	3,00	0,41	0,387
		hiver	0,75	0,25	1,13	0,23	0,318	2,83	0,40	1,83	0,31	0,078
		printemps	0,00	0,00	1,40	0,60	0,117	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.	e.i.

\* Si l'on recalcule l'abondance moyenne en automne de la saison I en retirant les données du 5 et du 10/10/01 (3<sup>ème</sup> et 4<sup>e</sup> points des séries de données sur les Figures IV.4.7. et IV.4.8.), il n'existe plus de différence statistique entre les deux récifs ( $p \geq 0,05$ ). Ces points se démarquent des autres et pourraient être dus à une variabilité ponctuelle très importante sur le récif nord colonisé (*a priori* inexplicable).

Nous avons effectué parallèlement au suivi des récifs, des comptages sur la prairie de *C. taxifolia* environnante. Nous pouvons constater que les densités des 4 espèces les plus fréquentes sur les récifs n'ont pas suivi une tendance à l'augmentation en hiver (Figure IV.4.9.).

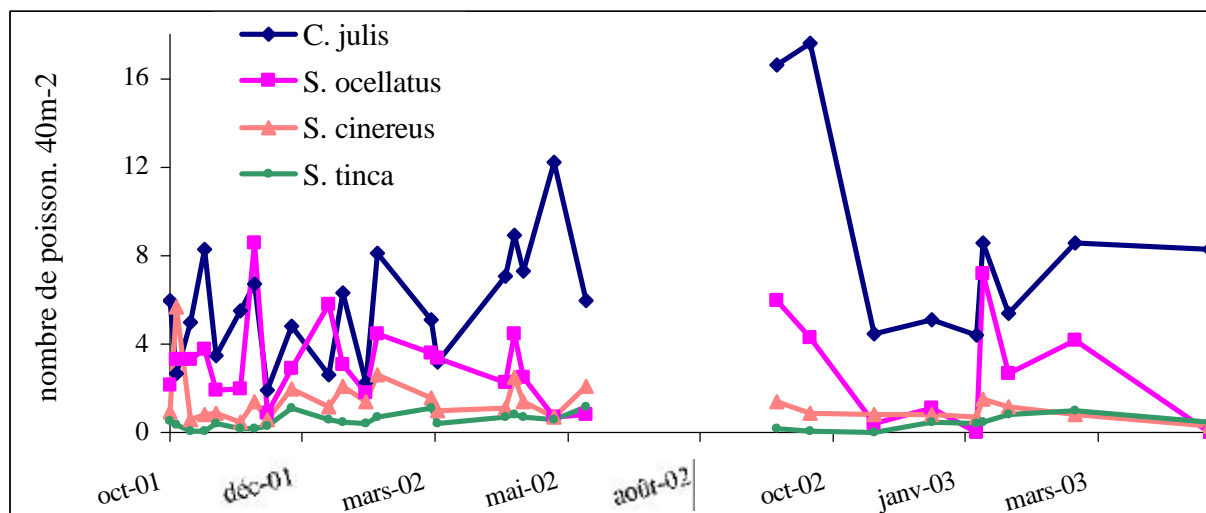


Figure IV.4.9. : Densités au sein de la prairie de *Caulerpa taxifolia* environnante des 4 espèces de poissons les plus fréquentes sur les récifs artificiels immergés au Cap Martin pendant les saisons I et II.

### Discussion

L'abondance d'une faune d'invertébrés sur les deux récifs est restée très faible pendant les deux saisons I et II. Les Echinodermes (Crinoidea, Echinoidea et Asteroidea), les Anthozoaires, les Polychètes Sabellidae et les Céphalopodes qui ont été observés n'ont donc pas représenté un facteur de « comblement » des récifs compte tenu de leurs abondances. Les algues photophiles se sont développées simultanément sur les deux récifs à partir du mois de décembre, parallèlement à la régression de *C. taxifolia*. Ainsi, la présence de *C. taxifolia* sur le récif Nord colonisé pendant la saison I n'a pas représenté une gêne au développement des autres algues. Finalement, le seul facteur de variation entre les deux récifs pendant la saison I susceptible d'influencer la complexité a été la présence ou l'absence de *C. taxifolia*. Pendant la saison II, la colonisation du récif Sud par *C. taxifolia* ayant échoué, le couple de récifs a pu être considéré comme témoin de la saison I.

A leur installation, les récifs étaient dans un état d'envasement identique compris entre 0 et 25 %. La vitesse d'envasement du récif Nord pendant la saison I a été supérieure à celle du récif Sud, très probablement en raison de la présence de *C. taxifolia*. En effet, du fait de sa morphologie (ramification des frondes en pinnules) et de la densité des frondes, *C. taxifolia* possède une influence significative sur le phénomène de sédimentation (Finzer et Poizat, 1996). La présence de *C. taxifolia* sur le récif Nord dit colonisé (jusqu'à 50 % de recouvrement en décembre 2001) a donc favorisé l'envasement de ce récif, en particulier en saison froide où l'hydrodynamisme favorise la mise en suspension de particules fines constituant le substrat environnant les récifs. Le récif Sud témoin s'est également envasé mais plus lentement et à un moindre niveau. Durant la saison II, les récifs se sont également envasés, arrivant en mai 2003 à un état d'envasement comparable (à 10 % près). *Caulerpa*

*taxifolia* contribue donc de façon indirecte (*via* l'envasement) au comblement des microhabitats.

Les récifs artificiels créent comme toute autre structure immergée une discontinuité physique sur le fond et dans la masse d'eau et concentrent la faune et la flore. Diverses hypothèses expliquent ce phénomène : le thygmatisme (attirance et agrégation autour d'objets stationnaires), le réotaxisme (attraction par des vibrations et remous autour du récif), l'attraction trophique et l'attraction des abris (Barnabe et Barnabe-Quet, 1997).

Le thygmatisme concerne les espèces de pleine eau (comme les sérioles *Seriola dumerili* ou les bonitous *Auxis rochei* ; Charbonnel, 1990) et ne peut donc expliquer nos résultats puisque nous n'avons recensé aucune espèce de pleine eau sur nos récifs. Le réotaxisme, la disponibilité en abri et en nourriture sont donc trois facteurs pouvant influencer le peuplement ichthyologique.

Durant la saison I, les abondances de *C. julis*, *S. tinca*, *S. cabrilla* et *A. imberbis* ont été plus faibles sur le récif Nord colonisé. Ces poissons necto-benthiques à forte ou à très forte sédentarité (Harmelin, 1987) nécessitent la présence de microhabitats. Or, l'envasement accru des trous et la colonisation du récif Nord par *C. taxifolia* ont diminué le volume vide disponible dans chaque parpaing, altérant ainsi la qualité des microhabitats. La faune ichthyologique constituée des espèces vivant proches de, dans ou sur les récifs a été significativement plus riche et plus abondante de décembre 2001 à avril 2002 (saison I) sur le récif Sud témoin que sur le récif Nord colonisé. L'augmentation de la richesse spécifique et de l'abondance des poissons pendant cette période montre que le récif Sud témoin, contrairement au Récif Nord colonisé, a pu jouer le rôle de milieu refuge pour un certain nombre d'espèces. A partir d'avril 2002, les différences existant au niveau la faune ichthyologique des deux récifs ont disparu. L'impact négatif de *C. taxifolia* sur la complexité structurale de l'habitat a donc été saisonnier. *Caulerpa taxifolia* semble donc diminuer la capacité d'accueil des milieux rocheux en détériorant le nombre et la qualité des microhabitats.

Pendant la saison II, certaines espèces de Labridae ont montré des différences d'abondances sur les deux récifs. Concernant *S. ocellatus*, cette différence est essentiellement attribuable à la présence permanente d'un adulte ayant établi son territoire sur le récif Sud. Les individus *C. julis* ont été plus abondants sur le récif Nord. Des facteurs aléatoires peuvent être tenus responsables de cette répartition inégale. Les serrans écritures *Serranus scriba*, eux, ont été plus abondants sur le récif Sud que sur le récif Nord. La présence plus fréquente de ces prédateurs a peut être limitée la présence des *C. julis* sur ce récif Sud.

Les récifs ont un effet attractif sur les espèces mobiles telles que les Sparidae et les Mullidae. Les sars *Diplodus* spp. observés en périphérie de nos récifs étaient essentiellement des individus de petite taille. Les Sparidae peuvent se cacher dans des cavités rocheuses. Nous n'avons jamais observé de sars le faire sur nos récifs, probablement parce que les poissons étaient en phase active au moment de l'échantillonnage (entre 10 h 00 et 11 h 00).

Par ailleurs, la présence de ces reliefs durs peut représenter un repère physique attractif au milieu de la prairie monotone de sable. Cet effet « écotone » ainsi que le réotaxisme lié aux récifs pourraient également jouer pour ces espèces mobiles.

L'influence de la présence ou de l'absence de *C. taxifolia* sur les récifs a été négligeable sur les poissons de la catégorie 1. Cependant les abondances moyennes par comptage de *D. vulgaris* pendant la saison I et de *D. annularis* pendant la saison II ont été différentes sur les deux récifs. Les sars à tête noire *D. vulgaris* ont été plus abondants en périphérie du récif Nord colonisé. La présence de *C. taxifolia* pendant la saison I a peut être été attractive pour ces poissons qui fréquentent les zones rocheuses plutôt couvertes d'algues. En revanche, la répartition différentielle des *D. annularis* est sans doute attribuable à des facteurs aléatoires puisque les deux récifs n'ont pas présenté de grandes variations (en particulier de couvert végétal) pendant la saison II.

Comme nous l'avons dit en introduction de ce chapitre, les densités en proies augmentent généralement avec l'augmentation de la densité des macrophytes (ex.: Cyr et Downing, 1988 ; Jeffries, 1993 ; Paterson, 1993). Dans notre cas et compte tenu de l'effet négatif de la présence de *C. taxifolia* sur certaines espèces, nous pouvons donc penser que l'effet de *C. taxifolia* sur les proies des poissons a été :

- soit négatif,
- soit positif mais négligeable face à l'effet négatif de *C. taxifolia* sur la disponibilité en microhabitats.

C'est finalement l'influence de *C. taxifolia* sur la disponibilité en abris qui influence le plus la répartition de l'ichtyofaune. En l'occurrence, l'algue détériore les microhabitats directement en comblant les espaces vides et indirectement en accélérant le processus d'envasement. *Caulerpa taxifolia* possède donc un impact négatif sur la complexité structurale de l'habitat pour les poissons.

L'incapacité des poissons, et en particulier des jeunes, à trouver des microhabitats convenables sur les milieux envahis par *C. taxifolia* (essentiellement vers la fin de l'automne, lorsque les biomasses de l'algue sont maximales ; Thibaut, 2001) pourrait donc effectivement augmenter leur risque de prédation (chapitre IV.3.) et mener aux mortalités observées en décembre (chapitre IV.2.).

Il serait intéressant de réitérer cette expérimentation mais avec d'autres types de récifs de taille plus importante et constitués par des modules variés. Ces récifs pourraient offrir une diversité de microhabitats adaptés à toutes les espèces de poissons côtiers et en particulier aux espèces de plus grandes tailles.

Harmelin (1996) a évoqué la mise en place de récifs artificiels comme moyens de gestion de la faune ichthyologique dans les zones colonisées par *C. taxifolia*. Nos résultats appuient effectivement l'efficacité de ce moyen de gestion tout en démontrant la nécessité de préserver ces structures de la colonisation par *C. taxifolia*.

## IV.5. Activités trophiques

Le suivi du devenir de jeunes poissons *Coris julis*, *Symphodus ocellatus* et *Diplodus annularis* après leur recrutement sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (chapitre IV.2.) nous a amené à formuler l'hypothèse de l'existence d'un problème lié à la nutrition.

Un double problème pourrait se poser aux poissons lors de leur recherche de nourriture sur les milieux envahis par l'algue :

1- Plusieurs auteurs (Bellan-Santini *et al.*, 1996, ; Poizat et Boudouresque, 1996 ; Stadelmann, 2000 ; Veillard, 2000) ont mis en évidence une limitation de la ressource trophique benthique sur les prairies de *C. taxifolia* : plusieurs groupes accusent une importante diminution en nombre d'espèces et d'individus (chapitre II.3.3.). Ces modifications de la méiofaune benthique auraient t'elles une incidence sur le régime alimentaire des poissons ?

2- Par ailleurs, un problème d'accessibilité à la ressource trophique pourrait également se poser à plusieurs espèces de poissons.

Comme nous avons pu le constater aux chapitres IV.3. et IV.4., la structure de *C. taxifolia* influence la capacité des poissons à accéder aux microhabitats. Ce problème se pose essentiellement lorsque la prairie de *C. taxifolia* présente des densités (jusqu'à 13000 frondes primaires. m<sup>-2</sup> ; Thibaut, 2001) et longueur de frondes (jusqu'à 80 cm; Meinesz et Hesse, 1991) maximales, risquant de gêner les poissons dans leurs mouvements (de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver). L'algue représente t'elle la même gêne pour les poissons lors de leur recherche de proies benthiques ?

Afin de répondre à ces questions, nous nous sommes intéressés à la nutrition de *S. ocellatus* et *Mullus surmuletus*. Ces deux espèces ont pu montrer une diminution progressive de leurs effectifs corrélativement à la colonisation par *C. taxifolia* (chapitre IV.1.). Leur mode de nutrition rend ces deux espèces fortement dépendantes de l'abondance et de l'accessibilité de la faune benthique (chapitre III.1.).

Nous avons étudié dans un premier temps le régime alimentaire de *S. ocellatus in situ* sur une prairie de *C. taxifolia* et sur un milieu référence (herbier de *Posidonia oceanica*), puis, dans un deuxième temps, testé expérimentalement l'accessibilité aux proies benthiques en fonctions du substrat.

La même accessibilité au substrat a également été étudiée par un protocole *in situ* chez *M. surmuletus*.



## IV.5. Activités trophiques

Le suivi du devenir de jeunes poissons *Coris julis*, *Symphodus ocellatus* et *Diplodus annularis* après leur recrutement sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (chapitre IV.2.) nous a amené à formuler l'hypothèse de l'existence d'un problème lié à la nutrition.

Un double problème pourrait se poser aux poissons lors de leur recherche de nourriture sur les milieux envahis par l'algue :

1- Plusieurs auteurs (Bellan-Santini *et al.*, 1996, ; Poizat et Boudouresque, 1996 ; Stadelmann, 2000 ; Veillard, 2000) ont mis en évidence une limitation de la ressource trophique benthique sur les prairies de *C. taxifolia* : plusieurs groupes accusent une importante diminution en nombre d'espèces et d'individus (chapitre II.3.3.). Ces modifications de la méiofaune benthique auraient t'elles une incidence sur le régime alimentaire des poissons ?

2- Par ailleurs, un problème d'accessibilité à la ressource trophique pourrait également se poser à plusieurs espèces de poissons.

Comme nous avons pu le constater aux chapitres IV.3. et IV.4., la structure de *C. taxifolia* influence la capacité des poissons à accéder aux microhabitats. Ce problème se pose essentiellement lorsque la prairie de *C. taxifolia* présente des densités (jusqu'à 13000 frondes primaires. m<sup>-2</sup> ; Thibaut, 2001) et longueur de frondes (jusqu'à 80 cm; Meinesz et Hesse, 1991) maximales, risquant de gêner les poissons dans leurs mouvements (de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver). L'algue représente t'elle la même gêne pour les poissons lors de leur recherche de proies benthiques ?

Afin de répondre à ces questions, nous nous sommes intéressés à la nutrition de *S. ocellatus* et *Mullus surmuletus*. Ces deux espèces ont pu montrer une diminution progressive de leurs effectifs corrélativement à la colonisation par *C. taxifolia* (chapitre IV.1.). Leur mode de nutrition rend ces deux espèces fortement dépendantes de l'abondance et de l'accessibilité de la faune benthique (chapitre III.1.).

Nous avons étudié dans un premier temps le régime alimentaire de *S. ocellatus in situ* sur une prairie de *C. taxifolia* et sur un milieu référence (herbier de *Posidonia oceanica*), puis, dans un deuxième temps, testé expérimentalement l'accessibilité aux proies benthiques en fonctions du substrat.

La même accessibilité au substrat a également été étudiée par un protocole *in situ* chez *M. surmuletus*.

## IV.5.1. Activités trophiques chez *Symphodus ocellatus*<sup>1</sup>

### IV.5.1.1. Régime alimentaire *in situ*

#### Introduction

Le régime alimentaire de *Symphodus ocellatus* a été décrit par plusieurs auteurs (Bell et Harmelin-Vivien, 1983 ; Lejeune, 1984). Les poissons recherchent leurs proies à vue sur le substrat. Ils ingèrent alors des bouchées de sédiment, puis en recrachent la partie minérale. Le zooplancton - essentiellement des copépodes - peut constituer une partie du bol alimentaire. Ce contenu alimentaire dépend de nombreux facteurs dont les principaux sont la disponibilité de la ressource alimentaire, son accessibilité, l'heure de la journée, l'âge et l'état physiologique du poisson.

Nous avons voulu savoir si *S. ocellatus* modifiait son régime alimentaire sur les prairies de *C. taxifolia*. Pour se faire, nous avons réalisé la comparaison de contenus digestifs de crénilabres ocellés capturés sur une prairie de *C. taxifolia* et sur un herbier de *P. oceanica* témoin.

#### Matériel et méthodes

Des crénilabres ocellés de toutes tailles ont été échantillonnés sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin et sur l'herbier de posidonies du Lido (Figures III.2.1. et III.2.3.). Les poissons ont été capturés au hasard à l'aide d'épuisettes manipulées par des plongeurs en scaphandre autonome, entre 5 et 10 m de profondeur, au cours de deux échantillonnages réalisés en janvier et mai 2000. Quelle que soit la station, les poissons ont été capturés durant une plage horaire identique (entre 10 h 00 et 11 h 00 en saison froide et entre 9 h 00 et 10 h 00 en saison chaude afin de capturer les poissons après un délai identique d'ensoleillement), dans des conditions de turbidité et d'hydrologie (courants, houle) similaires, et le plus simultanément possible sur les deux milieux. Dès la sortie de l'eau, les poissons ont immédiatement été plongés dans du formol (5%) afin de stopper le plus rapidement possible la décomposition du bol alimentaire.

Au laboratoire, nous avons procédé à la dissection puis à l'isolement du tube digestif, de l'œsophage jusqu'à l'anus. L'estomac n'étant pas différencié chez les crénilabres ocellés (Quignard, 1966), nous avons procédé à l'analyse de la totalité du tube digestif. Seuls les crustacés et les gastéropodes ont été déterminés du fait de leur très bonne conservation et de leur contribution presque exclusive au bol alimentaire.

Une méthode d'analyse numérique a été utilisée pour caractériser le régime alimentaire. Une estimation pondérale des proies était impossible du fait de leur très petite taille et des moyens techniques dont nous disposions. Le principe de l'analyse numérique est le suivant (Hyslop, 1980) : le type de proie de plus petite taille (ou de plus petit volume) est

<sup>1</sup> Les résultats préliminaires de cette étude ont fait l'objet d'une publication (Levi et Francour, 2001).

pris comme référence et représente un score de 1 (unité arbitraire). Pour les autres types de proies, les scores sont estimés d'après le rapport de leur taille sur la taille de la proie référence. Ainsi la fréquence numérique de chaque groupe de proies peut être évaluée sans biais lié à la différence de taille. La totalité des proies de chaque tube digestif a été déterminée. Pour chaque échantillonnage, 11 à 14 répliqués de bols alimentaires ont été analysés, soit 49 tubes digestifs au total (Tableau IV.5.1.).

Tableau IV.5.1. : Tailles (en mm) des *Symphodus ocellatus* disséqués pour l'étude des contenus digestifs en janvier et mai 2000 sur l'herbier de *Posidonia oceanica* (HP) du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* (CT) du Cap Martin. Les longueurs totales minimum, maximum et moyenne sont indiquées pour chaque échantillon de poissons.

	janvier				mai			
	n	min	max	moy	n	min	max	moy
HP	11	2,5	8,4	5,5	12	4,2	8,2	6,1
CT	14	3,1	7,7	4,4	12	4,7	8,8	6,2

La corrélation entre le nombre de proies ingérées et la taille des poissons étant nulle (Test du coefficient de rang de Spearman :  $p > 0,2$ ), les comparaisons statistiques des nombres moyens de proies ingérées ont été réalisées à l'aide du test non paramétrique de Mann – Whitney (test U) (Zar, 1999).

## Résultats

Sur les deux milieux, le nombre de proies ingérées par les *S. ocellatus* augmente significativement entre janvier et mai (Test U;  $p \leq 0,009$ ). En janvier, ce nombre est plus élevé sur l'herbier de posidonies que sur la prairie de *C. taxifolia* ( $p = 0,02$ ). En mai, les poissons consomment autant de proies sur les deux stations ( $p = 0,74$  ; Figure IV.5.1.).

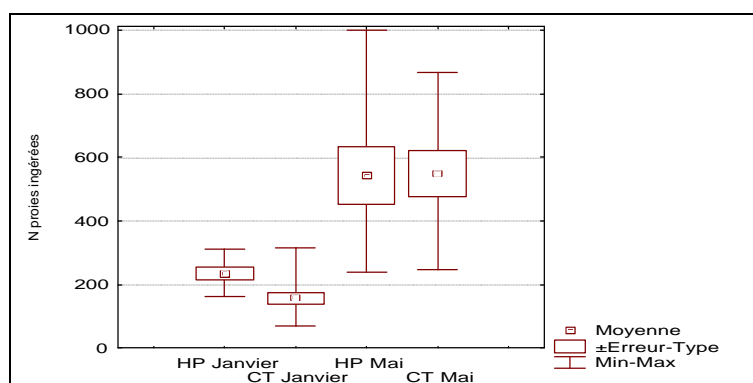


Figure IV.5.1. : Nombre moyen (N) de proies ingérées par *Symphodus ocellatus* en janvier et en mai sur l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido (HP) et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (CT).

En janvier, le régime alimentaire de *S. ocellatus* est composé majoritairement de copépodes (74,3 % et 87,7 % respectivement au Lido et au Cap Martin ; Figure IV.5.2.). Entre janvier et mai, le régime alimentaire se diversifie. En mai, les fréquences d'ostracodes, d'isopodes et d'amphipodes deviennent plus élevées ; les gastéropodes font leur apparition dans le régime alimentaire. La fréquence des copépodes ne représente alors plus que 50,7 % et 62,6 % respectivement au Lido et au Cap Martin (Figure IV.5.2.). Les copépodes constituent le groupe de proies de plus petite taille dans le régime alimentaire de *S. ocellatus*.

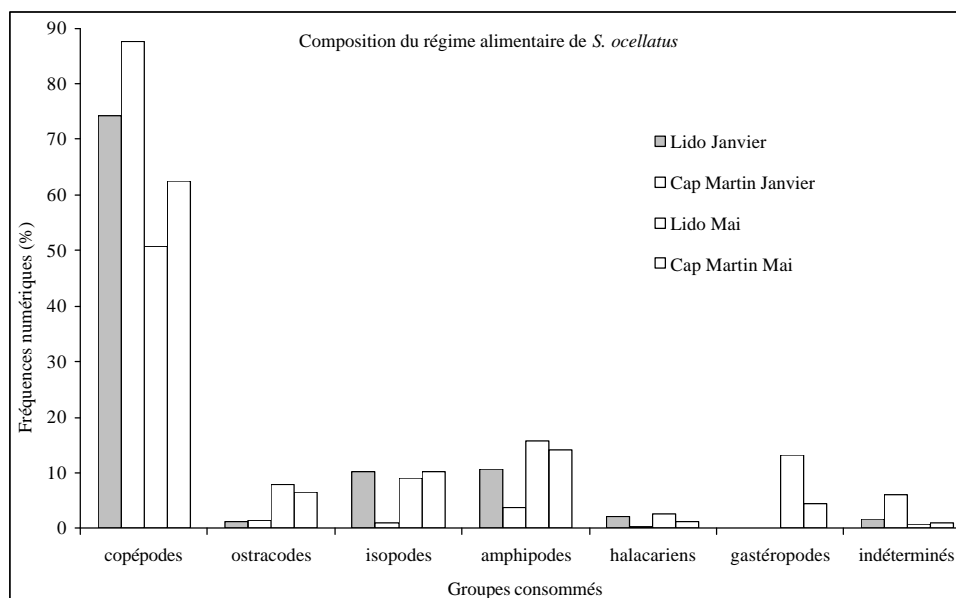


Figure IV.5.2.: Proportions des différents groupes d'invertébrés ingérés par *Symphodus ocellatus* en janvier et en mai sur l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin.

Lorsque l'on s'intéresse à l'origine des proies ingérées, les régimes alimentaires deviennent très différents en janvier, sur les deux stations. En effet, les poissons ont consommé beaucoup plus de proies planctoniques sur la prairie de *C. taxifolia* que sur l'herbier de posidonies (63,8 % contre 13,5 % respectivement, Figure IV.5.3.). En revanche, les régimes alimentaires observés en mai sont tout à fait comparables. Les bols alimentaires contiennent en moyenne 95,4 % et 93,5 % de proies benthiques respectivement sur les deux milieux.

En janvier, les *S. ocellatus* se nourrissent donc essentiellement de zooplancton au Cap Martin. Les copépodes contenus dans les tubes digestifs ont pu être déterminés, au moins jusqu'à la famille<sup>1</sup> (Figure IV.5.4.). Les copépodes du plancton qui sont fréquemment ingérés

<sup>1</sup> La détermination des copépodes a été rendue possible grâce à l'aide précieuse de Monsieur Jean-Yves Bodiou de la station marine de Banyuls et aux conseils de Monsieur Stéphane Gasparini de la station océanographique de Villefranche-sur-mer.

par les crénilabres ocellés en janvier appartiennent aux ordres des Calanoida, Harpacticoida et Poecilostomatoida (Tableau IV.5.2., Figure IV.5.5.). Les Calanoida et les Harpacticoida planctoniques sont consommés en plus grand nombre par les *S. ocellatus* vivant sur la prairie de *C. taxifolia* en janvier (Figure IV.5.5.). Les copépodes benthiques (épi-, hyper-, benthique) fréquemment ingérés par les crénilabres ocellés en janvier et en mai sur l'herbier de posidonies et en mai sur la prairie de *C. taxifolia* appartiennent eux majoritairement aux Harpacticoida mais également aux Cyclopoida (Tableau IV.5.2. et Figure IV.5.5.).

Figure IV.5.3. : Proportions des proies d'origine benthique et planctonique dans le régime alimentaire de *Symphodus ocellatus* en janvier et en mai sur l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin. n : nombre de tubes digestifs analysés.

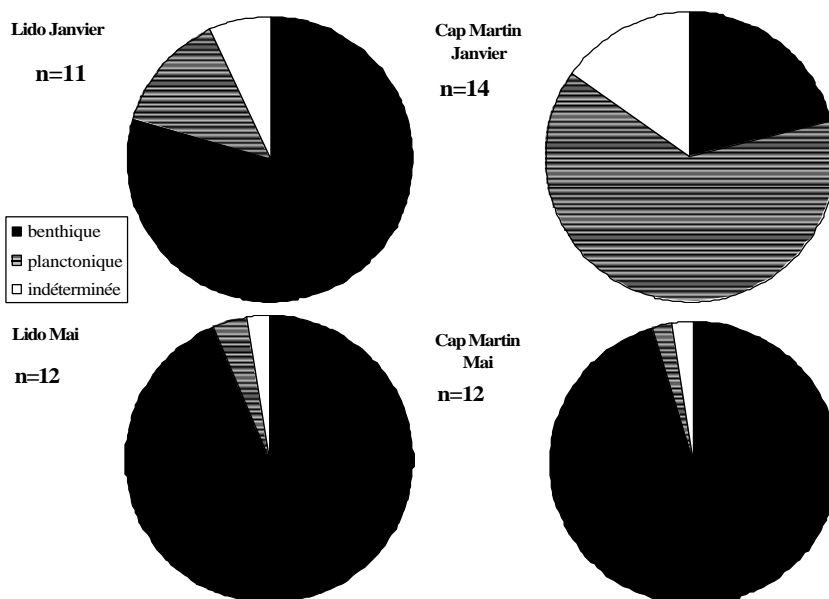
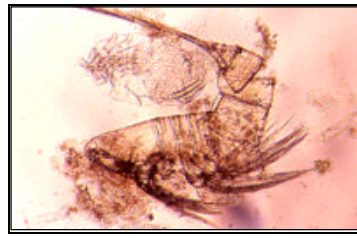


Tableau IV.5.2. : Copépodes ingérés par *Symphodus ocellatus* sur l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin. Les genres mentionnés pour chaque famille sont ceux qu'il a été possible de déterminer, la liste n'est donc pas exhaustive.

Ordre	Famille	Genre	Habitat
Calanoida	Calanidae		plancton
Harpacticoida	Ectinosomatidae	<i>Microsetella</i>	plancton
Poecilostomatoida	Oncaeidae		plancton
Poecilostomatoida	Corycaeidae		plancton
Cyclopoida			hyperbenthos
Harpacticoida	Cletodidae		épibenthos
Harpacticoida	Tisbidae	<i>Scutellidium</i>	épibenthos
Harpacticoida	Laophontidae	<i>Laophonte</i>	benthos
Harpacticoida	Diosaccidae	<i>Amphiascus</i>	benthos
Harpacticoida	Thalestridae	<i>Dactylopodia</i>	benthos
Harpacticoida	Thalestridae	<i>Parathalestris</i>	benthos
Harpacticoida	Harpacticidae	<i>Harpacticus</i>	benthos



O : Calanoida, F : Calanidae



O : Harpacticoida, F : Ectinosomatidae



O : Poecilostomatoida, F : Oncaeidae



O : Poecilostomatoida, F : Corycaeidae



O : Harpacticoida, F : Thalestridae



O : Harpacticoida, F : Diosaccidae



O : Harpacticoida, F : Thalestridae



O : Harpacticoida, F : Harpacticidae



O : Harpacticoida, F : Tisbidae



O : Cyclopoida

Figure IV.5.4. : Copépodes planctoniques et benthiques ingérés par *Symphodus ocellatus* sur l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin. O: ordre, F: famille.

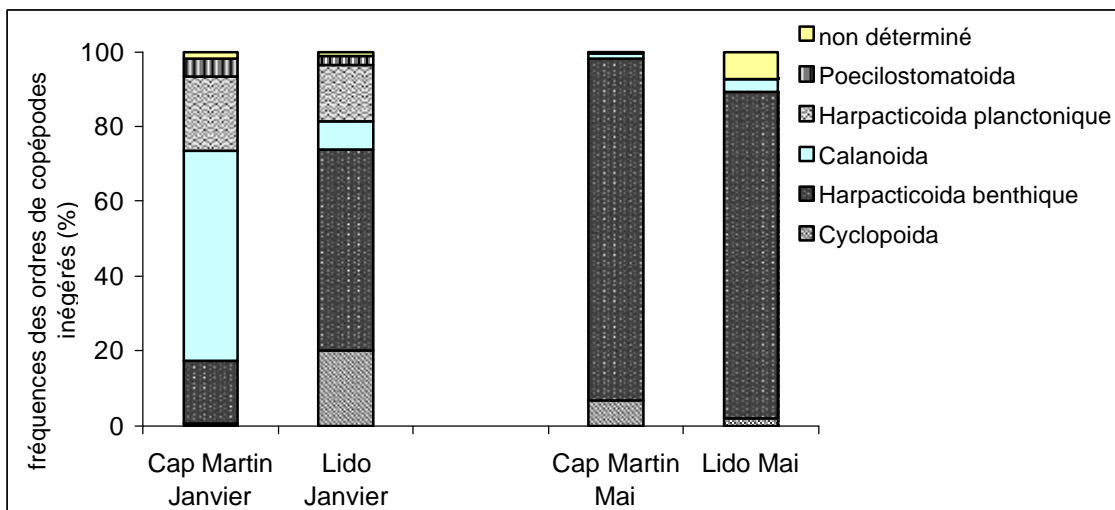


Figure IV.5.5. : Proportions des différents ordres de copépodes ingérés par *Symphodus ocellatus* sur l’herbier de *Posidonia oceanica* du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin, en janvier et en mai.

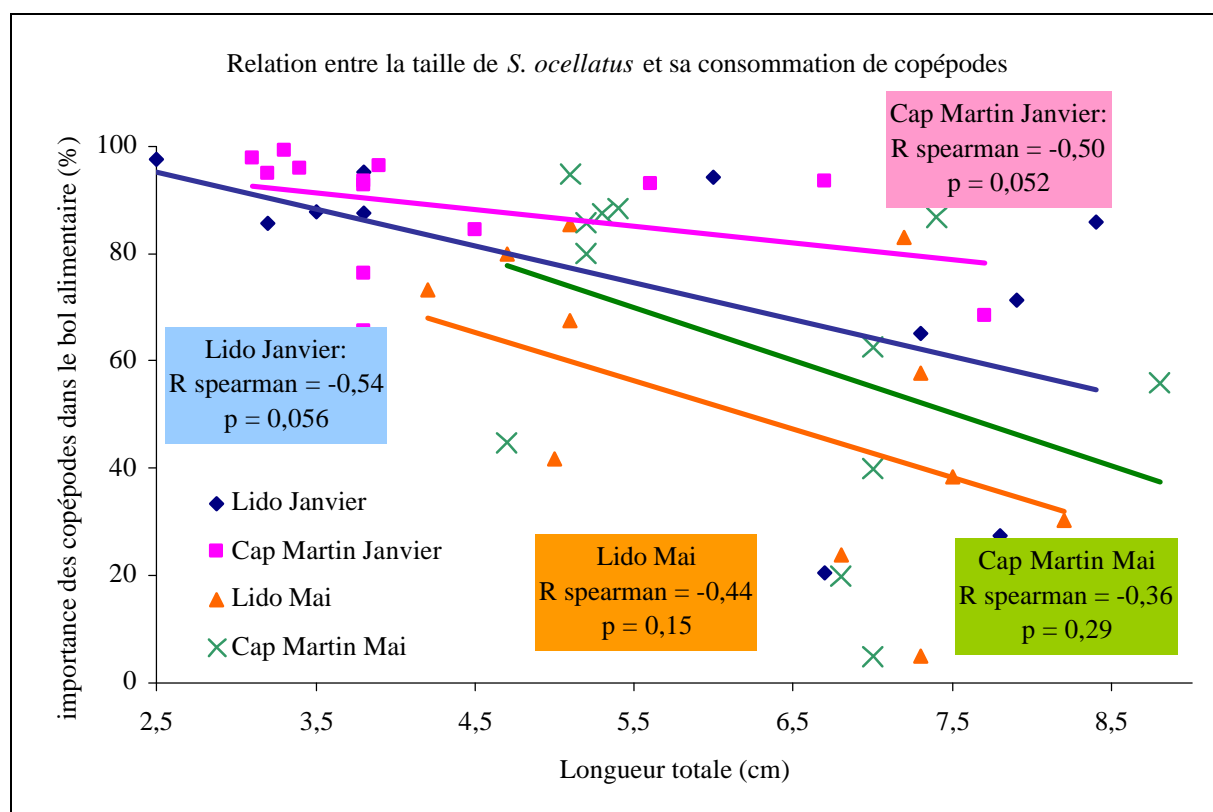


Figure IV.5.6.: Relation entre la taille des *Symphodus ocellatus* et la proportion de copépodes observée dans leur bol alimentaire sur l’herbier de *Posidonia oceanica* du Lido et la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin, en janvier et en mai. La significativité de la corrélation est testée à l’aide du coefficient de Spearman. p : niveau de significativité.

Il existe une corrélation très faible entre le pourcentage de copépodes consommés et la taille des poissons (Figure IV.5.6.). Cette corrélation est à la limite de la significativité (calculée d'après le coefficient de Spearman) en janvier ( $p = 0,052$  et  $p = 0,056$  respectivement au Cap Martin et au Lido).

### Discussion

Un certain nombre de caractéristiques communes ont pu être relevées dans l'alimentation des individus *S. ocellatus* capturés sur l'herbier de *P. oceanica* du Lido et la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin. Leur nutrition repose essentiellement sur l'ingestion de petits crustacés et gastéropodes, les autres groupes n'étant représentés qu'anecdotiquement dans les estomacs. Nous rappelons que ces poissons ont été capturés tôt le matin et qu'ils ont immédiatement été fixés au formol à la sortie de l'eau, permettant ainsi une bonne conservation du bol alimentaire. La quantité de ces proies dans les tubes digestifs est 2,3 et 3,5 fois plus grande en mai qu'en janvier, respectivement au Lido et au Cap Martin. Par ailleurs, la diversité du régime alimentaire augmente en saison chaude. Le contenu alimentaire des crénilabres ocellés est fonction de la disponibilité de la faune benthique. Or, la richesse spécifique et l'abondance de cette ressource fluctuent saisonnièrement en augmentant en saison chaude (Bellan-Santini, 1995), ce qui expliquerait *a priori* les variations saisonnières du bol alimentaire.

Le contenu alimentaire moyen est significativement plus faible (en nombre de proies) chez les crénilabres ocellés du Cap Martin que chez leurs congénères du Lido en janvier. De plus, la détermination de l'origine des proies ingérées a permis de mettre en évidence un changement de comportement trophique remarquable chez les individus vivant sur la prairie de *C. taxifolia*. *Symphodus ocellatus* se nourrit de proies benthiques et accessoirement de plancton (Lejeune, 1984). Le régime alimentaire des crénilabres ocellés de l'herbier de posidonies du Lido suit ce modèle classique, aussi bien en janvier qu'en mai, contenant respectivement 79,5 % à 93,5 % de proies benthiques. En revanche, le régime alimentaire des poissons observé en janvier au Cap Martin est très différent. En effet, les « nouvelles » conditions de vie régnant sur la prairie de *C. taxifolia*, particulièrement contraignantes en saison froide, semblent imposer aux poissons un mode de nutrition majoritairement, et non plus accessoirement, basé sur le zooplancton (63,8 %). Ceci n'est plus le cas en mai, puisque les crénilabres ocellés du Cap Martin présentent à nouveau un régime alimentaire classique avec 95,4 % de proies benthiques. Par ailleurs, le régime alimentaire est moins diversifié en janvier au Cap Martin qu'au Lido.

Ces deux changements dans l'alimentation des *S. ocellatus* du Cap Martin (contenu alimentaire plus faible et changement de niche trophique) peuvent être imputés à la présence et à l'évolution saisonnière de *C. taxifolia*. Cette dernière induit en premier lieu, une limitation de la ressource trophique benthique (chapitre II.3.3.). En effet, Poizat et Boudouresque (1996) ont montré une stagnation de l'abondance de la méiofaune benthique à des valeurs moyennes toute l'année, avec une augmentation des densités de nématodes,



polychètes, nématodes et turbellariés mais une diminution de la densité des copépodes sur une prairie de *C. taxifolia*. Ces résultats sont confirmés par l'étude de Bellan-Santini *et al.* (1996). Par ailleurs, Stadelmann (2000) et Veillard (2000) ont également montré une régression de la faune d'invertébrés vagiles et notamment des crustacés dans des herbiers de *P. oceanica* envahis par *C. taxifolia*. La disponibilité de la ressource alimentaire pose donc un réel problème sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* et ce, aussi bien en saison froide qu'en saison chaude.

Par ailleurs, les « blooms » de copépodes planctoniques successifs aux « blooms » de phytoplancton sont ponctuels dans le temps. L'abondance du zooplancton qui est très fluctuante pourrait elle-même être limitante pour *S. ocellatus* en saison froide sur les milieux envahis par *C. taxifolia*.

Le taux d'ingestion des petites proies diminue au profit des autres crustacés lorsque le poisson grandit (au moins en saison froide). Cette évolution du régime alimentaire en fonction de la taille des poissons a également été constatée par Bodiou et Villiers (1979) chez un Gobiidae *Deltentosteus quadrimaculatus*.

Comme nous avons pu le voir, les copépodes dominent très largement l'alimentation des *S. ocellatus*. Les équivalents caloriques des copépodes ont été estimés à 4,63 cal/mg ( $\pm 0,23$ ) pour les copépodes planctoniques (n=7) et à 4,56 cal/mg ( $\pm 0,174$ ) pour les copépodes benthiques (Villiers, 1979). Ces valeurs ne représentent que des moyennes et ne prennent pas en compte les variations saisonnières liées au stockage de lipides.

Les copépodes Harpacticoida qui constituent la majorité des copépodes benthiques vivent sur la vase, le sable, la roche ou les algues (Bodiou, 1998). Ils se nourrissent de microflore, de détritiques ainsi que de bactéries. Les Harpacticoida benthiques ainsi que les copépodes planctoniques (tels que les Calanoida) contiennent des quantités importantes d'acides gras hautement insaturés - essentiels pour les poissons marins - et ce indépendamment de leur milieu de vie (ou de culture) ou de leur régime alimentaire. Par conséquent, les copépodes possèdent une haute valeur nutritive (Bodiou, 1998). Les acides gras contenus dans ces copépodes vont être « conservés » (sans modification majeure) au niveau des acides gras de leurs prédateurs. Les relations trophiques proies / prédateur peuvent ainsi être retracées par l'analyse de ces composés. Nous nous sommes ainsi intéressés à la détermination des acides gras chez *S. ocellatus* au chapitre IV.6.3.

Volk *et al.* (1984) ont étudié la relation entre la croissance des otolithes et le taux de croissance chez les juvéniles de saumon *Oncorhynchus keta*. Les auteurs ont ainsi pu montrer les différences du taux de conversion énergétique pour différentes proies ingérées. Ce taux de conversion est de 40 % pour un copépode Harpacticoida *Tigriopus californicus*, de 20 % pour un copépode Calanoida *Pseudocalanus minutus* et de 16 % pour un amphipode Gammaridea *Paramoera mohri*. La qualité nutritionnelle de chacune de ces proies pourrait expliquer ces différences d'efficacité. Par ailleurs, les auteurs ont observé que le succès de capture du saumon chum sur le copépode Harpacticoida est plus grand que sur le copépode Calanoida et que sur l'amphipode, ces derniers ayant développé des réponses de fuite. Le meilleur taux de

capture des Harpacticoida peut s'expliquer par leur mode de vie hyperbenthique et par leurs déplacements qui consistent en une longue nage au dessus du fond mais sans la vélocité des espèces planctoniques. Le coût énergétique plus faible de leur capture ainsi que le taux de conversion énergétique plus élevé des Harpacticoida confèrent à leurs prédateurs une croissance plus importante.

Par ailleurs, les poissons qui se nourrissent dans la colonne d'eau fournissent plus d'effort de locomotion pour se maintenir dans l'eau libre, en particulier en présence de courants. En étudiant la compétition intraspécifique chez la truite arc-en-ciel, Li et Brocksen (1977) ont montré que les individus dominés investissent beaucoup plus d'énergie en adoptant la stratégie de se nourrir dans la colonne d'eau soumise aux courants que les individus dominants se nourrissant sur le substrat. Metcalfe (1986) observe les mêmes résultats sur les saumons.

De plus, pour une petite espèce telle que *S. ocellatus*, la nage ou du moins le maintien en pleine eau représente un risque supplémentaire de prédation pouvant occasionner des mouvements de fuite et donc une dépense énergétique supplémentaire. Compte tenu des études qui précèdent, nous pouvons penser que les poissons vivant sur les prairies de *C. taxifolia* et qui consomment 63,8 % de proies planctoniques (essentiellement des copépodes) doivent investir plus d'énergie dans leur nutrition que leur congénères vivant sur les milieux témoins et consommant quant à eux 79,5 % de proies benthiques (essentiellement des copépodes Harpacticoida). Nous sommes intéressés à ce problème d'énergétique au chapitre IV.6.3.

L'augmentation du risque de prédation liée au changement de régime alimentaire chez *S. ocellatus* pourrait être impliquée dans les mortalités de jeunes poissons constatées en décembre (chapitre IV.2.)

Il serait intéressant d'étudier le régime alimentaire chez *S. ocellatus*, comme nous l'avons fait, mais au cours d'un cycle annuel. Ce suivi permettrait en particulier de déterminer le moment où commence et se termine le changement alimentaire d'un mode benthophage à un mode planctonophage sur les milieux colonisés par *C. taxifolia*.

#### **IV.5.1.2. Accessibilité à la ressource trophique benthique**

##### **Introduction**

Nous avons voulu tester l'influence de la structure de *Caulerpa taxifolia* sur le succès de prédation des poissons.

*Symphodus ocellatus* est une espèce de petite taille, possédant une force locomotrice limitée. *Caulerpa taxifolia* peut gêner les jeunes *S. ocellatus* dans leur recherche d'abris (chapitres IV.2. et IV.3.). Au sein d'une prairie de *C. taxifolia*, ces poissons pourraient également être gênés au moment de la recherche et de la capture de proies benthiques.

L'accessibilité au substrat n'étant pas mesurable *in situ* pour *S. ocellatus*, nous avons mis en place un protocole expérimental en aquarium afin d'estimer la possibilité pour les crénilabres ocellés d'accéder à une ressource trophique benthique en fonction de la densité des frondes de *C. taxifolia*.

### Matériel et méthodes

L'accessibilité au substrat a été mesurée par le temps mis par un groupe de *S. ocellatus* pour trouver et ingérer des proies disposées par l'expérimentateur sur le fond. L'aquarium servant aux expérimentations était un cube de 70 cm de côté. Le fond a été constitué par 10 cm de sable grossier clair. Les différents substrats testés ont été : du sable nu (champ témoin), des champs de *C. taxifolia* de différentes densités (2500, 6000, 10500 frondes. m<sup>-2</sup>, les frondes mesurant 10 cm de hauteur en moyenne) et un champ dense de *P. oceanica* (785 faisceaux. m<sup>-2</sup>, les faisceaux mesurant 30 cm de hauteur en moyenne). Les champs de végétation avaient une dimension de 22 cm \* 22 cm au sein de l'espace expérimental. *Caulerpa taxifolia* a été implantée en enfonçant un à un ses rhizoïdes dans le sable. *Posidonia oceanica* étant plus facile à fixer dans le substrat en raison de sa base rigide, les rhizomes ont simplement été plantés dans le sable.

Au total, 146 expériences ont été menées avec 4 groupes de *S. ocellatus*, 3 composés de 5 jeunes poissons (33 mm < longueur totale < 40 mm) et numérotés de 1 à 3, 1 composé de 5 « adultes » (55 mm < longueur totale < 75 mm). Ces expériences ont été réalisées au cours de deux séries. Les poissons ont été maintenus au préalable pendant un mois en aquarium pour acclimatation.

Les juvéniles recrutent sur les petits fonds (leur densité est maximale entre 3 et 8 m) alors que les adultes fréquentent les milieux plus profonds (leur densité est maximale entre 8 et 13 m; P. Francour, comm. pers.). En raison de cette localisation- taille dépendante, l'accessibilité a été testée en aquarium à des densités différentes pour les jeunes et les adultes. Ainsi, le comportement des adultes a été observé pour des densités de *C. taxifolia* de 6000 et 10500 frondes. m<sup>-2</sup> (Meinez et Hesse (1991) ont observé des densités automnales *in situ* de 8000 à 10000 frondes. m<sup>-2</sup> à 10 m). Le comportement des jeunes poissons a, quant à lui, été observé sur des champs de *C. taxifolia* de 2500 frondes. m<sup>-2</sup> (T. Thibaut (comm. pers.) a observé un maximum de 2586 frondes. m<sup>-2</sup> à 5 m).

L'aquarium est séparé en deux parties à l'aide d'une plaque en plexiglas. La partie du fond de l'aquarium qui contient des abris, constitue l'espace de vie permanent des poissons

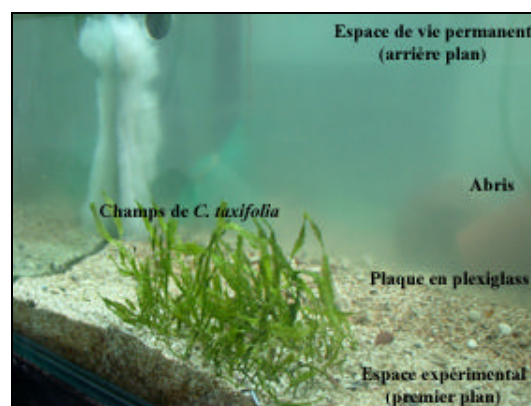


Figure IV.5.7. : Dispositif expérimental pour l'estimation de l'accessibilité au substrat chez *Symphodus ocellatus*.

(Figure IV.5.7.). La partie avant de l'aquarium est l'espace expérimental. Lorsqu'une expérience commence, la plaque de séparation des deux espaces est retirée et les poissons peuvent alors venir librement explorer la partie expérimentale de l'aquarium. L'arrivée des poissons dans cet espace n'est pas motivée par la recherche d'abris puisqu'ils en disposent dans leur espace de vie. Les poissons sont nourris régulièrement de sorte à ce qu'ils ne soient pas dans un état de famine pour ne pas introduire de biais au moment des expériences. La nourriture, utilisée pour le nourrissage quotidien mais aussi pour les expériences est constituée de chironomes (larves d'insecte rouge vif) conservés par congélation. Lors d'une expérience, trois chironomes sont disposés à même le sable dans le champ visuel de l'observateur.

Le temps d'ingestion de la totalité des trois proies constitue le paramètre de mesure de l'accessibilité au substrat. Ce temps débute dès l'ingestion du premier chironome et se termine à l'ingestion du dernier chironome. Plus l'accessibilité au substrat est bonne et plus les chironomes sont rapidement repérés et ingérés par les poissons. L'observateur (muni d'un chronomètre) se place à un mètre de la vitre de l'aquarium, immobile afin de ne pas perturber les poissons. Les expériences ont été réalisées au rythme de 2 par jour, 2 fois par semaine pour chaque groupe de poissons.

Lors de la deuxième série d'expérience, le temps d'entrée du 1<sup>er</sup> juvénile dans l'espace expérimental, le temps d'ingestion du 1<sup>er</sup> chironome, ainsi que le délai écoulé entre les ingestions des 3 chironomes ont été mesurés.

La comparaison des délais moyens pour l'ingestion des proies a été réalisée à l'aide du test de Mann-Whitney (test U).

## Résultats

Quelques secondes à quelques minutes après le retrait de la plaque de séparation, les poissons quittent leur espace de vie permanent pour l'espace expérimental. Ils explorent alors aussi bien le sable que le champ de végétation. Le nombre de poissons à l'intérieur du champ expérimental peut être variable. Par ailleurs, les poissons peuvent effectuer des allers - retours entre les deux parties de l'aquarium. Etant donné que ces deux paramètres (nombres de poissons et d'allers - retours) sont influencés par la nature du champ expérimental et en particulier par son niveau attractif, le délai d'ingestion des proies a été mesuré sans pondération par le nombre de poissons actifs et sans soustraction du délai de séjour dans l'espace de vie permanent.

Les jeunes poissons ont montré une difficulté supérieure à se mouvoir dans *C. taxifolia* par rapport aux adultes. Cette gêne dans les déplacements se manifeste par des mouvements saccadés et des torsions frénétiques du corps. La gêne des mouvements était plus importante avec l'augmentation de la densité des frondes en raison de la réduction de l'espace libre.

En revanche, dans le champ de posidonies, la densité et la rigidité des faisceaux permettent le maintien d'un espace libre à proximité du substrat. Les poissons n'ont donc montré aucune difficulté à s'y mouvoir.

#### *Les adultes crénilabres*

Le temps d'ingestion des trois chironomes est statistiquement non différent sur un champ dense de *P. oceanica* et sur un champ de *C. taxifolia* de 6000 frondes. m<sup>2</sup> (Tableau IV.5.3., p = 0,29). En revanche, ce délai augmente significativement sur un champ de *C. taxifolia* de 10 500 frondes. m<sup>2</sup> (p = 0,007).

#### *Les jeunes crénilabres*

Le temps moyen mis pour l'ingestion des trois chironomes n'est statistiquement pas différent sur un substrat témoin dénudé de végétation et sur un champ de *P. oceanica* dense (groupe 1, Tableau IV.5.3. ; p = 0,57).

En revanche, ce délai augmente significativement sur un champ de *C. taxifolia* de 2500 frondes. m<sup>2</sup> par rapport à un champ témoin, passant de 78,1 à 304 s et de 54,7 à 122,8 s respectivement pour les groupes 1 et 2 (Tableau IV.5.3. : groupe 1 : p = 0,010 et Tableau IV.5.4 : groupe 2 : p = 0,002). Ce délai augmente également de 43,2 à 126,9 s pour le groupe de jeunes crénilabres 3 mais pas de façon significative, en raison d'une grande variabilité des valeurs.

Lors des expériences impliquant les groupes de jeunes crénilabres 2 et 3, nous avons pu estimé le délai mis pour chaque étape intermédiaire à l'ingestion complète des 3 chironomes (Tableau IV.5.4.). Chacune de ces étapes a nécessité un temps significativement plus long sur le champ de *C. taxifolia* que sur le champ témoin pour le groupe 2.

Tableau IV.5.3. : Mesure du délai moyen (moy, en secondes) mis pour l'ingestion des trois chironomes par les groupes de *Symphodus ocellatus* jeunes (groupe 1) et adultes sur différents substrats. a : densité de frondes de 2500 fr. m<sup>-2</sup>, b : 6000 fr. m<sup>-2</sup>, c : 10500 fr. m<sup>-2</sup>. Les comparaisons statistiques sont réalisées à l'aide d'un test U. n: nombre de répliqués, e.s. : erreur standard, p: niveau de significativité, n.s. : non significatif.

Champs testés	Jeunes 1			Adultes		
	Posidonies 1	témoin 1	Caulerpe <sup>a</sup> 1	Posidonies	Caulerpe <sup>b</sup>	Caulerpe <sup>c</sup>
n	12	9	11	6	9	9
moy (secondes)	113,9	78,1	304	41,2	33	122,9
e.s.	28,8	23,9	75,5	9,8	10,9	16
p	Jeunes 1:	témoin 1	Caulerpe <sup>a</sup> 1	Adultes:	Caulerpe <sup>b</sup>	Caulerpe <sup>c</sup>
	Posidonies 1	0,570	<b>0,031</b>	Posidonies	0,290	<b>0,007</b>
	témoin 1	-	<b>0,011</b>	Caulerpe <sup>b</sup>	-	<b>0,001</b>

Tableau IV.5.4. : Mesure du délai moyen (moy, en secondes) mis pour l'ingestion des trois chironomes par les groupes de *Symphodus ocellatus* jeunes (groupes 2 et 3) sur différents substrats. a : densité de frondes de 2500 fr. m<sup>-2</sup>. Les comparaisons statistiques sont réalisées à l'aide d'un test U. p : niveau de significativité, n : nombre de réplicats, e.s. : erreur standard.

Temps ou délai (en secondes) pour :	Témoin 2 (n=24)		Caulerpe <sup>a</sup> 2 (n=26)		p	Témoin 3 (n=21)		Caulerpe <sup>a</sup> 3 (n=19)		p
	moy	e.s.	moy	e.s.		moy	e.s.	moy	e.s.	
entrée du 1 <sup>er</sup> juvénile	34,8	6,7	70,2	6,3	<b>0,001</b>	14,8	2,3	152,1	34,5	<b>0,001</b>
1 <sup>er</sup> chironome	45,1	7,9	122,7	16,3	<b>0,001</b>	23,6	2,9	267,4	58,3	<b>0,001</b>
1 <sup>er</sup> au 2 <sup>ème</sup> chironome	22,2	5,2	37,1	8,3	<b>0,004</b>	20,4	6,1	25,0	10,3	0,137
2 <sup>ème</sup> au 3 <sup>ème</sup> chironome	32,5	9,5	85,7	17,9	<b>0,001</b>	22,8	5,8	101,9	39,4	0,093
1 <sup>er</sup> au 3 <sup>ème</sup> chironome	54,7	10,8	122,8	20,9	<b>0,002</b>	43,2	7,4	126,9	40,9	0,145

Au cours de nos expériences, nous avons pu observer un processus d'apprentissage chez les crénilabres ocellés. En effet, au fil des expériences, dès l'enlèvement de la plaque de plexiglas, leurs déplacements étaient orientés en direction du champ expérimental, qu'il soit témoin ou recouvert de *C. taxifolia*. Lorsque le champ était nu, les poissons qui s'étaient immédiatement dirigés sur le carré expérimental « par apprentissage », sortaient rapidement des limites du champ, ce dernier n'étant effectivement délimité par aucun repère visible. En revanche, *C. taxifolia* possédait un effet positif dans la mesure où cette couverture algale marquait les limites du carré expérimental et réduisait par conséquent la « surface d'investigation » des poissons.

Les résultats de toutes les expériences ont été synthétisés sur la Figure IV.5.8.

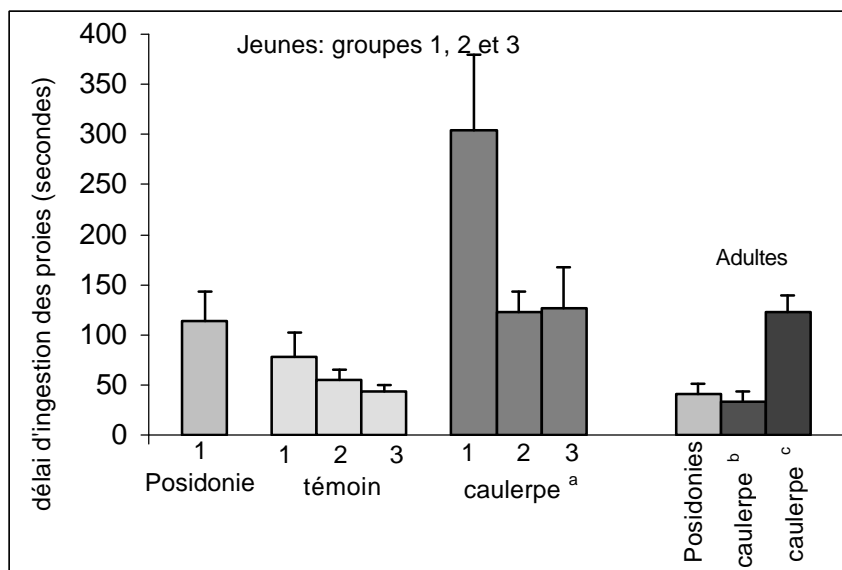


Figure IV.5.8. : Evaluation de l'accessibilité au substrat chez *Symphodus ocellatus* par la mesure du délai moyen d'ingestion de chironomes disposés sur un champ expérimental nu, recouvert de *Caulerpa taxifolia* ou de *Posidonia oceanica*. Les demi-segments représentent les erreurs standards. a : densité des frondes de 2500 fr. m<sup>-2</sup>, b : 6000 fr. m<sup>-2</sup>, c : 10500 fr. m<sup>-2</sup>. Les groupes 1, 2 et 3 sont constitués de jeunes crénilabres ocellés différents.

## Discussion

Ces expériences nous ont permis de mettre en évidence plusieurs processus :

- L'accessibilité au substrat (qui équivaut à l'accessibilité aux proies benthiques) est différente selon l'âge du poisson. La capacité à se mouvoir au sein d'une végétation et donc à accéder au substrat est meilleure chez les poissons de plus grande taille. En effet, la masse musculaire qui permet de donner de la puissance à un mouvement natatoire augmente avec la taille des poissons. Un jeune poisson éprouvera donc plus de difficultés à accéder à la nourriture dans la canopée de *C. taxifolia* dense qu'un adulte (du moins chez une espèce de petite taille).
- Les structures morphologiques de *P. oceanica* et de *C. taxifolia* sont complètement différentes. Dans un herbier de *P. oceanica* qualifié de dense (785 faisceaux. m<sup>2</sup>), les faisceaux rigides et suffisamment espacés permettent le maintien d'un espace libre. L'accessibilité au substrat est meilleure pour *S. ocellatus* et donc pour toute autre espèce de poisson de taille comparable, au sein d'un herbier dense de *P. oceanica* qu'au sein d'une prairie dense de *C. taxifolia*.
- L'accessibilité au substrat diminue au sein d'une prairie de *C. taxifolia* lorsque la densité des frondes augmente. Ainsi *in situ*, elle sera minimale de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver, au moment où la prairie de *C. taxifolia* montre une densité et une hauteur moyennes maximales. Nos observations comportementales confirment ce résultat : le déplacement des poissons apparaît plus difficile avec la densification de la végétation.

L'accessibilité au substrat est meilleure sur du sable nu que sur une prairie de *C. taxifolia*. Ceci implique que lorsque *C. taxifolia* colonise une nouvelle zone, l'accessibilité à la ressource trophique benthique va s'y détériorer. De nombreuses espèces pourraient alors rencontrer des difficultés lors de leur recherche de proies benthiques.

L'influence de la longueur des frondes sur l'accessibilité au substrat n'a pas été testée. En aquarium, les poissons pénètrent le plus souvent par les côtés du champ de végétation et rarement par le haut. Hors, la hauteur des frondes risquerait d'influencer négativement la pénétrabilité de la prairie de *C. taxifolia* si le poisson tente d'y accéder par le haut. En effet, les frondes longues et souples se couchent par leur poids les unes sur les autres. La superposition des frondes en limite supérieure de la prairie de *C. taxifolia* (obs. pers.) peut créer un « écran » littéralement infranchissable pour des poissons de petite taille. La longueur des frondes jouerait donc sur les déplacements verticaux alors que la densité jouerait sur les déplacements horizontaux des poissons de petite taille au sein d'une prairie de *C. taxifolia*.

*Caulerpa taxifolia* possède deux effets :

1/ Un effet attractif.

En aquarium, la propension des poissons à se diriger directement sur le champ de *C. taxifolia* lors de nos expériences résulte d'un apprentissage. Les crénilabres ocellés « comprennent » le lien entre la présence de végétation et de la présence de nourriture.

*In situ*, comme toute autre végétation, *C. taxifolia* pourrait attirer les poissons. La présence de producteurs primaires sur un substrat permet l'existence d'une chaîne alimentaire beaucoup plus complexe que sur un substrat dénudé, d'abord en servant de ressource trophique aux chaînes trophiques suivants, ensuite en augmentant la complexité et le nombre d'abris (ex. : Cyr et Downing, 1988 ; Jeffries, 1993 ; Paterson, 1993).

2/ Un effet gênant.

La végétation représente un obstacle pour le repérage visuel et la locomotion des crénilabres ocellés. De nombreux auteurs se sont intéressés à l'influence de la complexité structurale de macrophytes marins sur l'efficacité de prédateurs (Crowder et Cooper, 1982 ; Diehl, 1988 ; Dionne et Folt, 1991 ; Manatunge *et al.*, 2000 ; Nyström et Pérez, 1998). Dionne et Folt (1991) ont constaté que la morphologie des végétaux joue un rôle sur les comportements alimentaires chez *Lepomis gibbosus* : son taux de capture de proies est plus élevé dans les plantes à tige droite et rigide *Scirpus validus* que dans les plantes à feuilles flexibles *Potamogeton amplifolius*. En effet, la structure physique des plantes affecte la capacité des perches soleil *L. gibbosus* à localiser leurs proies, mais pas à réussir leurs attaques une fois les proies localisées. Diehl (1988)- quant à lui- a observé que le nombre d'attaques par minute de la perche, de la brème et du gardon sur des chironomes décroît avec l'augmentation de la complexité structurale de la végétation. Crowder et Cooper (1979) expliquent que le déclin du succès des poissons prédateurs corrélatif à l'augmentation de la complexité structurale de la végétation résulte du fait que le prédateur est de plus en plus gêné dans ses mouvements. La présence de végétation dans la niche trophique tend à augmenter le temps nécessaire au prédateur pour trouver et poursuivre ses proies et à favoriser la fuite des



proies (Anderson, 1984 ; Cooks et Streams, 1984 ; Crowder et Cooper, 1982). Gotceita et Colgan (1989) expliquent qu'il existe un seuil de complexité de l'habitat au-delà duquel l'efficacité d'un prédateur est significativement réduite.

Le problème d'accès au substrat que nous venons de mettre en évidence pourrait se poser à toutes les espèces benthophages de petite taille. Nous avons voulu savoir si ce problème se posait également chez une espèce benthophage de grande taille. Notre choix s'est arrêté sur *Mullus surmuletus*.

## IV.5.2. Activités trophiques chez *Mullus surmuletus*

### IV.5.2.1. Accessibilité à la ressource trophique benthique

L'accessibilité à la ressource trophique benthique chez *Mullus surmuletus* a été étudiée *in situ* en plongée en scaphandre autonome. La taille et le mode d'alimentation des rougets de roche nous ont permis une observation et un suivi faciles des poissons ainsi que l'estimation de l'accessibilité à la méiofaune benthique.

Cette étude a fait l'objet d'une publication dans *Journal of Fish Biology* (2004 (64) : 55 – 64) dont nous présentons ici un résumé<sup>1</sup>.

*Mullus surmuletus* est un poisson benthomésophage (Arcuelo *et al.*, 1989) à forte valeur économique (Suquet et Person-Le-Rouyet, 2001). Cette espèce qui recherche ses proies dans les sédiments à l'aide de barbillons mentonniers tactiles est fortement dépendante des caractéristiques du substrat et du couvert végétal. Des comptages réalisés sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin ont montré que les densités des rougets de roche étaient restées stables entre 1992 et 1995 (période où le recouvrement de *C. taxifolia* a oscillé entre 0 et 30 %) mais qu'elles avaient chuté après 1996 lorsque le recouvrement de *C. taxifolia* avait oscillé entre 30 et 70 % (P. Francour, comm. pers.). Le but de notre étude a été d'évaluer l'influence de *C. taxifolia* sur le comportement trophique de *M. surmuletus* à différentes échelles spatiales sur des sites colonisés et non colonisés (Figure 1 et Tableau I). Nous avons observé des rougets ou groupes de rougets le long de transects parallèles à la côte. La taille, le nombre d'individus et l'activité du groupe (nage, repos, nutrition) au moment précis de son apparition dans le champ de vision de l'observateur ont été relevés. Par ailleurs, le substrat immédiat relatif à l'activité du groupe ainsi que le recouvrement en *C. taxifolia* dans un cercle de 3 m de diamètre autour du groupe ont également été notés.

Au total, 159 groupes de rougets (364 individus) et 168 groupes (383 individus) ont été observés respectivement sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* et témoins.

Sur les sites colonisés par *C. taxifolia*, les rougets se nourrissaient essentiellement sur du sable dénudé (88,1 %). Seuls 1,7 % des poissons en train de se nourrir se trouvaient sur de

<sup>1</sup> Les figures, tableaux et références bibliographiques cités dans le résumé sont ceux contenus dans la publication qui suit.

la *C. taxifolia* (Tableau II). Les rougets en activité de repos se trouvaient sur du sable (66,7 %) ou sur de la *C. taxifolia* (22,2 %). Sur les sites témoins, les rougets en train de se nourrir étaient observés sur du sable (45,1 %) ou sur des algues photophiles autochtones (39,8 %) mais pas sur *Posidonia oceanica*. Les rougets en train de nager étaient observés sur tous les substrats sur les deux types de milieux.

*Caulerpa taxifolia* ne représente donc pas un substrat favorable pour l'alimentation des rougets. *Caulerpa taxifolia* forme des prairies hautes et très denses. Cette canopée représente un véritable obstacle physique pour les poissons qui recherchent leur nourriture dans ou à la surface des sédiments. Un problème de disponibilité de la ressource alimentaire pourrait également se poser sur ces surfaces (Bellan-Santini *et al.*, 1994 ; Poizat et Boudouresque, 1996 ; Stadelmann, 2000 ; Veillard, 2000). *Posidonia oceanica* semble représenter le même obstacle que *C. taxifolia* puisque aucun poisson n'y a été observé en train de se nourrir. En revanche, les algues autochtones ainsi que le sable dénudé représentent un substrat favorable pour l'alimentation des rougets mais se raréfient du fait de leurs colonisations par *C. taxifolia*.

A l'échelle des sites colonisés (60 % de recouvrement en *C. taxifolia* en moyenne), une répartition différentielle des rougets a pu être constatée : 61 % des *M. surmuletus* étaient observés sur des surfaces (cercle de 3 m de diamètre) faiblement recouvertes par *C. taxifolia* (0 – 20 %). La fréquence d'observation des rougets diminuait lorsque le recouvrement en *C. taxifolia* de ces surfaces augmentait (Figure 2). Cette concentration de poissons pourrait poser un problème de surpâturage et de compétition intraspécifique.

Globalement, la fréquence des *M. surmuletus* en train de se nourrir était plus faible sur les sites colonisés par *C. taxifolia* que sur les sites témoins (39,8 % contre 57,3 % respectivement, Figure 3).

Le déclin des rougets de roche au Cap Martin est probablement lié au problème de nutrition en rapport avec la présence de *C. taxifolia*. Lorsque l'algue a atteint un certain seuil de recouvrement sur le site du Cap Martin (30 %), des phénomènes de déplacements de poissons ont probablement amené la modification de la dynamique de population de cette espèce dans les sites colonisés.

## Behavioural response of *Mullus surmuletus* to habitat modification by the invasive macroalga *Caulerpa taxifolia*

F. LEVI\* AND P. FRANCOUR

*E.A. 3156, Gestion de la biodiversité Laboratoire Environnement Marin Littoral, Université de Nice-Sophia Antipolis Faculté des Sciences, Parc Valrose, 06 108 Nice Cedex 2, France*

*(Received 24 March 2003, Accepted 7 October 2003)*

Densities of red mullet *Mullus surmuletus* have declined since 1996 at Cap Martin, Alpes-Maritimes, France, following colonization by *Caulerpa taxifolia*. Foraging *M. surmuletus* were rarely observed over *C. taxifolia* or the seagrass *Posidonia oceanica*, but were observed over bare sand and endemic macroalgae. Within colonized sites (where the mean cover of *C. taxifolia* was 30–100%), fish were concentrated on areas with low cover of *C. taxifolia* (<21%). A difference in the frequency of observations of foraging groups (17%) was observed between sites with and without *C. taxifolia*. The observed patterns were probably due to a physical barrier to foraging that is presented by meadows of *C. taxifolia*. Changes to habitat structure that occur when the substratum is colonized by *C. taxifolia* influence the accessibility to benthic food resources, and consequently the foraging activities of fish that feed on benthic invertebrates. The decline in density of *M. surmuletus* at Cap Martin could be the result of fish emigration from colonized sites (unfavourable to the species) to uncolonized sites.

© 2004 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: benthic communities; *Caulerpa taxifolia*; foraging behaviour; *Mullus surmuletus*; structural complexity.

### INTRODUCTION

At local and regional scales, habitat structure influences diversity and abundance of fishes by modifying the availability of shelter and food (Huston, 1979; Downes *et al.*, 1998; Guidetti, 2000). Disturbance of habitats can therefore influence fish assemblages. Invasions of new species of animals or plants can represent a natural disturbance. For several years, the invasive alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, which was accidentally introduced at Monaco in 1984, has spread through the north-western Mediterranean (Meinesz *et al.*, 2001). *Caulerpa taxifolia*, which forms continuous meadows covering large surfaces (Meinesz *et al.*, 1995), profoundly changes habitat structure (Harmelin, 1996), and induces a reorganization of flora (Verlaque & Fritayre, 1994) and fauna (Bellan-Santini *et al.*, 1994; Poizat & Boudouresque, 1996; Relini *et al.*,

\*Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 492 076 833; fax: +33 492 076 849; email: [levi@unice.fr](mailto:levi@unice.fr)

2000; Stadelmann, 2000; Veillard, 2000; Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). For example, at Cap Martin, Alpes-Maritimes, France, colonization by *C. taxifolia* between 1992 and 1998 resulted in changes to the local fish assemblage (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). The mechanisms underlying changes induced by *C. taxifolia* are partially understood: the areas colonized by *C. taxifolia* become more homogeneous, leading to reduction in the availability of shelter (Harmelin, 1996), and a probable increase in predation and displacement of faunal assemblages.

Foraging behaviour, a key aspect of habitat use by fishes (Fulton & Bellwood, 2002), is determined by both the availability and accessibility of food resources (Vega *et al.*, 1994). *Caulerpa taxifolia*, by modifying the benthos, influences the availability of benthic food resources (Bellan-Santini *et al.*, 1994). The question of whether modifications of habitat structure by *C. taxifolia* also influence the accessibility to food resources, however, remains unanswered. Many authors have studied the effects of the structural complexity of aquatic macrophytes on the foraging efficiency of predators through experimental studies (Crowder & Cooper, 1982; Diehl, 1988; Dionne & Folt, 1991; Nyström & Perez, 1998; Manatunge *et al.*, 2000), but field comparisons have been limited.

An *in situ* study was carried out to answer the above question. The red mullet *Mullus surmuletus* (L.), a benthic-mesophagic carnivore (Arcuelo *et al.*, 1989) of commercial interest (Suquet & Person-Le Ruyet, 2001), was selected as a model, because fishes which seek food in the sediment and detect their prey with barbels are highly dependent on the characteristics of the substratum and benthic vegetation.

At Cap Martin, densities of *M. surmuletus* varied little between 1992 and 1995 (a period when the mean cover of *C. taxifolia* ranged between 0 and 30%) but densities declined after 1996, when the *C. taxifolia* cover increased, subsequently ranging between 30 and 70% (P. Francour, unpubl. data).

The aim of the present study was to quantify the influence of *C. taxifolia* on behaviour of *M. surmuletus* at different spatial scales at sites colonized by *C. taxifolia* and at sites free of *C. taxifolia* (uncolonized sites).

## MATERIALS AND METHODS

The study took place over 18 months between July 2001 and December 2002 in the Alpes-Maritimes region. The study was conducted at five sites colonized by *C. taxifolia* and four uncolonized sites (Fig. 1 and Table I). An instantaneous observation method was used to study the behaviour of *M. surmuletus*; this method enabled collection of more data than would be possible if fish were observed over a period of time. As *M. surmuletus* can be gregarious, the units of observation were groups rather than individuals. This enabled independent observations to be obtained, because within a group, behaviour of individual fish depends on other fish within the group: generally, fish belonging to the same group exhibit similar behaviour. Groups that were disturbed by the observer were not considered. During each dive, the observer swam in a haphazardly chosen direction, remaining parallel to the coast. The observer swam at different depths (between 1 and 20 m deep) to avoid observing the same group several times. For each observed group, the depth, size class (total length,  $L_T$ ) of individual fish (young, 0–13 cm; subadult, 14–27 cm; adult,  $\geq 27$  cm), the number of individuals, and

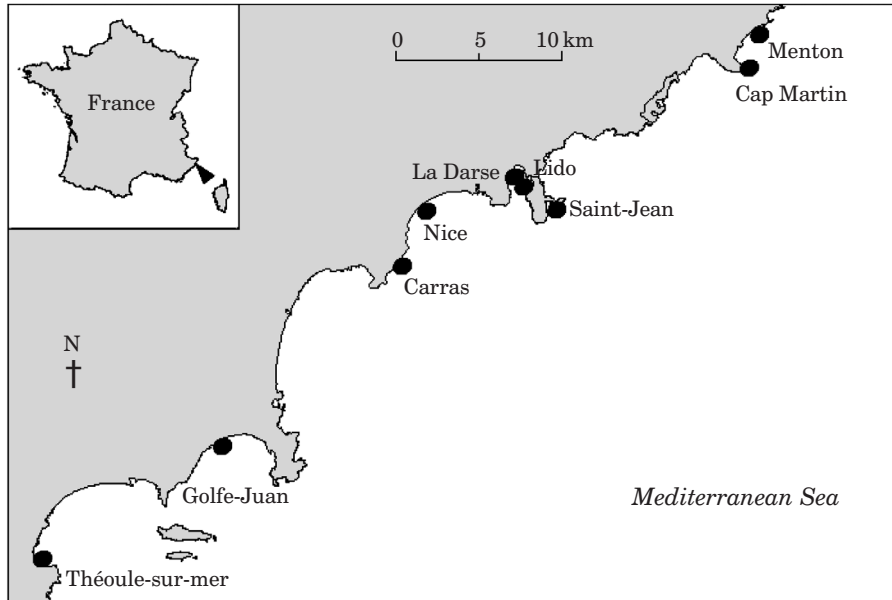


FIG. 1. Location of the sites used in this study.

the behaviour when observed (behaviour was classified as swimming, foraging or resting) were recorded. For each group, the observer also recorded the substratum type immediately below the group, and the per cent cover of *C. taxifolia* in a circle of 3 m diameter around the group. All data were collected by a single SCUBA diver between 0930 and 1130 hours.

Analyses focussed on comparing sets of observations at three spatial scales: (1) the 'fish' scale (c. 0.1 m<sup>2</sup>). That is, substratum immediately below the group when the observation was made; (2) a 'local' scale (c. 7 m<sup>2</sup>). This scale was selected to test the influence of *C. taxifolia* cover at colonized sites. The substratum around the group in a circle of 3 m diameter was classified into one of five classes of *C. taxifolia* cover (0–20, 21–40, 41–60, 61–80 and 81–100%). This scale was only analysed for sites with *C. taxifolia*; (3) the 'site' scale (c. 1 ha), i.e. to compare sites with and without *C. taxifolia*. This scale was selected to test the influence of *C. taxifolia* on the behaviour of *M. surmuletus*.

A Kolmogorov-Smirnov test was used to compare the distributions of group size between both types of sites. To test for differences among more than two proportions (observation frequencies), a normal approximation to the  $\chi^2$  was used (Zar, 1999).

## RESULTS

In total, 159 groups of *M. surmuletus* (comprising a total of 364 individuals) were observed at sites colonized by *C. taxifolia* during 657 min of observation and 168 groups (comprising 383 individuals) were observed at uncolonized sites during 500 min of observation. Young, subadult and adult individuals represented 73.9, 18.4 and 7.7% respectively at colonized sites and 65.3, 29.5 and 5.2% respectively at uncolonized sites. The frequencies of groups containing more than one size class of *M. surmuletus* were 8.1% at colonized sites and 11%

TABLE I. Characteristics of the sites used in the study

	Site	CT cover (%)	Substratum	Exposure
Colonized sites	Théoule-sur-mer	100	CT meadow and PO patches on sand and EM on rocks	Sheltered
	Golfe Juan	70		
	La Darse	50	CT in patches and PO bed on sand and CT and EM on rocks	
	Saint-Jean	50	CT and PO in patches on sand	
	Cap Martin	30	CT and PO in patches on sand and CT and EM on rocks	Exposed
Uncolonized sites	Carras	0	Sand and EM on rock	Exposed
	Nice	0		Sheltered
	Lido	0	PO bed on sand and EM on rock	
	Menton	0	PO patches on sand	

CT, *Caulerpa taxifolia*; PO, *Posidonia oceanica*; EM, endemic macroalgae.

at uncolonized sites. Group size varied from one to 20 and one to 13 individuals at colonized and uncolonized sites respectively. The sizes of groups decreased with age of fish at both colonized and uncolonized sites. Single fish 'groups' represented more than half of the groups, and the frequency of large groups (six to 20 individuals) was lower than that of smaller groups (one to five individuals) at both colonized and uncolonized sites. Group size was not significantly different between colonized and uncolonized sites (Kolmogorov-Smirnov test,  $P > 0.10$ ). These results show that the sizes and numbers of individuals and groups were not significantly different between colonized and uncolonized sites, allowing the comparison of behavioural frequencies without any bias.

#### PATTERNS AT THE SCALE OF OBSERVATION

At colonized sites (mean  $\pm$  s.e. cover of *C. taxifolia*  $60 \pm 12\%$ , all sites pooled), 88.1% of foraging groups were observed over bare sand while only 1.7% were observed over dense *C. taxifolia* and 6.8% over endemic macroalgae (Table II). Resting behaviour was observed over dense *C. taxifolia* (22.2% of the resting groups) but was mainly observed over bare sand (66.7% of the resting groups). At uncolonized sites, 45.1% of foraging groups were observed over sand and 39.8% observed over endemic macroalgae, while 53.8% of resting groups were observed over sand and 38.5% on endemic macroalgae.

At both colonized and uncolonized sites, observations over bare rock were few, because of the paucity of bare rock due to colonization by *C. taxifolia* or endemic macroalgae. No resting or foraging groups were observed over *P. oceanica*. Swimming behaviour was observed over all substrata (Table II) at both colonized and uncolonized sites.

#### LOCAL-SCALE PATTERNS IN HABITAT USE AT SITES COLONIZED BY *C. TAXIFOLIA*

At colonized sites, most *M. surmuletus* (61%), regardless of behaviour, were observed over areas of low *C. taxifolia* cover (0–20%) (Fig. 2). The frequency of observations decreased as the cover of *C. taxifolia* increased ( $\chi^2$ , d.f. = 4,  $P < 0.001$ ; 16.4% of observations were over areas with 21–40% cover), but stayed constant in the three highest cover classes ( $\chi^2$ , d.f. = 2,  $P > 0.1$ ; a total of 22.6% of observations were over areas with 41–60, 61–80 and 81–100% cover).

TABLE II. Frequency of observations (%) of three behaviours by groups of *M. surmuletus* according to the substratum immediately below the observed group

Substratum	Colonized sites			Uncolonized sites		
	Swimming	Resting	Foraging	Swimming	Resting	Foraging
Dense <i>C. taxifolia</i>	18.6	22.2	1.7			
Endemic macroalgae	11.4	0.0	6.8	45.5	38.5	39.8
<i>P. oceanica</i>	10.0	0.0	0.0	10.9	0.0	0.0
Bare rock	7.1	11.1	3.4	21.8	7.7	15.1
Bare sand	52.9	66.7	88.1	21.8	53.8	45.1

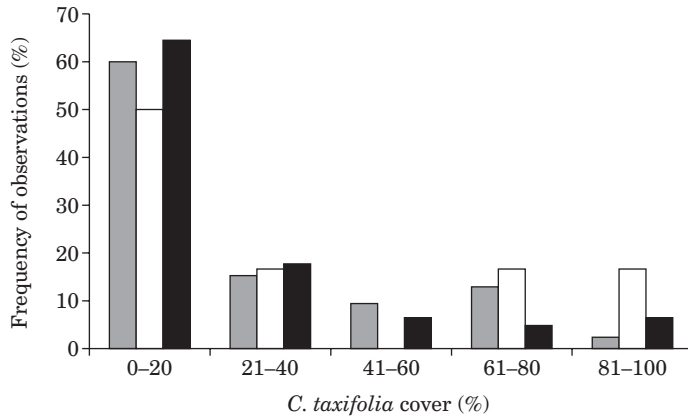


FIG. 2. Frequency of observations of swimming (■), resting (□) and foraging (■) behaviour by *M. surmuletus* in relation to *Caulerpa taxifolia* cover (estimated over a circle of 3 m in diameter) at colonized sites.

The frequency of observations of foraging *M. surmuletus* followed the overall trend, decreasing as *C. taxifolia* cover increased ( $\chi^2$ , d.f. = 4,  $P < 0.001$ ); 64.5% of foraging fish were observed over areas with 0–20% cover, 17.7% over areas with 21–40% cover, and only 17.8% over areas with 41–100% cover (for the three highest cover classes: d.f. = 2,  $P > 0.75$ ). Similarly, the frequencies of observations of resting and swimming groups decreased with increasing *C. taxifolia* cover ( $\chi^2$ , d.f. = 4,  $P < 0.05$  and d.f. = 4,  $P < 0.001$  respectively).

### COMPARISONS OF SITES WITH AND WITHOUT *C. TAXIFOLIA*

The frequency of observations (all size classes pooled) of foraging groups was significantly higher at uncolonized sites than at colonized sites (57.3 and 39.8% respectively;  $\chi^2$ , d.f. = 1,  $P < 0.005$ ; Fig. 3). Conversely, the frequency of

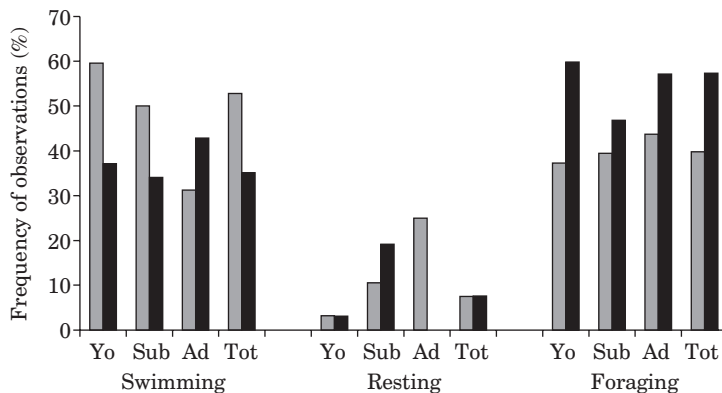


FIG. 3. Frequency of observations of swimming, resting and foraging behaviour all age-classes pooled (Tot) and by single age-class groups (Yo, young; Sub, subadult; Ad, adult) of *M. surmuletus* at colonized (■) and uncolonized (■) sites.



observations of swimming groups was significantly higher at colonized sites than at uncolonized sites (52.8 and 35.1% respectively;  $\chi^2$ , d.f. = 1,  $P < 0.005$ ). The frequencies of observations of resting groups were the same (7.5 and 7.6% respectively;  $\chi^2$ , d.f. = 1,  $P > 0.05$ ).

The frequencies calculated for each size class (for groups composed entirely of a single size class) showed the same tendency as for the frequencies of each activity, all classes pooled (Fig. 3). The frequency of observations of swimming groups was higher at colonized sites than uncolonized sites for groups comprising young or subadult fish, but not for groups comprising adult fish, which were infrequent.

## DISCUSSION

The decline in abundance of *M. surmuletus* following colonization by *C. taxifolia* at Cap Martin has shown the sensitivity of this species to the invasive alga (P. Francour, unpubl. data). The present study has shown behavioural patterns of *M. surmuletus* in response to *C. taxifolia*. The decline in *M. surmuletus* densities, and the patterns in behaviour that were observed, are probably due to the inhibition of foraging by the dense vegetation of *C. taxifolia* meadows. The structure of *C. taxifolia*-dominated habitat differs from that of endemic macroalgae since it develops a network of stolons on the surface of the substratum and possesses an anchorage system of rhizoïds that allow it to colonize any substratum. Moreover, fronds can reach a mean length of 45 cm and a mean density of 3500 thalli m<sup>-2</sup> (T. Thibaut, pers. comm.). This represents a substantial physical obstacle for fishes that forage in sediments, such as *M. surmuletus*. The cover of *C. taxifolia* ranged between 30 and 100% (60% mean) at colonized sites. Despite it being the dominant habitat, however, colonized substratum was clearly unsuitable for foraging by *M. surmuletus* as only 1.7% of 159 groups were observed foraging over *C. taxifolia* (Table II). The bare sandy areas represented the most favourable surfaces within colonized sites (88.1% of the foraging fish were on sand). Such bare sandy areas, however, become scarcer and scarcer as sites are colonized by *C. taxifolia*.

The seagrass *P. oceanica* appeared to present similar barriers to foraging by *M. surmuletus* as did *C. taxifolia*; *P. oceanica* also develops a network of rhizomes upon and inside the sediment. No fishes were observed foraging directly over large beds of *P. oceanica* (De Pirro *et al.*, 1999; pers. obs.). At uncolonized sites, surfaces colonized by endemic macroalgae and bare sand surfaces are suitable for foraging (yielding 39.8 and 45.2% of observations of foraging groups respectively). The morphology of endemic macroalgae (possessing neither roots nor rhizoïds, but a short, fine and flexible thallus) does not appear to present a barrier to seeking food in the sediment. At colonized sites, the surfaces with endemic macroalgae are scarce due to colonization by *C. taxifolia*. Consequently, few observations were made over endemic macroalgae at colonized sites. Resting behaviour was observed over *C. taxifolia* and endemic macroalgae but not over *P. oceanica*. Swimming behaviour was observed over all substrata. These results suggest that *M. surmuletus* exhibits preferences while foraging and resting, but not while swimming. Nevertheless, areas for foraging were more spatially constrained than areas for resting as the

presence of *C. taxifolia* did not prevent *M. surmuletus* from resting but prevented them from foraging. In the same way, Crowder & Cooper (1979) explained that the decline in fish foraging rates with structural complexity is a result of the predator becoming increasingly obstructed in its movements. The presence of vegetation in the foraging environment tends to increase the time a predator needs to track and pursue its prey and also to increase prey escape (Crowder & Cooper, 1982; Anderson, 1984; Cooks & Streams, 1984; Diehl, 1988).

At a local scale (*c.* 7 m<sup>2</sup>), within colonized sites, foraging by *M. surmuletus* decreased drastically with increasing *C. taxifolia* cover. Foraging was mostly concentrated on areas of minimum cover of *C. taxifolia* (<41%). Thus, the presence of areas suitable for foraging determines the distribution of *M. surmuletus* at the scale of metres square.

At a large scale (*c.* 1 ha), the entire area became less favourable, as suitable foraging surfaces became scarcer. The frequency of foraging behaviour observed at colonized sites was 17% lower than at uncolonized sites for all size classes. At colonized sites, the concentration of *M. surmuletus* over areas of low (<41%) *C. taxifolia* cover could present the problem of overlapping foraging ranges and could lead to intraspecific competition. If cover of *C. taxifolia* becomes too high, uncolonized surfaces could become too few to allow the maintenance of *M. surmuletus* populations. The present study has focused on the problem of accessibility to the substratum, but several authors have shown the negative impact of *C. taxifolia* on the benthic fauna (Bellan-Santini *et al.*, 1994; Poizat & Boudouresque, 1996; Stadelmann, 2000; Veillard, 2000). The availability of the food resources could represent an additional problem for *M. surmuletus*. Therefore, the observed *M. surmuletus* decrease at Cap Martin in 1996 could have been the result of fish emigration from colonized sites to uncolonized sites. Movement of adult *M. surmuletus* from colonized shallow areas to deeper water, where *C. taxifolia* becomes scarce, could allow them to reduce the energetic costs during foraging. For young *M. surmuletus* that live in shallower waters, however, migration into deeper waters is unlikely (Macpherson & Duarte, 1991; Machias *et al.*, 1998), and they may therefore be forced to move along the shore.

*Caulerpa taxifolia* is not a suitable habitat for *M. surmuletus*, which appears unable to forage over the dense vegetation of *C. taxifolia* meadows. The increase in cover of *C. taxifolia* is associated with a decrease in density of *M. surmuletus*. This commercially important species is therefore threatened in France as the invasive *C. taxifolia* continues to spread. A predictive tool could be developed to assess changes in *M. surmuletus* populations following colonization by *C. taxifolia*. A link between the present data and the *C. taxifolia* dispersion model of Hill *et al.* (1998) could allow such a predictive tool.

This study is part of a PhD thesis carried out at the University of Nice-Sophia Antipolis' Laboratoire Environnement Marin Littoral and supported by a grant from the Région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Thanks to M. Vanderklift for both reviewing the paper and translating it into English. Thanks to J. De Vaugelas for his advice, to M. Bougeard and M. Den Haan for their help, and to F. Javel for his collaboration in the field.

## References

- Anderson, O. (1984). Optimal foraging by largemouth bass in structured environments. *Ecology* **65**, 851–861.
- Arcuelo, M., Pipitone, C. & Riggio, S. (1989). Aspetti del regime alimentare di *Mullus surmuletus* L. (Pisces, Mullidae) nel golfo di Palermo. *Oebalia* **15**, 67–77.
- Bellan-Santini, D., Arnaud, P. M., Bellan, G. & Verlaque, M. (1994). Résultats préliminaires sur la faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia* des côtes de Provence (Méditerranée nord-occidentale). In *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*, (Boudouresque, C. F., Meinesz, A. & Gravez, V., eds), pp. 365–369. Nice: GIS Posidonie Publications.
- Cooks, W. L. & Streams, W. E. (1984). Fish predation on Notonecta (Hemiptera): relationship between prey risk and habitat utilization. *Oecologia* **64**, 177–183.
- Crowder, L. B. & Cooper, W. E. (1979). Structural complexity and fish–prey interactions in ponds: a point of view. In *Response of Fish to Habitat Structure in Standing Water* (Johnson, D. L. & Stein, R. A., eds), pp 2–10. *Special Publication 6*. Bethesda, MA: American Fisheries Society.
- Crowder, L. B. & Cooper, W. E. (1982). Habitat structure complexity and the interactions between bluegills and their prey. *Ecology* **63**, 1802–1813.
- De Pirro, M., Marchetti, G. M. & Chelazzi, G. (1999). Foraging interactions among three benthic fish in a *Posidonia oceanica* reef lagoon along the Tyrrhenian Coast. *Journal of Fish Biology* **54**, 1300–1309. doi: 10.1006/jfbi.1999.0958.
- Diehl, S. (1988). Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* **53**, 207–214.
- Dionne, M. & Folt, C. L. (1991). An experimental analysis of macrophytes growth forms as fish foraging habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 123–131.
- Downes, B. J., Lake, P. S., Schreiber, E. S. G. & Glaister, A. (1998). Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecological Monographs* **68**, 237–257.
- Fulton, C. J. & Bellwood, D. R. (2002). Patterns of foraging in labrid fishes. *Marine Ecology Progress Series* **226**, 135–142.
- Guidetti, P. (2000). Differences among fish assemblages associated with nearshore *Posidonia oceanica* seagrass beds, rocky-algal reefs and unvegetated sand habitats in the Adriatic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **50**, 515–529.
- Harmelin, J. G. (1996). Des habitats artificiels pour réhabiliter les fonds colonisés par *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. In *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia* (Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. & Gravez, V., eds), pp. 163–168. Barcelona: Publicacions Universitat Barcelona.
- Harmelin-Vivien, M., Francour, P., Harmelin, J. G. & Le Direac'h, L. (2001). Dynamics of fish assemblage alterations caused by the introduced alga *Caulerpa taxifolia* near Menton (France). In *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia* (Gravez, V., Ruitton, S., Boudouresque, C. F., Le Direac'h, L., Meinesz, A., Scabbia, G. & Verlaque, M., eds), pp. 236–245. Lerici: GIS Posidonie Publications.
- Hill, D., Coquillard, P., De Vaugelas, J. & Meinesz, A. (1998). An algorithmic model for invasive species: Application to *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agandh development in the North-Western Mediterranean Sea. *Ecological Modelling* **109**, 251–265.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**, 81–101.
- Machias, A., Somarakis, S. & Tsimenides, N. (1998). Bathymetric distribution and movements of red mullet *Mullus surmuletus*. *Marine Ecology Progress Series* **166**, 247–257.
- Macpherson, E. & Duarte, C. M. (1991). Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series* **71**, 103–112.
- Manatunge, J., Asaeda, T. & Priyadarshana, T. (2000). The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes* **58**, 425–438.

- Meinesz, A., Benichou, L., Blachier, J., Komatsu, T., Lemee, R., Molenaar, H. & Mari, X. (1995). Variations in the structure, morphology and biomass of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean sea. *Botanica Marina* **38**, 499–508.
- Meinesz, A., Belsher, T., Thibault, T., Antolic, B., Ben Mustapha, B., Boudouresque, C. F., Chiavarini, D., Cinelli, F., Cottalorda, J. M., Djellouli, A., El Abed, A., Orestano, C. M., Grau, A., Ivesa, L., Jaklin, A., Langar, H., Masutti-Pascual, E., Peirano, A., Tunesi, L., De Vaugelas, J., Zavodnik, N. & Zuljevic, A. (2001). The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological Invasions* **3**, 201–210.
- Nyström, P. & Pérez, J. R. (1998). Crayfish predation on the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*): the effect of habitat complexity and snail size on foraging efficiency. *Hydrobiologia* **368**, 201–208.
- Poizat, C. & Boudouresque, C. F. (1996). Méiofaune du sédiment dans les peuplements à *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). In *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. (Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A., Gravez, V., eds), pp. 375–386. Barcelona: Publicacions Universitat Barcelona.
- Relini, G., Relini, M. & Torchia, G. (2000). The role of fishing gear in the spreading of allochthonous species: the case of *Caulerpa taxifolia* in the Ligurian Sea. *Journal of Marine Science* **57**, 1421–1427.
- Stadelmann, B. (2000). Impact de l'invasion des herbiers de *Posidonia oceanica* par l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* sur la faune vagile invertébrée de l'infralittoral méditerranéen français (Arthropodes Crustacés et Annélides Polychètes). Travail de diplôme, Université de Genève.
- Suquet, M. & Person-Le Ruyet, J. (2001). *Les rougets barbets (Mullus barbatus, Mullus surmuletus)*. *Biologie, pêche, marché et potentiel aquacole* Plouzané: IFREMER.
- Vega, C. M. E., Castillo, V. & Hernandez De, S. M. (1994). Diet of majorra, *Eucinostomus argenteus*, in relation to the abundance of its prey. *Journal of Fish Biology* **45** (Suppl. A), 255–256.
- Veillard, N. (2000). Impact de la colonisation de *Caulerpa taxifolia* dans les herbiers de Posidonies sur la faune vagile invertébrée de l'infralittoral méditerranéen français (Mollusques et Echinodermes). Travail de diplôme, Université de Genève.
- Verlaque, M. & Fritayre, P. (1994). Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agandh. *Oceanologica Acta* **17**, 659–672.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*, 4th edn. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

### IV.5.2.2. Budget énergétique de l'activité trophique

L'influence de *Caulerpa taxifolia* sur la nutrition de *Mullus surmuletus* a été testée par le biais d'un autre protocole. Les paramètres observés en apnée ont été différents de ceux de l'étude précédente (chapitre IV.5.2.1.).

Cette étude a fait l'objet d'une publication dans *Biodiversity and Conservation* (sous presse) dont nous présentons ici un résumé<sup>1</sup>.

Nous avons voulu étudier l'influence de différentes canopées végétales sur la stratégie de nutrition de *Mullus surmuletus*. Pour ce faire, des groupes de rougets de roche ont été observés durant une durée continue de 12 minutes chacun sur trois sites caractérisés par une prairie de *Caulerpa taxifolia* et/ou *Caulerpa prolifera* (Forsskål) ou un herbier de *Posidonia oceanica* (Figure 1). Pour chaque groupe de rougets observé, la taille et le nombre d'individus ainsi que l'activité (nutrition, nage, repos) ont été relevés. Le délai de chaque activité a été chronométré et la distance parcourue par les poissons estimée visuellement. Le substrat a été caractérisé dans un cercle de 2 m<sup>2</sup> centré sur le groupe. A partir de ces données, nous avons mis au point 4 indices afin de d'estimer l'importance de l'activité (par rapport au repos) (Ia), le budget temporel investi dans la nutrition pendant la période d'activité (Ib), le nombre de changement de surfaces investiguées pour la nutrition (ou l'inaccessibilité / indisponibilité de la ressource trophique) (Ic) et la distance parcourue pour la recherche de nourriture (Id).

Seule l'importance de l'activité (Ia) était constante sur les trois sites. Les trois autres indices reflétant l'effort de nutrition présentaient des variations significatives intersite liées aux variations de couvert végétal (Tableau 1). L'augmentation du recouvrement en *Caulerpa* spp. diminuait la distance parcourue par les rougets pour la recherche de proies (Id) ainsi que l'accessibilité et/ou la disponibilité de la ressource alimentaire (Ic) (Tableau 2). L'augmentation du recouvrement en *P. oceanica* influençait la distance parcourue pour la recherche de proies alors que la présence d'algues photophiles n'influençait aucun indice. Ces changements de pattern de nutrition relatifs à la présence de *Caulerpa* spp. ou de *P. oceanica* sont certainement liés à la structure de ces végétaux (rigidité, réseau de stolons ou de rhizomes dans les sédiments), très différente de celle des algues photophiles (thalle flexible, absence de système d'ancrage). Par ailleurs, la limitation de la ressource alimentaire liée à *C. taxifolia* (Bellan-Santini *et al.*, 1996) et la réduction des surfaces de sable favorables à l'alimentation (chapitre IV.5.2.1.) peuvent induire une diminution de la capture de proies par *M. surmuletus*.

Sur les prairies de *C. taxifolia*, les rougets de roche disposent d'un temps limité pour maximiser leur gain d'énergie. De plus, la diminution des surfaces favorables à l'alimentation sur les prairies de *C. taxifolia* pourrait poser un problème de compétition intraspécifique.

---

<sup>1</sup> Les figures, tableaux et références bibliographiques cités dans le résumé sont ceux contenus dans la publication qui suit.



## How invasive alga species (*Caulerpa taxifolia*) induces changes in foraging strategies of the benthivorous fish *Mullus surmuletus* in coastal Mediterranean ecosystems

S. LONGEPIERRE\*, A. ROBERT, F. LEVI and P. FRANCOUR

Laboratoire Environnement Marin Littoral, Gestion de la Biodiversité. E.A. 3156, Université de Nice-Sophia Antipolis, Faculté des Sciences, Parc Valrose, 06 108 Nice Cedex 2, France; \*Author for correspondence (e-mail: longepie@unice.fr; fax: +33-494-076-849)

Received 19 May 2003; accepted in revised form 20 October 2003

**Key words:** Benthivorous fish, *Caulerpa taxifolia*, Conservation, Foraging behaviour, Invasive algae, Mediterranean ecosystem, *Mullus surmuletus*

**Abstract.** The foraging behaviour variability of three striped red mullet (*Mullus surmuletus* L. 1758) populations with respect to the vegetation cover was examined along the French Mediterranean coasts. We tested both the carrying capacity of different habitats and the hypothesis of a food segregation by the invasive alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, on the functioning of benthic fish populations. The results indicated a significant site effect on *M. surmuletus* foraging behaviour and movements. The vegetation cover may play an important role in modifying the striped red mullet cost of foraging (sampling effort) and thus its strategy of prey capture. As long as the cover of marine phanerogams and/or macrophyte algae (Caulerpaceae) increases, the foraging budget and the distances covered in search of prey decreases significantly. Similarly, the striped red mullet increases the prospected sample periods to augment its foraging success, swimming above the bottom. These changes are related to the development of a dense superficial network of plagiotropic rhizomes and stolons, and to the reduction of space between fronds that limits the accessibility to resources and may increase intra-specific food competition. The role of *C. taxifolia* does not differ from that of other marine phanerogams but induces significant changes in the structure of Mullidae populations at the local level. The rapid expansion of Caulerpaceae in the Mediterranean Sea, could constitute a real threat for the balance of the marine coastal biodiversity and the ecology of *M. surmuletus*, which is considered a flagship species for coastal Mediterranean demersal fisheries.

### Introduction

For 20 years, the increased urbanisation of the Mediterranean coastline, as well as coastal tourism and fishery activities have threatened the long-term survival of various marine ecosystems (Francour et al. 1999; Harmelin-Vivien 2000). In order to avoid a drastic reduction of the biodiversity and a negative feedback effect on the local economy along the French, Spanish and Italian coastlines, the monitoring of marine ecosystems and the improvement of fishing techniques has become a priority in terms of management (Pinnegar et al. 2000; Francour et al. 2001; Kaiser et al. 2002). Approximately 10 macrophytic allochthonous algal species currently have been identified as a threat to the coastal and infra-coastal ecosystem balance in the Mediterranean (Verlaque and Fritayre 1994; Boudouresque and Verlaque 2002).

The most emblematic species due to its high growth rate and rapid spreading is *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. Discovered in 1984, in Monaco (N43°43'53.0"; E7°25'36.1"; Meinesz and Hesse 1991), its actual distribution area now includes Spain, Croatia, Tunisia, and even California (Gili 2000; Jousson et al. 2000; Langar et al. 2000). Temperature, light intensity, depth and habitat types have permitted its large seasonal variations of covering and biomass. The biomass reaches an average between 5100 and 13,920 fronds m<sup>-2</sup> (max: 25,000 fronds m<sup>-2</sup>) without any decrease of covering in colonised areas (Meinesz et al. 1995; Komatsu et al. 1997; Ceccherelli and Cinelli 1998). Thus, added to fishery constraints, the colonisation by *C. taxifolia* induces significant changes in ecosystems with serious threats at the habitat and plant diversity levels as well as for echinoderms and benthivorous fish assemblages (Boudouresque et al. 1995, 1996; Francour et al. 1995; Harmelin-Vivien et al. 1999).

Thus, we studied populations of benthivorous fish whose densities have been affected by the introduction of *C. taxifolia*. The striped red mullet species (*Mullus surmuletus* L. 1758) was studied. The biology and the trophic ecology of this species is currently well known (Golani and Galil 1991; N'Da and Deniel 1993; Labropoulou et al. 1997). Nevertheless, despite its economical value, any fish farming concession can allow the rapid embryogenic development and growth of juveniles for this species (Suquet and Person-Le Ruyet 2001) submitted to a high fishing pressure in the Mediterranean (catches increased in about 70% in 20 years; Reñones et al. 1995; Coppola 2001). Thus, the stability of Mullidae populations already appears critical on the Italian and Spanish coastlines (Suquet and Person-Le Ruyet 2001).

We tested the local adaptability of the striped red mullet foraging and prey capture strategies with respect to the type of the vegetation cover and structure. Based on the hypothesis of a food segregation by *C. taxifolia*, we also investigated the differences in fish population structure among and within sites.

## Material and methods

The analysis of foraging strategy and movement of *M. surmuletus* with respect to the vegetation composition and covering were performed in three geographically distinct areas located on the eastern French Mediterranean coasts (Alpes Maritimes, Figure 1). Two sites are colonized by *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux and/or *C. taxifolia* (Golfe Juan bay, N43°34', E7°05'; Menton, Cap Martin, N43°45', E7°29') whereas the third is characteristic of *Posidonia oceanica* seagrass beds (Cap d'Antibes, La Garoupe beach, N43°33', E7°08'). At each site, all the observations were made in the fall (September, October) by the same underwater skin diver from 9:30 to 17:00, according to visual censuses on linear transects along the coastline from 0 to -10m depth. A total of 33 groups of striped red mullet (92 individuals) were followed continuously for 12 min minimum. For each group, the number of individuals per size class (small < 10 cm < medium < 20 cm < large) were noted. Behaviour was recorded according to three modalities (foraging, swimming, inactivity). The duration of each modality was evaluated using a waterproof chronometer and the

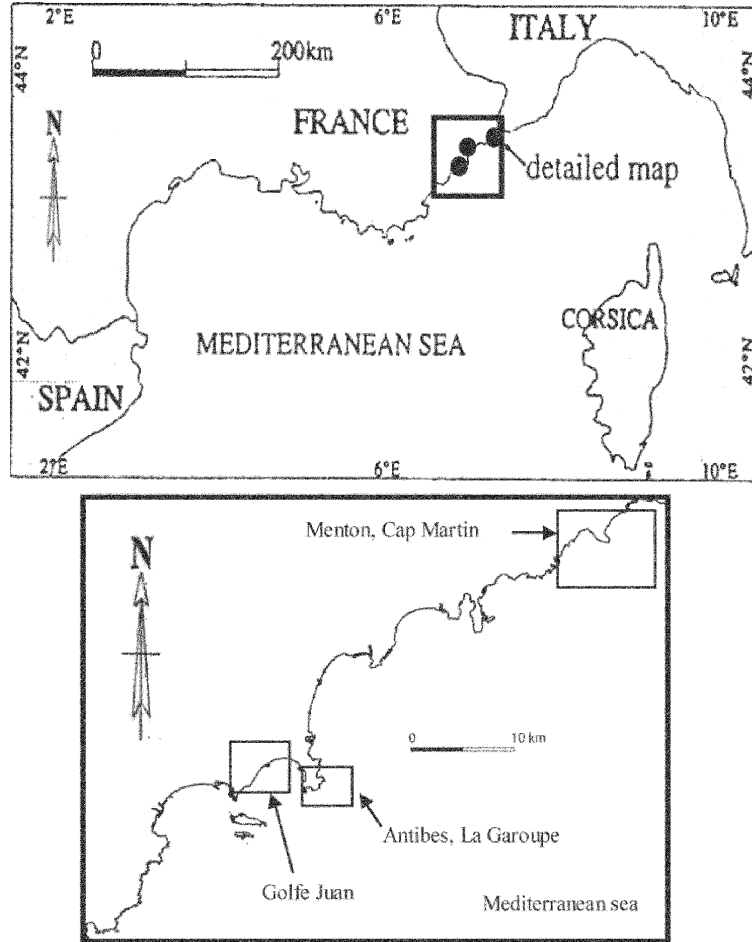


Figure 1. Location of the three study sites sampled on the French Mediterranean coastline (GPS positioning are given in the text).

distance covered was visually assessed. The nature and the percentage of the vegetation cover in the different habitats were noted within a 2 m<sup>2</sup> surface below the observed group. The depth at which the striped red mullets were observed was measured using a depth gauge with a precision of 0.1 m (UWATEC).

We proposed four new indices to assess the following patterns:

- (a) The activity budget ( $I_a$ , importance of time spent foraging and swimming). For each group 'i'  $I_{a_i}$  was evaluated using Eq. (1):

$$I_{a_i} = \frac{\sum_1^{n_i} (t_{\text{for}} + t_{\text{swim}})}{T} \quad (1)$$



where  $t_{\text{for}}$  is the total time spent foraging (s),  $t_{\text{swim}}$  the total time spent swimming (s),  $n_i$  the number of observations for the 'i' trailed group, and  $T$  is the total length of the trailing period (s).  $Ia_i$  corresponds to the proportion of the trailing period of the group 'i' devoted to activity. An important value of  $Ia$  illustrates a short period of inactivity.

- (b) The foraging budget ( $Ib$ , importance of activity time spent foraging, Eq. (2).

$$Ib_i = \frac{\sum_1^{n_i} t_{\text{for}}}{\sum_1^{n_i} (t_{\text{for}} + t_{\text{swim}})} \quad (2)$$

$Ib_i$  corresponds to the proportion of the total activity time of the group 'i' devoted to foraging behaviour. An important value of  $Ib$  illustrates the preponderance of feeding activity over movements.

- (c) The foraging attempts ( $Ic$ , weighted frequency of feeding activity, Eq. (3).

$$Ic_i = \frac{(\sum_1^{n_i} \text{For}_{\text{obs}})}{(\sum_1^{n_i} t_{\text{for}})} \times T \quad (3)$$

$\text{For}_{\text{obs}}$  is the number of foraging observations. The other terms of the equation represent the coefficient of weighting. It illustrates the relative importance of the foraging budget with respect to the total trailing period.  $Ic_i$  corresponds to the food sampling effort of the group 'i'.

- (d) The foraging distances ( $Id$ , weighted distance covered during foraging activity, Eq. (4).

$$Id_i = \frac{(\sum_1^{n_i} \text{For}_{\text{dist}})}{(\sum_1^{n_i} t_{\text{for}})} \times T \quad (4)$$

$\text{For}_{\text{dist}}$  is the distance covered during the foraging activity.  $Id_i$  corresponds to the moving effort induced by the foraging activity of the group 'i'.

$Ic$  and  $Id$  indices are respectively interpreted as the exploring strategy of the *M. surmuletus* groups and the spatial heterogeneity of food resources in the habitats. We assumed that  $Ic$  is positively correlated to resource dispersal and  $Id$  to its local abundance for the fishes. Hence,  $Ib$ ,  $Ic$  and  $Id$  indices allow to assess the striped red mullet foraging effort.

### Statistical analysis

After verifying the independence between the total trailing time and the recorded frequency for each behavioural modality (foraging, swimming, inactive), the foraging variability among populations and habitats (site effect) was analysed using generalised linear models (GLM). The influence of the vegetation structure (type and cover, %) on the site, depth, and site\*depth effects for each index were tested using the model (5).

$$I = a + b \times \text{site} + c \times \text{depth} + d \times (\text{site} \times \text{depth}) \quad (5)$$

Inactive Mullidae groups ( $N = 3$ ) were suppressed for Ib, Ic and Id assessments and the foraging behaviour was analysed regardless of the groups or the sites studied. For clarity, the feeding behaviour observed on heterogeneous bottoms (vegetation–sand ecotone, for example) were suppressed. In any case, for each group of *M. surmuletus*, the lapses of time spent on identical and homogeneous substratum (% in terms of plant species and cover) were grouped and the indices recalculated. The impact of the plant root systems (rhizomes and stolons) on food resource accessibility for the striped red mullet was studied comparing the relationships obtained from Caulerpaceae meadows (*C. taxifolia*, *C. prolifera*) to those found for the other plant associations with or without photophilic algae. For this we used polynomial, exponential and linear regressions and presented the model explaining the highest variance of  $R^2$  (Zar 1999).

Finally, the analysis of the local variability for the striped red mullet populations was performed taking into account all of the observed groups. After pooling the data corresponding to the different habitats (with and without Caulerpaceae, respectively C+ and C–) the analysis of the population structure and the relative importance of each size class (small, medium and large, respectively 74, 35, 11 individuals) among the habitats was performed using two way Chi-square tests to determine pair-wise differences.

## Results

The striped red mullet groups were observed on a high diversity of plant associations including marine phanerogam beds (*Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa*), Caulerpaceae (*C. taxifolia*, *C. prolifera*) and photophilic algae (*Padina pavonica*, *Acetabularia acetabulum*, *Acrothamnion preisei*, *Corallina elongata*, *Cryptotemia elongata*, *Lithothamnion* sp., *Spongites notarisii*, *Rodophyllis divaricata*, *Halopteris scoparia*, *Peyssonnelia* sp.).

### *Assessment of foraging strategies*

#### *Variations among populations*

In coastal environments, the presence of invasive algae such as *C. taxifolia* did not modify the striped red mullet's activity budget (Ia), which remained constant regardless of the site or depth (Table 1). Nevertheless, the foraging budget and the food exploring indices (respectively Ib, Ic) presented significant variations with site, with maximum values obtained for the habitats without Caulerpaceae (Cap d'Antibes, mean Ib =  $0.91 \pm 0.04$ ; mean Ic =  $5.40 \pm 1.41$ ). Depth influenced the *M. surmuletus* foraging budget and the foraging distance indices (respectively Ib, Id, Table 1). Both indices exhibited highest mean values for low depth (mean Ib =  $0.90 \pm 0.03$ ; mean Id =  $22.10 \pm 2.30$ , between 0 and –5 m) but only Id decreased with depth. The significant site \* depth interactions found for the Ib and Ic indices could be explained by the low number of active mullet groups observed between 0 and –5 m depth at Cap Martin comparing to other sites.

Table 1.  $p$ -values and significant levels (in parentheses) associated with site, depth and site  $\times$  depth interaction effects on activity budget and foraging effort indices for *M. surmuletus* populations in northern Mediterranean shallow areas.

Index <sup>a</sup>	Site	Depth	Site $\times$ depth	$N^b$
Ia	0.71(ns)	0.97(ns)	0.62(ns)	33
Ib	0.01*	0.02*	0.01*	29
Ic	0.04*	0.33(ns)	0.04*	29
Id	0.51(ns)	0.02*	0.23(ns)	29

<sup>a</sup>Ia, Ib are the activity and foraging budget indices; Ic, foraging attempt index; Id, foraging distance index.

<sup>b</sup> $N$  is the sample size (number of groups).

Table 2. Relation between activity budget and foraging effort indices and vegetation cover and structure for *M. surmuletus* in northern Mediterranean shallow areas. Table (A) shows matrix of  $R$  values and sample sizes (in parentheses). Terms and statistical results of significant relationships are shown in Table (B).

(A)					
	Ia	Ib	Ic	Id	$t_{\text{for}}/T$
$V_c$	-0.06 (38)	-0.19 (24)	0.25 (22)	-0.005 (21)	0.10 (22)
$PA_c^-$	-0.28 (24)	-0.52 (19)*	0.58 (17)*	-0.72 (16)**	-0.28 (17)
$P_c$	0.37 (12)	-0.50 (10)	0.46 (10)	-0.73 (9)*	0.29 (10)
$C_c$	-0.42 (13)	-0.62 (9)	0.86 (7)*	-0.78 (7)*	-0.32 (7)
$C_c^-$	0.13 (31)	0.02 (20)	0.06 (20)	0.19 (19)	0.41 (20)

(B)								
$y$	$x$	$a$	$b1$	$b2$	$F$	$p$	$R^2$	$N$
Ib	$PA_c^-$	1.02	-0.002	-	6.34	0.02	0.27	19
Ic	$PA_c^-$	0.42	0.21	-	7.55	0.01	0.33	17
Id	$PA_c^-$	22.37	0.28	-0.006	7.21	0.008	0.54	16
Id	$P_c$	44.40	-0.53	-	8.12	0.025	0.54	9
Ic	$C_c$	1.90	0.09	-	13.74	0.014	0.73	7
Id	$C_c$	25.09	-0.14	-	8.00	0.036	0.62	7

\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ ; all other values are not significant  $p > 0.05$ ; Ia, Ib, activity and foraging budget indices; Ic, foraging attempt index; Id, foraging distance index;  $t_{\text{for}}$ , total time spent foraging,  $s^{-1}$ ;  $T$ , total length of the trailing period,  $s^{-1}$ ;  $V_c$ , vegetation cover for all species;  $C_c$ , Caulerpaceae cover;  $C_c^-$ , vegetation cover without Caulerpaceae;  $PA_c^-$ , vegetation cover without photophilic algae;  $P_c$ , marine phanerogams cover;  $a$ , intercept of the regression;  $b1$  and  $b2$ , the first and second order coefficients for quadratic equations; where only  $b1$  is given, this is for a linear regression.  $F$  and  $P$  are for the ANOVA of the regression and  $N$  is the sample size (number of groups).

#### Variations among vegetation cover and structure

Considering all vegetation types frequented during the feeding periods, no relationships appeared between cover and the different indices (Table 2(A),  $V_c$ ). Nevertheless, the removal of data relative to photophilic algae allowed us to show a

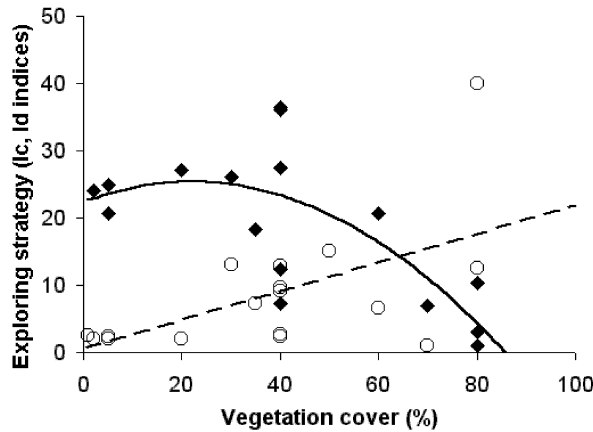


Figure 2. Variations of *Mullus surmuletus* foraging patterns according to the vegetation cover percentage (except photophilic algae). Regression equations for these relationships are detailed in Table 2(B). The foraging attempts index and the foraging distances covered are respectively represented by circles (Ic,  $R^2=0.33$ ) and diamonds (Id,  $R^2=0.54$ ).

significant effect of plants with a superficial network of plagiotropic rhizomes and stolons (vegetation cover without photophilic algae,  $PA_c^-$ ), like *Caulerpa* spp., on the striped red mullet feeding behaviour. The foraging budget of *M. surmuletus* was limited by the vegetation cover (Ib, Table 2(B)). In the same way, this cover ( $PA_c^-$ ) significantly influenced the exploring strategy of the groups (Ic, Id; Table 2(B), Figure 2). The increase of vegetation cover without photophilic algae was followed by an increase in the number of feeding attempts and a decrease of foraging distances covered.

Even if the phanerogam cover ( $P_c$ ) could play a role in food accessibility (Id, Table 2), the observed variations of Ic and Id are mainly explained by the presence of the Caulerpaceae (*C. taxifolia*, *C. prolifera*). Its cover induced a significant increase in prospecting attempts for food (Ic, Table 2(B), Figure 3). Concurrently, foraging distances decreased (Table 2(B), Figure 3). No significant relationship was shown for the ratio ' $t_{for}/T$ ', regardless of the type of vegetation present (Table 2(A and B)). Then, the variations observed for Ic and Id reflect only changes in the number of foraging attempts and foraging distance covered.

#### Consequences for fish populations

There was no difference in the total number of individuals per group between the sites (Mann–Whitney  $U$ -test,  $p=0.21$ ). The frequency of each size class in *M. surmuletus* populations (small, medium, large individuals) differed among habitats (two way  $\chi^2$  test,  $df=2$ ,  $p < 0.0001$ ). This difference was mainly due to the scarcity of large individuals on Caulerpaceae meadows (1.19% of the individuals) whereas they constituted 27.8% of the individuals observed in *Posidonia oceanica* seagrass beds (Figure 4). For the small and medium size classes there were no major changes

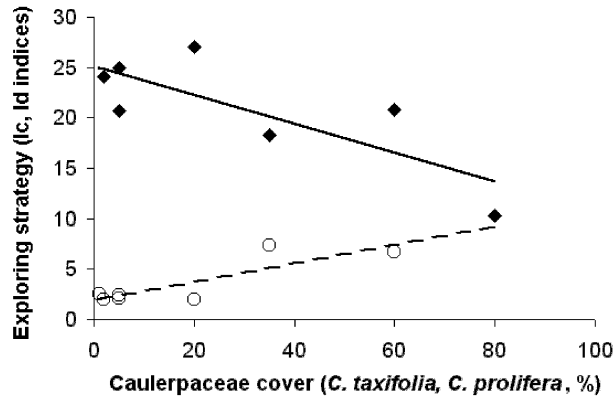


Figure 3. Variations of *Mullus surmuletus* foraging behaviour pattern according to Caulerpacae cover (*C. taxifolia* and *C. prolifera*). Regression equations for these relationships are detailed in Table 2(B). The foraging attempts index and the foraging distances covered are respectively represented by circles (Ic,  $R^2=0.73$ ) and diamonds (Id,  $R^2=0.62$ ).

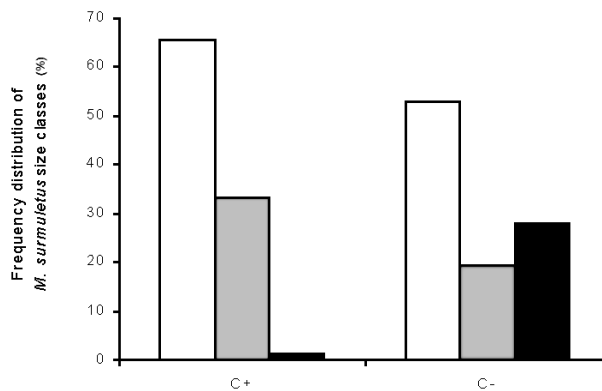


Figure 4. Frequency distribution of *Mullus surmuletus* size classes ( $\pm$ S.E.) among sites. White, grey and black histograms represent respectively small, medium and large individuals. C+ and C- correspond respectively to sites with and without *C. taxifolia*.

in the distribution pattern between the sites (two way  $\chi^2$  test,  $df=1$ ,  $p < 0.51$ , Figure 4). Their abundance (small and medium pooled) was significantly superior to large individuals in shallow areas (two way  $\chi^2$  test,  $df=1$ ,  $p < 0.0001$ ).

## Discussion

In spite of a constant activity budget (Ia), the important variability in the foraging effort of *M. surmuletus* in the areas investigated in Mediterranean shallow waters,

Table 3. Annual changes in *M. surmuletus* population density (mean number of ind. 10 m<sup>2</sup> ± S.E.) according to size classes in *C. taxifolia* meadows from 1992 to 1998 at Cap Martin, France (recalculated from Francour et al. (1995) and Francour unpublished data).

Years	Total	Small	Medium	Large
1992	0.071 ± 0.010	0.012 ± 0.003	0.058 ± 0.010	0.001 ± 0.001
1993	0.063 ± 0.008	0.010 ± 0.003	0.040 ± 0.007	0.013 ± 0.003
1994	0.078 ± 0.010	0.00 ± 0.00	0.050 ± 0.007	0.028 ± 0.007
1995	0.053 ± 0.010	0.014 ± 0.005	0.025 ± 0.005	0.014 ± 0.007
1996	0.028 ± 0.005	0.003 ± 0.002	0.022 ± 0.005	0.003 ± 0.001
1997	0.038 ± 0.007	0.003 ± 0.002	0.019 ± 0.004	0.017 ± 0.005
1998	0.032 ± 0.011	0.00 ± 0.00	0.029 ± 0.011	0.004 ± 0.004

indicated local adaptability according to habitat diversity. The reduction of benthic macrofauna diversity and abundance with depth (Karakassis and Eleftheriou 1997) associated with *M. surmuletus* diet and energetic requirements could explain the decrease in foraging distances covered between 0–10 m depth (Id).

Our results show that prey capture and foraging efforts depend on vegetation cover and structure. Both density and vegetation cover of plants characterised by a superficial crawling system (rhizomes and stolons) limit the foraging time (Ib) and the distances covered to catch prey (Id). In contrast, they promote the striped mullet's foraging attempts (Ic). The changes in *M. surmuletus* exploring strategy are mainly observed on the Caulerpaceae meadows. Because of its structure and its high growing rate, a rapid increase of Caulerpaceae cover leads to a strong sandy patch sparseness. Furthermore, the important reduction in prey abundance and diversity occurring on these habitats (crustaceans: Arculeo and Pipitone 1989; Bellan-Santini et al. 1996) associated with the increase of sandy patch dispersal may limit the prey capture probability (foraging success) for this specialist species (Labropoulou et al. 1997; Vassilopoulou et al. 2001). Therefore, as the foraging distances decrease, individuals switch rapidly towards new, and probably more profitable, habitats. This adaptative behaviour is in accordance with the optimal foraging theory and the patch model for food availability (Schoener 1971; Crowder and Cooper 1982; Devries et al. 1989; Dionne and Folt 1991). On Caulerpaceae meadows, the Mullidae have a limited time to maximise the rate of energy gain. Because of its spreading ability, *C. taxifolia* could decrease the growth and survival of *M. surmuletus* by affecting the energetic return rates (which depend upon prey availability, Gotceitas 1990; Harrel and Dibble 2001).

Finally, in autumn (survey period), *C. taxifolia* exhibits its highest frond density and length (Meinesz et al. 1995) whereas *M. surmuletus* populations recruit in shallow waters. Yet, anatomical adaptations of *M. surmuletus* to assist in foraging and prey capture increase its sensitivity with regard to benthic meiofauna changes, especially in the recruitment and growth areas (Golani and Galil 1991; Aguirre and Lombarte 1999). Thus, the antagonistic superposition of both *C. taxifolia* and Mullidae biological cycles could considerably increase the intra-specific competition for food during the fish growing period (Grossman 1980; Darnaude et al.

2001). Indeed, monthly measurements of *M. surmuletus* densities between 1992 and 1998 confirm this hypothesis. The colonisation of shallow habitats by *C. taxifolia* induces a significant decrease of mean densities for benthivorous species compared to non-colonised sites (Harmelin et al. 2001). Densities of *M. surmuletus* populations regularly decreased over 50% between 1992 and 1998 on *C. taxifolia* meadows and this drastic reduction was mainly explained by medium and small size class changes in density (Table 3).

## Conclusion

Our results showed that the habitat complexity in shallow areas of the Mediterranean, could explain the high variability observed in foraging efforts and movements among populations of *M. surmuletus*. In addition to a phenotypic plasticity and a patchy distribution of populations (Manuris et al. 1998), the formation of macroalgae mats (*C. taxifolia*) and the resulting food segregation actually change the structure of the fish population. Thus, this could lead to an increase of intra-specific competition for food resources within the different size classes. *C. taxifolia* covers large areas and limits the sandy habitats which normally provided the highest availability of food for this fish species would require the setting up of *in situ* conservation measures. For example, the selective extraction and the biomass control could be more efficient than a difficult and costly complete eradication. Thus, the emblematic and economical species of the traditional fishing in the Mediterranean, *M. surmuletus*, could be used as an umbrella species for both the management of high economic demersal species recruited in shallow areas and the conservation of marine habitat biodiversity.

## Acknowledgements

The authors are thankful to the anonymous referees for their constructive comments on the manuscript. We are also greatly indebted to Kim Boulukos for having corrected the final English version of the text. This study was supported by the Agence de l'Eau, the Region Provence Alpes-Côte d'Azur and the DIREN PACA.

## References

- Aguirre H. and Lombarte A. 1999. Ecomorphological comparison of sagittae in *Mullus barbatus* and *Mullus surmuletus*. *Journal of Fish Biology* 55: 105–114.
- Arculeo M. and Pipitone C. 1989. Aspetti del regime alimentare di *Mullus surmuletus* L. (Pisces, Mullidae) nel Golfo di Palermo. *Oebalia* 15: 67–77.
- Bellan-Santini D., Arnaud P.M., Bellan G. and Verlaque M. 1996. The influence of the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*, on the biodiversity of the Mediterranean marine biota. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 235–237.
- Boudouresque C.F. and Verlaque M. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin* 44: 32–38.

- Boudouresque C.F., Meinesz A., Ribera M.A. and Ballesteros E. 1995. Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: consequences of a major ecological event. *Scienza Marina* 59: 21–29.
- Boudouresque C.F., Lemée R., Mari X. and Meinesz A. 1996. The invasive alga *Caulerpa taxifolia* is not suitable diet for the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquatic Botany* 53: 245–250.
- Ceccherelli G. and Cinelli F. 1998. Habitat effect on spatio-temporal variability in size and density of the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series* 163: 289–294.
- Coppola S.R. 2001. Inventory of artisanal Fishery communities in the western-central Mediterranean. FAO-COPEMED Project, FAO-FIRM, Rome, pp. 1–64.
- Crowder L.B. and Cooper W.E. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey. *Ecology* 63: 1802–1813.
- Darnaude A.M., Harmelin-Vivien M.L. and Salen-Picard C. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiformes) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 119–127.
- Devries D.R., Stein R.A. and Chesson P.L. 1989. Sunfish foraging among patches: the patch-departure decision. *Animal Behaviour* 37: 455–464.
- Dionne M. and Folt C.L. 1991. An experimental analysis of macrophyte growth forms as fish foraging habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 123–131.
- Francour P., Harmelin-Vivien M., Harmelin J.G. and Duclerc J. 1995. Impact of *Caulerpa taxifolia* colonization on the littoral ichthyofauna of north-western Mediterranean sea: preliminary results. *Hydrobiologia* 300: 345–353.
- Francour P., Ganteaume A. and Poulain M. 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros national park (north western Mediterranean sea). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 9: 391–400.
- Francour P., Harmelin J.G., Pollard D. and Sartoretto S. 2001. A review of marine protected areas in the northwestern Mediterranean region: sitting, usage, zonation and management. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems* 11: 155–188.
- Gili J.M. 2000. Frontline view of an invasion. *Science* 287: 1762.
- Golani D. and Galil B. 1991. Trophic relationships of colonizing and indigenous goatfish (Mullidae) in the eastern Mediterranean with special emphasis on decapod crustaceans. *Hydrobiologia* 218: 27–33.
- Gotceitas V. 1990. Variation in plant stem density and its effects on foraging success of juvenile bluegill sunfish. *Environmental Biology of Fishes* 27: 63–70.
- Grossman G.D. 1980. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the Bay goby (Pisces: Gobiidae). *Oecologia* 47: 233–238.
- Harmelin-Vivien M. 2000. Influence of fishing on the trophic structure of fish assemblages in the Mediterranean seagrass beds. In: CIESM Publ. (ed) *Fishing Down the Mediterranean Food Webs?* Kerkyra, 26–30 July 2000, CIESM Workshop Series 12, Monaco, pp. 39–41.
- Harmelin-Vivien M., Francour P. and Harmelin J.G. 1999. Impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean fish assemblages: a six year study. In: UNEP (ed) *Proceedings of the Workshop on Invasive Caulerpa species in the Mediterranean*, Heraklion, Crete, Greece, 18–20 March 1998, MTS 125, UNEP, Athens, pp. 127–138.
- Harmelin-Vivien M., Francour P., Harmelin J.G. and Le Direac'h. 2001. Dynamics of fish assemblage alterations caused by the introduced *Caulerpa taxifolia* near Menton (France). In: GIS Posidonie Publ. (ed) *Proceedings of the Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Lerici, Italy, 1–2 February 2001, pp. 236–245.
- Harrel S.L. and Dibble E.D. 2001. Foraging efficiency of juvenile bluegill, *Lepomis macrochirus*, among different vegetated habitats. *Environmental Biology of Fishes* 62: 441–453.
- Jousson O., Pawlowski J., Zanetti L., Echman F.W., Dini F., Di Giuseppe G. et al. 2000. Invasive alga reaches California. *Nature* 408: 157–158.
- Kaiser M.J., Collie J.S., Hall S.J., Jennings S. and Poiner I.R. 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish and Fisheries* 3: 114–136.
- Karakassis I. and Eleftheriou A. 1997. The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 160: 185–196.



- Komatsu T., Meinesz A. and Buckles D. 1997. Temperature and light responses of alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean Sea. Marine Ecology Progress Series 146: 145–153.
- Labropoulou M.A., Machias N., Tsimenides A. and Eleftheriou A. 1997. Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758. Fisheries Research 31: 257–267.
- Langar H., Djellouli A., Ben Mustapha K. and El Abed A. 2000. Première signalisation de *Caulerpa taxifolia* en Tunisie. Bulletin de l'Institut National des Sciences et Techniques de la Mer 27: 1–8.
- Manuris Z., Apostolidis A.P., Panagiotaki P., Theodorou A.J. and Trantaphyllidis C. 1998. Morphological variation between red mullet populations in Greece. Journal of Fish Biology 52: 107–117.
- Meinesz A. and Hesse B. 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. Oceanologica Acta 14: 415–426.
- Meinesz A., Benichou L., Blachier J., Komatsu T., Lemee R., Molenaar H. et al. 1995. Variations in the structure, morphology and biomass of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean sea. Botanica Marina 38: 499–508.
- N'Da K. and Deniel C. 1993. Sexual cycle and seasonal changes in the ovary of the red mullet *Mullus surmuletus*, from the southern coast of Brittany. Journal of Fish Biology 43: 229–244.
- Pinnegar J.K., Polunin N.V.C., Francour P., Badalamenti F., Chemello R., Harmelin-Vivien M.L. et al. 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. Environmental Conservation 27: 179–200.
- Reñones O., Massuti E. and Morales-Nin B. 1995. Life history of the red mullet *Mullus surmuletus* from the bottom-trawl fishery off the Island of Majorca (north-west Mediterranean). Marine Biology 123: 411–419.
- Schoener T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics 2: 369–404.
- Suquet M. and Person-Le Ruyet J. 2001. Les rougets barbets (*Mullus barbatus*, *Mullus surmuletus*) Biologie, pêche, marché et potentiel aquacole. In: IFREMER (ed) France, pp. 1–47.
- Vassilopoulou V., Papaconstantinou C. and Christides G. 2001. Food segregation of sympatric *Mullus barbatus* and *Mullus surmuletus* in the Aegean Sea. Israel Journal of Zoology 47: 201–211.
- Verlaque M. and Fritayre P. 1994. Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. Oceanologica Acta 17: 659–672.
- Zar J.H. 1999. Biostatistical Analysis. 4th edn. International Edition, 663 p.

### IV.5.3. Discussion

L'étude réalisée sur la nutrition de *Symphodus ocellatus* et *Mullus surmuletus* nous a permis de montrer que *Caulerpa taxifolia* peut avoir une influence sur ces deux espèces par le biais de processus mécaniques identiques. Malgré leur différence de taille (13 cm et 40 cm à l'âge adulte, respectivement), ces poissons rencontrent le même problème sur les prairies de *C. taxifolia* lors de la recherche de nourriture. En effet, les crénilabres ocellés sont gênés dans leurs mouvements du fait de l'abondance et de la longueur des frondes de *C. taxifolia*, alors que les rougets de roche, eux, arrivent à se mouvoir dans la canopée de *C. taxifolia* mais rencontrent une gêne lors de la détection des proies à l'aide de leurs barbillons. Les rougets de roche, poissons benthomésophages, qui recherchent leurs proies sur le fond, fréquentent essentiellement les taches de sable restées libres sur la prairie (quand elles persistent encore) ou quittent ces zones colonisées pour de nouvelles aires encore libres. En revanche, les crénilabres ocellés, en raison de leur nature microphage et sédentaire, s'adaptent aux contraintes de l'environnement colonisé par *C. taxifolia* et nagent juste au dessus du substrat, dans la colonne d'eau, pour se nourrir de proies planctoniques. L'influence de l'algue sur la nutrition des poissons est maximale de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver lorsque la densité et la longueur des frondes sont maximales.

Le changement de mode alimentaire chez *S. ocellatus* sur les prairies de *C. taxifolia* et les déplacements de *M. surmuletus* en direction de zones plus favorables pourraient correspondre à l'optimisation du rendement énergétique de l'activité trophique décrite par la théorie de « l'optimal foraging » (voir références dans Helfman, 1994).

Le bilan énergétique de l'alimentation dépend de la nature et de la niche écologique des proies consommées par un prédateur (Li et Brocksen, 1977 ; Metcalfe, 1986 ; Volk *et al.*, 1984). *Symphodus ocellatus*, nous l'avons vu, développe une adaptation alimentaire sur les prairies de *C. taxifolia*. Quel est le coût de ce « nouveau mode alimentaire » ? L'investissement énergétique est-il le même que pour un comportement trophique classique. Le coût énergétique de ce mode alimentaire peut-il être impliqué dans le ralentissement apparent de croissance constaté chez les jeunes poissons à la fin de l'hiver (chapitre IV.2.) ?

Afin de répondre à ces questions, nous avons étudié à l'aide de différents paramètres « l'état physiologique » des poissons (chapitre IV.6.).

## IV.6. Croissance et composition corporelles

### IV.6.1. Croissance pondérale

#### Introduction

La condition est une mesure simple des états physique et physiologique du poisson. Cet indice reflète la composition corporelle, les contenus lipidique et énergétique, la nutrition, la croissance et l'état reproductif (Bolger et connolly, 1989 ; Costopoulos et Fonds, 1989 ; Elliot, 1976 ; Marais, 1990 ; Pulliainen et Korhonen, 1990 ; Soofiani et Hawkins, 1982). La comparaison d'individus d'une même espèce à âge/taille, période et milieux de vie équivalents peut donc apporter de nombreuses informations.

Nous avons vu au cours des précédents chapitres que les poissons vivants sur une prairie de *Caulerpa taxifolia* pouvaient rencontrer des difficultés lors de la recherche d'abris (chapitres IV.3 et IV.4.) et de nourriture (chapitre IV.5.) et être plus fréquemment exposés aux prédateurs. Tous ces « stress » peuvent aboutir à des dépenses énergétiques plus importantes lors de la réalisation des fonctions du cycle biologique.

Gelin (1996) a observé une différence significative de croissance pondérale (poids entier) chez *S. ocellatus* entre les mâles et les femelles en juin et entre les mâles en septembre de deux populations provenant d'un herbier de posidonies et d'une prairie de *C. taxifolia* : les individus de la zone colonisée ont une masse inférieure à ceux de l'herbier non envahi.

Nous avons voulu étudié « l'état interne » d'individus *S. ocellatus* vivant sur une prairie de *C. taxifolia*. Dans un premier temps, nous avons étudié la croissance en poids des poissons.

#### Matériel et méthode

Dix échantillonnages ponctuels ont pu être effectués sur les stations du Cap Martin et du Lido (Figure III.2.4.) entre 2000 et 2002 (Tableau IV.6.1.). Les captures de crénilabres ocellés ont été réalisées au hasard, à l'aide d'épuisettes manipulées par des plongeurs en scaphandre autonome. Tous les poissons ont été capturés entre 3 et 10 m de profondeur, toujours entre 10 h 00 et 11 h 30. Dès la sortie de l'eau, les poissons ont été conservés dans du formol (5 %, dilué dans de l'eau de mer). Les prélèvements ont été réalisés sur les deux stations le plus simultanément possible, au maximum à deux jours d'intervalle.

Au laboratoire, les poissons ont été pesé à 1 mg près et mesuré à 1 mm près. La dissection a ensuite permis l'isolement puis la pesée du tube digestif (depuis l'œsophage jusqu'à l'anus), du foie et des ovaires (nous avons veillé à bien enlever la graisse autour du tube digestif avant sa pesée). En raison de leurs petites tailles et de leurs atrophies saisonnières, le foie et les ovaires n'ont pu être isolés et pesés que rarement. Une fois les

viscères retirés, le poids éviscéré a été évalué. La relation entre la taille (L) et le poids (P) est une puissance :  $P = a \cdot L^n$  (Gelin, 1996 ; Georges, 1998). Après linéarisation des données, les régressions linéaires Poids *vs.* Longueur standard ont été établies. Nous avons fait le choix de ramener ces poids à la longueur standard (Ls : distance de la bouche à l'uropyge) et non à la longueur totale (Ltot : distance de la bouche à l'extrémité de la nageoire caudale) en raison de la mauvaise conservation de la membrane de la nageoire caudale.

Tableau IV.6.1. : Echantillonnage d'individus *Symphodus ocellatus* au Cap Martin et au Lido. Pour chaque échantillon, sont indiqués les longueurs standards (Ls, en cm) moyenne (moy), minimale (min) et maximale (max) ainsi que le nombre d'individus (n).

Mois		Cap Martin	Lido
janvier 2000	Ls moy (min-max)	3,3 (2,5 - 5,6)	3,8 (2,4 - 5,5)
	n (femelles - mâles)	42 (27 - 15)	32 (15 - 17)
mars 2000	Ls moy (min-max)	4,2 (3,5 - 5,8)	4,2 (3,5 - 5,9)
	n	10	27
mai 2000	Ls moy (min-max)	4,7 (4,0 - 5,9)	4,8 (3,9 - 6,2)
	n	20	17
juin 2001	Ls moy (min-max)	5,3 (4,3 - 7,3)	5,2 (4,0 - 6,6)
	n (femelles - mâles)	18 (9 - 9)	22 (10 - 12)
septembre 2001	Ls moy (min-max)	4,0 (1,9 - 6,6)	4,8 (2,5 - 6,3)
	n	18	18
octobre 2001	Ls moy (min-max)	4,1 (2,5 - 6,4)	3,8 (2,4 - 6,4)
	n	20	22
novembre 2001	Ls moy (min-max)	3,8 (2,7 - 6,4)	3,3 (2,1 - 6,1)
	n	20	16
janvier 2002	Ls moy (min-max)	4,8 (2,7 - 7,3)	4,6 (2,5 - 6,7)
	n	20 (6)	21 (6)
février 2002	Ls moy (min-max)	3,8 (2,8 - 5,4)	3,9 (3,3 - 5,2)
	n	29	31
juin 2002	Ls moy (min-max)	5,0 (4,4 - 6,3)	5,0 (4,2 - 6,4)
	n femelles	15	15

Nous n'avons pas calculé les indices (poids<sub>foie</sub>) sur (poids<sub>soma</sub>), (poids<sub>gonades</sub>) sur (poids<sub>soma</sub>) et (poids<sub>tube digestif</sub>) sur (poids<sub>soma</sub>) comme il est classiquement fait dans la littérature car des variations pondérales pourraient concerner le soma lui-même.

Nous avons corrélé tous les poids à la taille du poisson en partant du postulat qu'à âge égal, les poissons ont la même taille au Cap Martin et au Lido (Gelin, 1996 ; Georges, 1998).

Les comparaisons intersite des relations biométriques ont été réalisées selon un modèle linéaire général (GLM) à l'aide du logiciel Statistica 6.0 ®. Dans l'ordre et successivement, l'effet croisé puis les effets seuls de la longueur standard et du site sur la relation Poids *vs.* Ls ont été testés. Ces deux analyses visaient à déterminer le modèle définissant les régressions linéaires.

Rappelons que la relation est :

- $[LN(\text{Poids}) = a_i \cdot LN(Ls) + b_i]$  ou  $[LN(\text{Poids}) = a \cdot LN(Ls) + b]$  si le test révèle l'existence d'un effet croisé significatif,
- si le test a rejeté l'existence d'un effet croisé,  $[LN(\text{Poids}) = a \cdot LN(Ls) + b_i]$  si l'effet du site est lui seul significatif et,  $[LN(\text{Poids}) = a \cdot LN(Ls) + b]$  si seule la Ls possède un effet.

(a et b sont des constantes valables pour tout site,  $a_i$  et  $b_i$  sont des constantes différentes pour chaque site ; a et  $a_i$  représentent la pente et b et  $b_i$  l'ordonnée à l'origine des équations de régression).

## Résultats

Afin de tester « l'effet *C. taxifolia* » sur les relations biométriques, nous ne nous sommes intéressés qu'aux comparaisons intersites pour un même mois (Tableau IV.6.2.). Les équations des régressions linéaires sont jointes en annexe du chapitre IV.6. (p 184 – 185 ; Tableaux IV.6.4. à IV.6.8.).

Aucune différence statistique intersite entre les régressions linéaires poids éviscéré vs. Ls du Cap Martin et du Lido n'a pu être mise en évidence pour les huit couples d'échantillons comparés (Tableau IV.6.2.). En revanche, les tests révèlent l'existence de différences au niveau des autres relations biométriques.

Tableau IV.6.2. : Comparaisons statistiques de la pente et de l'ordonnée à l'origine des régressions linéaires Poids vs. Longueur standard obtenues sur les crénilabres *Symphodus ocellatus* échantillonnés au Cap Martin (CM) et au Lido. Les comparaisons sont réalisées à l'aide d'un modèle linéaire général. Les valeurs données sont les niveaux de significativité. L'absence de valeur correspond à l'absence ou à l'insuffisance de données. (ord ori. : ordonnée à l'origine). \*: dans le cas où les pentes sont significativement différentes, les ordonnées à l'origine n'ont pas été comparées.

Paramètres comparés :	P entier		P éviscéré		P tube digestif		P foie		P ovaires		
	pente	ord ori.	pente	ord ori.	pente	ord ori.	pente	ord ori.	pente	ord ori.	
CM1/2000 - Lido1/2000	0,260	<b>0,040</b>	0,682	0,926	0,461	<b>0,001</b>	-	-	-	-	
CM1/2002 - Lido1/2002	0,076	0,777	0,272	0,673	<b>0,010</b>	*	0,835	<b>0,010</b>	0,426	0,748	
CM2/2002 - Lido2/2002	0,116	0,639	échantillon destiné à des analyses biochimiques								
CM4/2000 - Lido4/2000	0,779	0,529	0,406	0,947	0,718	<b>0,030</b>	-	-	-	-	
CM5/2000 - Lido5/2000	0,127	0,186	0,331	0,761	<b>0,020</b>	*	-	-	-	-	
CM6/2001 - Lido6/2001	0,398	<b>0,020</b>	0,126	0,569	0,96	0,257	-	-	-	-	
CM6/2002 - Lido6/2002	<b>0,010</b>	*	-	-	-	-	0,082	<b>0,001</b>	<b>0,05</b>	*	
CM9/2001 - Lido9/2001	0,504	0,333	0,266	0,091	0,92	0,052	-	-	-	-	
CM10/2001 - Lido10/2001	0,126	0,089	0,067	0,134	0,653	<b>0,01</b>	0,537	0,967	-	-	
CM11/2001 - Lido11/2001	0,208	0,481	0,472	0,05	0,365	<b>0,01</b>	0,465	0,095	-	-	

Les figures qui suivent sont les représentations graphiques des régressions linéaires du Cap Martin et du Lido pour lesquelles des différences statistiques ont été trouvées.

### Poids entier vs. Ls

En juin 2001 (Figure IV.6.1. a), il existe une différence très faible au niveau des ordonnées à l'origine des deux régressions linéaires Poids entier vs. Ls. Les individus du Cap Martin sont plus lourds que ceux du Lido, mais ce résultat ne semble pas être représentatif car les gammes de taille échantillonnées sont restreintes sur les deux sites et la différence semble être liée à un ou deux points isolés.

En juin 2002 (Figure IV.6.1. b), il existe une différence au niveau des pentes des deux droites. Dans la gamme de taille échantillonnée (principalement au dessus du point de croisement des deux droites), les poissons d'une même taille sont plus lourds au Lido qu'au Cap Martin.

En janvier 2000 (Figure IV.6.1. c), dans la gamme de taille étudiée (principalement en dessous du point de croisement des deux droites), les poissons d'une même taille sont plus lourds au Lido qu'au Cap Martin.

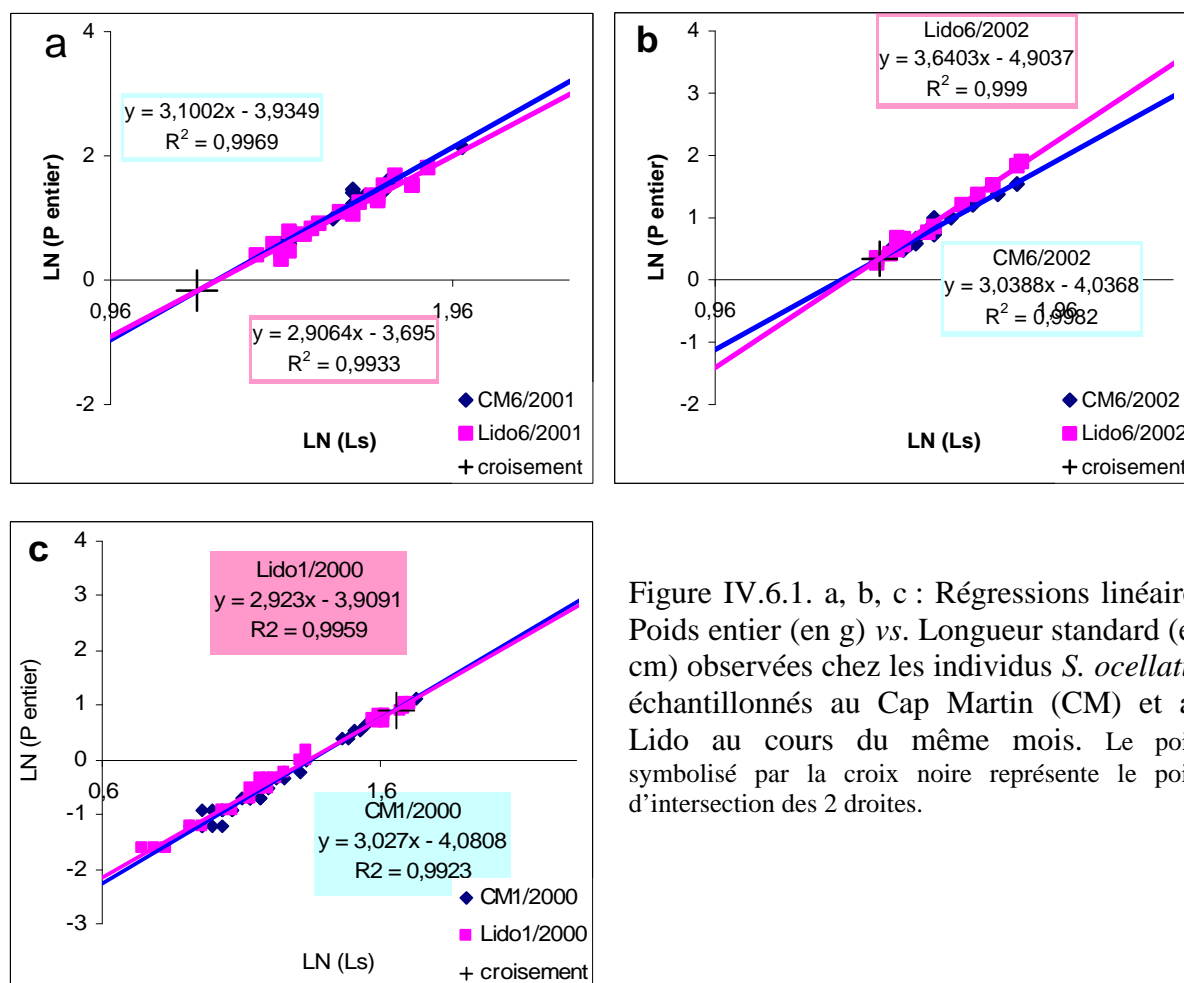


Figure IV.6.1. a, b, c : Régressions linéaires Poids entier (en g) vs. Longueur standard (en cm) observées chez les individus *S. ocellatus* échantillonnés au Cap Martin (CM) et au Lido au cours du même mois. Le point symbolisé par la croix noire représente le point d'intersection des 2 droites.

En janvier 2000 et juin 2001, il existe une différence statistique au niveau des poids entiers mais pas au niveau des poids éviscérés. Ceci montre que les différences observées au niveau du poids entier sont dues aux viscères uniquement. Il n'est pas possible de conclure en juin 2002 car les poids éviscérés n'ont pas été mesurés.

#### Poids du tube digestif vs. Ls

En novembre 2001 (Figure IV.6.2., b), les tubes digestifs de deux poissons de la même taille sont plus lourds au Cap Martin qu'au Lido. Ce résultat peut être lié à un biais de sous-échantillonnage dans les plus grandes tailles au Lido. En effet, si l'on recalcule les régressions linéaires en supprimant les 3 derniers points (au niveau des plus grandes valeurs de Ls) pour les 2 échantillons, la différence statistique disparaît au niveau de l'ordonnée à l'origine et les droites sont confondues.

En janvier 2000, avril 2000, mai 2000 et janvier 2002, dans les gammes de tailles étudiées, le tube digestif d'un crénilabre ocellé vivant au Lido est plus lourd que celui d'un crénilabre de taille égale vivant au Cap Martin (Figure IV.6.2. c, d, e, f). En revanche, cette tendance est inverse en octobre 2001 : les tubes digestifs sont plus lourds au Cap Martin qu'au Lido (Figure IV.6.2. a).

En janvier 2002, avril 2000, mai 2000, octobre 2001 et novembre 2001, il existe des différences significatives au niveau des poids des tubes digestifs mais pas au niveau des poids entiers entre les poissons échantillonnés au Cap Martin et au Lido (Tableau IV.6.2.). Le poids du tube digestif ne représente que 2 à 5 % (en poids frais) du poids entier chez les crénilabres étudiés. Compte tenu de leurs poids très faibles, on comprend qu'une variation pondérale significative au niveau des viscères ne se traduise pas forcément par une variation pondérale significative au niveau du poids entier.

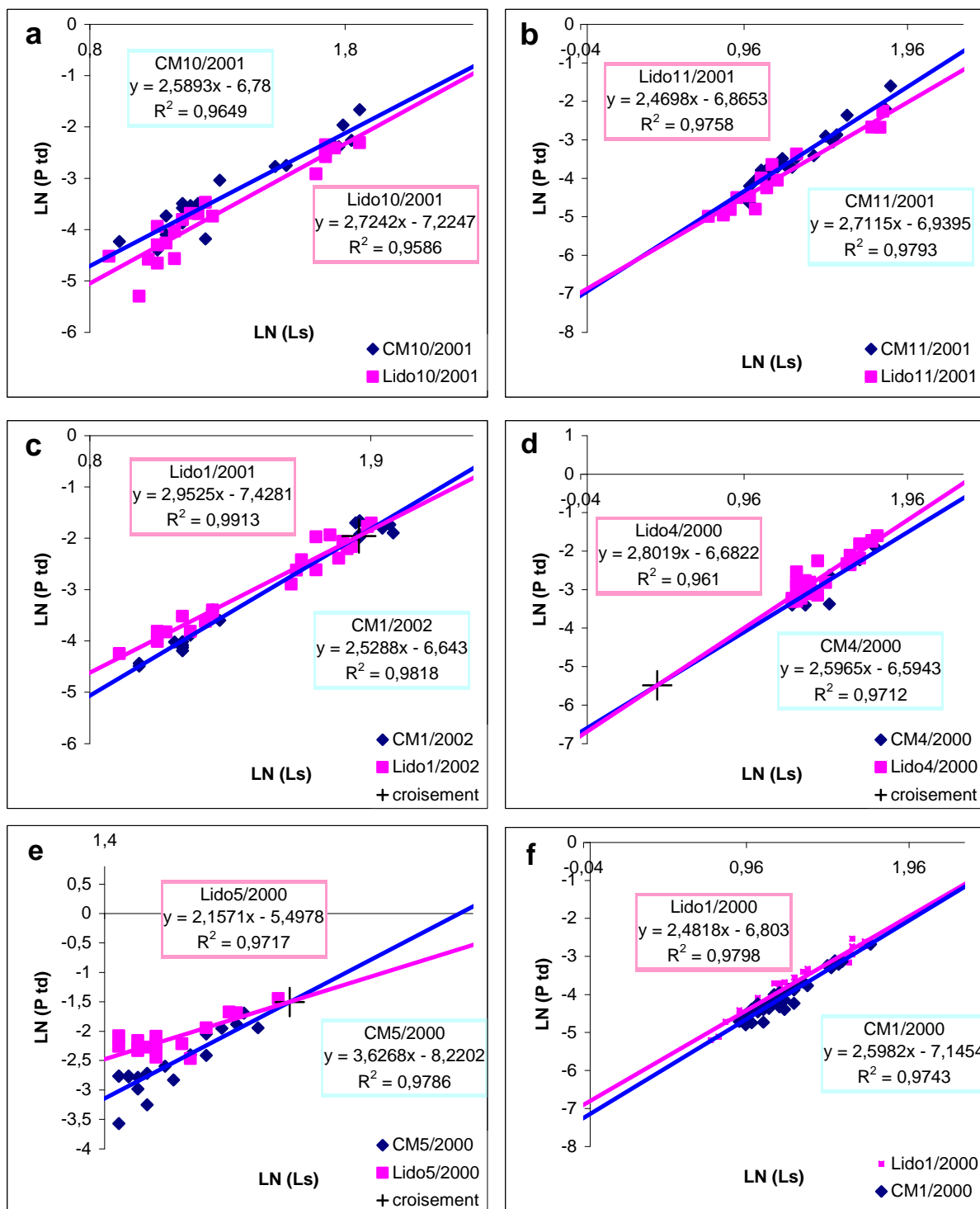


Figure IV.6.2., a à f : Régressions linéaires Poids du tube digestif (en g) vs. Longueur standard (en cm) observées chez les individus *S. ocellatus* échantillonnés au Cap Martin (CM) et au Lido au cours du même mois. Le point symbolisé par la croix noire représente le point d'intersection des 2 droites.



Poids du foie et des gonades vs. Ls

En janvier 2002 et juin 2002, dans la gamme de taille étudiée, les poids des foies sont plus élevés chez les crénilabres (de taille égale) échantillonnés au Lido que chez ceux échantillonnés au Cap Martin (Figure IV.6.3. a, b).

En juin 2002, les poids des ovaires mesurés chez les femelles reproductrices échantillonnées au Lido sont statistiquement plus élevés que ceux des femelles du Cap Martin (Figure IV.6.3. c).

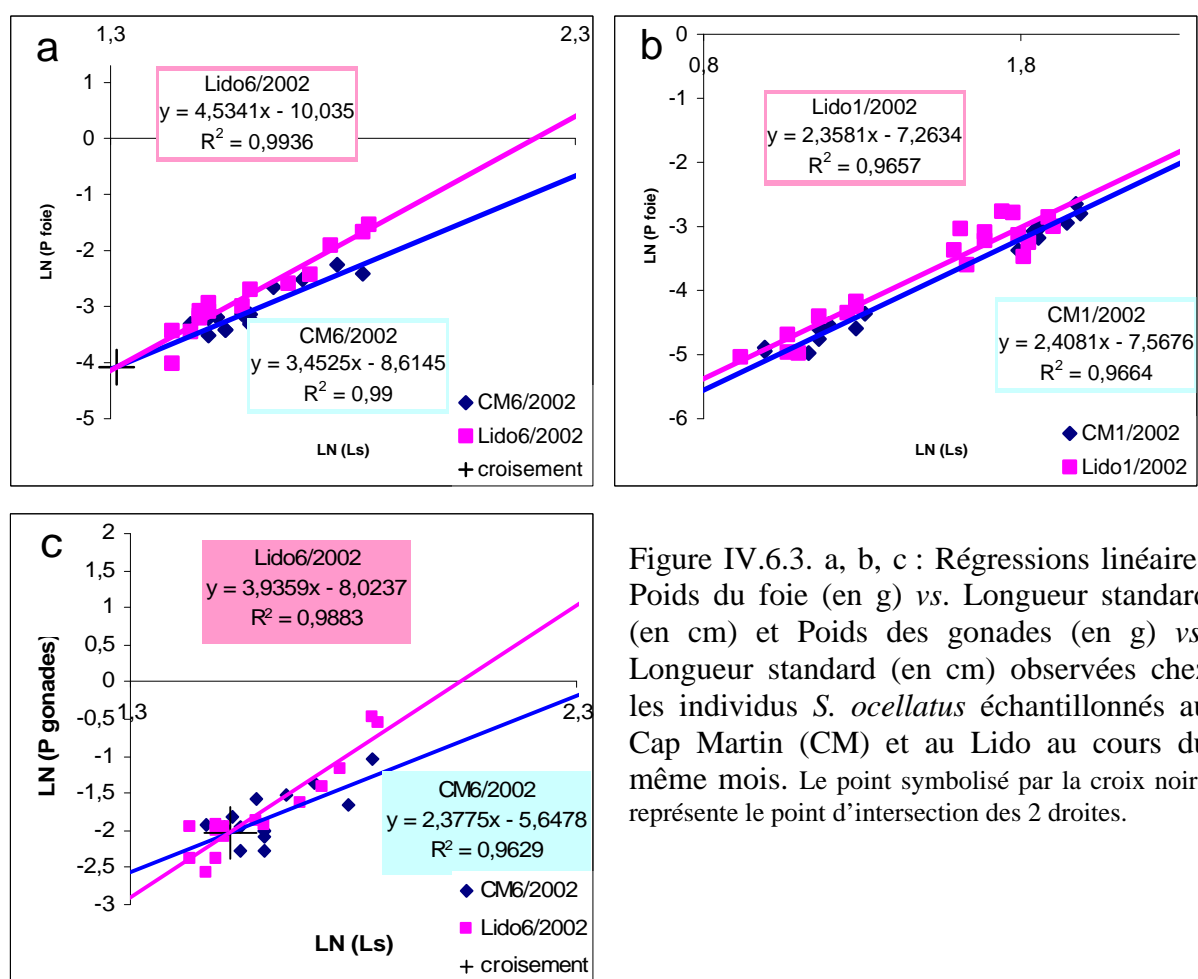


Figure IV.6.3. a, b, c : Régressions linéaires Poids du foie (en g) vs. Longueur standard (en cm) et Poids des gonades (en g) vs. Longueur standard (en cm) observées chez les individus *S. ocellatus* échantillonnés au Cap Martin (CM) et au Lido au cours du même mois. Le point symbolisé par la croix noire représente le point d'intersection des 2 droites.

## Discussion

Les comparaisons des mesures biométriques réalisées sur les crénilabres ocellés échantillonnés sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et sur l'herbier de *P. oceanica* du Lido mettent en évidence l'existence de différences statistiques au niveau du poids entier, des poids du tube digestif, du foie ainsi que des ovaires.

Sur les 10 différences statistiques retenues et commentées, 9 se traduisent par la même tendance : le poids mesuré sur un individu *S. ocellatus* capturé au Lido est plus élevé que celui mesuré chez son congénère de même taille capturé au Cap Martin. Ces résultats corroborent ceux obtenus par Gelin (1996) sur la relation poids entier vs. taille chez *S. ocellatus*.

Le poids du tube digestif est un paramètre dépendant directement de la fonction de nutrition. Il résulte de la somme : poids du tube digestif vide + poids du contenu alimentaire (à différents niveaux de digestion). Rappelons que les tissus adipeux entourant les tubes digestifs ont été retirés avant la pesée de l'organe. Comme nous l'avons vu au chapitre IV.5., la quantité de nourriture ingérée par les crénilabres ocellés peut être plus faible (au moins saisonnièrement) au Cap Martin qu'au Lido en raison d'une disponibilité et d'une accessibilité réduites de la méiofaune benthique en liaison directe avec la présence de *C. taxifolia*. Les crénilabres ocellés vivants sur la prairie de *C. taxifolia* sont donc limités dans la recherche et l'acquisition de nourriture.

Remarquons que les variations pondérales du tube digestif pourraient provenir du poids du tube vide lui-même. N'ayant pas estimé ce poids, nous ne pouvons trancher la question. Cependant, nous avons bien mis en évidence une différence au niveau du bol alimentaire (chapitre IV.5.1.1.) et ce résultat nous permet de penser que les variations pondérales du tube digestif sont au moins partiellement dues aux variations pondérales du bol alimentaire.

Cependant, aucune différence statistique n'a pu être mise en évidence entre les poids des tubes digestifs des poissons échantillonnés au Cap Martin et au Lido en juin 2001 et septembre 2001. Contrairement au foie et aux ovaires, le tube digestif *sensu stricto* n'a pas de développement cyclique annuel. Par conséquent, si les variations pondérales ont pour origine le tube lui-même, on ne comprend pas pourquoi aucune différence n'a alors pu être mise en évidence lors de ces deux échantillonnages.

Chez la morue, dès les premiers stades de sous-alimentation, les lipides du foie et le glycogène du foie et des muscles blancs sont mobilisés (Black et Love, 1986). Les lipides sont les composants majeurs et le foie l'organe majeur de stockage.

Arndt *et al.* (1996) ont montré qu'une réduction de 20 % dans l'apport journalier en nourriture chez des juvéniles de saumons menait rapidement (dans un délai de 4 jours) à une décroissance de la condition et de l'indice hépato-somatique (IHS). La décroissance immédiate de l'IHS est due à la mobilisation du glycogène alors que la diminution de la

condition est due à la mobilisation des lipides corporels après l'utilisation complète du glycogène du foie. Les poids du foie dépendent donc de la fonction de nutrition.

Nous pouvons donc penser que le déficit pondéral statistique que nous avons pu mettre en évidence au niveau du foie des poissons échantillonnés au Cap Martin en janvier 2002 et juin 2002 est à mettre en relation directe avec un état de sous-alimentation par rapport au témoin.

L'indice gonado-somatique est utilisé comme un indicateur de l'état de composition, de développement et de contenu énergétique des gonades (Arias, 1980, Mills et Eloranta, 1985). Dans la mesure où nous avons veillé à échantillonner les femelles *S. ocellatus* le plus simultanément possible sur les deux milieux en juin 2002, que les sites ne sont éloignés que de quelques kilomètres et que la température de l'eau était la même, nous pouvons penser que l'état de développement des ovaires était synchrone chez les deux lots de femelles reproductrices. Par ailleurs, ces dernières ont été observées en phase de reproduction sur les deux milieux et nous avons veillé à capturer des individus homogènes en taille.

Le déficit pondéral statistique que nous avons observé au niveau des ovaires des femelles du Cap Martin comparées aux témoins pourrait alors refléter un état qualitatif (composition ou contenu énergétique) et/ou quantitatif (nombre d'œufs) déprécié. Il ne nous a pas été possible de le réaliser, mais des mesures de fécondité (en nombre d'œufs par gramme d'ovaire et en nombre d'œufs par ovaire) auraient permis de savoir si le déficit pondéral des ovaires est le reflet ou non d'un déficit de la fécondité chez ces femelles.

Ces premiers résultats de biométrie semblent donc bien refléter un état « apparent » de sous-nutrition. Les déficits pondéraux constatés pourraient être dus à des gains énergétiques plus faibles et/ou à des investissements énergétiques plus élevés chez les *S. ocellatus* vivant sur la prairie de *C. taxifolia*. Effectivement, les crénilabres ocellés font face à un changement de mode alimentaire lié à la présence abondante de *C. taxifolia*, de la fin de l'été jusqu'au début de l'hiver (chapitre IV.5.). La disponibilité et l'accessibilité à la méiofaune benthique se détériorant, les poissons- benthophages de nature- développent un régime alimentaire majoritairement planctonophage.

Par ailleurs, pendant cette même saison, la recherche de microhabitats est rendue difficile du fait de la structure de l'algue (chapitres IV.3. et IV.4.).

Le changement de niche trophique ajouté aux déplacements plus importants des poissons pour la recherche d'abris requière probablement un investissement énergétique supérieur.

Le « stress » que subit *S. ocellatus* sur une prairie de *C. taxifolia* a-t-il des conséquences au niveau de l'homéostasie et du budget énergétique des poissons ? Afin de répondre à ces questions, nous avons étudié l'équilibre plasmatique ainsi que le contenu en lipides corporels de crénilabres ocellés.

## IV.6.2. Etat physiologique

### Introduction

Les indices plasmatiques tels que les concentrations en protéines ou en ions sont couramment utilisés pour déceler un « état critique » chez des poissons exposés à diverses sources de stress telles que des parasites, des maladies (Yildiz, 1998), des métaux lourds (Galvez *et al.*, 2001), des polluants, des variations de salinité (Verdegem *et al.*, 1997) ou des variations de régime alimentaire (Alcorn *et al.*, 2003). L'homéostasie des poissons est étroitement dépendante des caractéristiques physico-chimiques de l'eau. Suite à des modifications de l'environnement aquatique, les poissons ont une capacité à s'adapter et à développer des réponses compensatrices. Les cellules épithéliales des branchies sont « l'organe » principal impliqué dans le maintien de la balance hydrominérale chez les poissons téléostéens. Cet épithélium est en contact avec le milieu extérieur. Des composés toxiques tels que les métaux lourds peuvent avoir une influence directe sur ces cellules et provoquer l'inhibition de l'absorption d'ions tel que  $\text{Na}^+$  (Morgan *et al.*, 1997). Des composés toxiques tels que la caulerpéenne relarguée par *Caulerpa taxifolia* dans l'eau de mer pourraient-ils avoir le même effet ?

Par ailleurs, le maintien de l'homéostasie requière de l'énergie. Dans des cas extrêmes de sous-nutrition, le budget énergétique devient faible au point que l'organisme ne peut plus assurer cette fonction physiologique essentielle.

Les protéines plasmatiques peuvent également être indicatrices d'un état critique chez les poissons. Des saumons nourris par des rations alimentaires dépréciées ont montré une diminution de la longueur et du poids corporels et de la concentration en protéines plasmatiques par rapport à des saumons témoins (Alcorn *et al.*, 2003). Cette altération du métabolisme et de la physiologie des poissons est due à la diminution de l'apport énergétique en relation avec le régime alimentaire. Le changement de régime alimentaire que l'on a décelé chez *S. ocellatus* sur la prairie de *C. taxifolia* (chapitre IV.5.) pourrait-il être à l'origine d'une modification des protéines plasmatiques ?

Nous avons donc mesuré dans le plasma de *Symphodus ocellatus* les concentrations ioniques  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Cl}^-$  ainsi que la concentration en protéines totales. Les indices physiologiques des crénilabres ocellés vivant sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin ont été comparés à ceux de leurs congénères vivant sur l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido.

### Matériel et méthodes

Des individus *S. ocellatus* ont été capturés en plongée à l'aide de filets. Les échantillonnages ont été réalisés au Lido et au Cap Martin en janvier 2002, le matin entre 10 h 00 et 10 h 30. Sous l'eau, les poissons ont été gardés vivants dans un grand sac plastique. A la sortie de l'eau, ils ont alors été mis dans une glacière à l'obscurité en évitant autant que

faire ce peu les sources de stress. Sept adultes au Lido (6,2 cm < longueur totale < 8,0 cm, taille moyenne = 7,1 cm) et huit adultes au Cap Martin (6,0 cm < longueur totale < 9,0 cm, taille moyenne = 8,0 cm) ont été analysés. Les jeunes *S. ocellatus* ne contiennent pas assez de plasma pour faire l'objet d'une telle analyse.

Arrivés au laboratoire le plus tôt possible, nous avons procédé au prélèvement du plasma de chaque poisson à l'aide d'une seringue plantée dans l'artère au niveau précaudal. Les extraits de plasma ainsi récupérés individuellement ont été transférés dans des tubes Ependorff référencés et immédiatement congelés.

Trois dosages ont été réalisés<sup>1</sup> sur ces extraits plasmatiques : les protéines plasmatiques selon la méthode colorimétrique de Bradford (1976) (avec utilisation du bleu de coomassie et de l'albumine de sérum bovin comme standard), les ions chlorure et calcium suivant une méthode de spectrophotométrie (impliquant des kits de réactifs commerciaux de marque SIGMA).

### Résultats

Les concentrations en protéines, ions  $\text{Ca}^{2+}$  et ions  $\text{Cl}^-$  plasmatiques ne sont statistiquement pas différentes chez les *S. ocellatus* capturés au Cap Martin et au Lido (Tableau IV.6.3.).

Tableau IV.6.3. : Composition moyenne (erreur standard) du plasma en protéines, ions chlorure et calcium chez des individus *Symphodus ocellatus* capturés sur la prairie de *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (CM) et l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido. Les comparaisons statistiques sont réalisées à l'aide d'un test de Mann-Whitney. n: nombre de poissons échantillonnés. p : niveau de significativité.

Concentrations plasmatiques	CM (n=8)	Lido (n=7)	p
Protéines plasmatiques in g. l <sup>-1</sup>	21,58 (2,12)	21,28 (1,42)	0,69
Ions chlorure in mmol. l <sup>-1</sup>	171,46 (6,44)	169,44 (4,18)	1
Ions calcium in mmol. l <sup>-1</sup>	1,73 (0,07)	1,65 (0,14)	0,77

### Discussion

La comparaison des concentrations plasmatiques en protéines, ions chlorure et calcium ne permet pas la mise en évidence d'une différence significative d'état physiologique entre les *S. ocellatus* capturés sur la prairie de *C. taxifolia* et ceux capturés sur l'herbier de *P. oceanica* en janvier. C'est à cette période qu'un changement de régime alimentaire est observé (chapitre IV.5.), au moment où les densité et longueur des frondes (Ceccherelli et Cinelli,

<sup>1</sup> Ces dosages ont été réalisés au Laboratoire Réponses des Organismes aux Stress Environnementaux de l'Université de Nice- Sophia Antipolis grâce à l'aide précieuse et aux conseils de Madame Nicole Mayer-Gostan.

1998 ; Meinesz *et al.*, 1995) et le recouvrement de la prairie de *C. taxifolia* (Figure III.2.2.) sont encore importants.

Les changements de régime alimentaire et les difficultés rencontrées par les crénilabres ocellés pour la recherche d'abris sur la prairie de *C. taxifolia* n'ont donc pas de conséquence au niveau de leur homéostasie. Par ailleurs, les concentrations en toxines relarguées par *C. taxifolia* n'ont *a priori* pas d'incidence sur l'homéostasie, tout du moins en janvier, période où a été réalisé l'échantillonnage des poissons.

Les *S. ocellatus* vivant sur la prairie de *C. taxifolia* ne sont donc pas dans un « état critique » menaçant leur survie.

Pour autant, la réalisation de leur cycle biologique sur la prairie de *C. taxifolia* a-t-elle des répercussions au niveau de la composition corporelle et en particulier au niveau des lipides chez les crénilabres ocellés ?

### IV.6.3. Lipides corporels

L'étude du contenu lipidique et de la composition corporels chez de jeunes *Symphodus ocellatus* a été réalisé au Laboratoire de Nutrition des Poissons de L'Ifremer de Brest avec l'aide précieuse de Messieurs José Zambonino et Herbé Le Delliou. L'étude des classes de lipides et des acides gras chez des femelles reproductrices et des œufs de *S. ocellatus* a été réalisée au Laboratoire LOV- UMR CNRS 7093 de la Station Zoologique de Villefranche-sur-mer avec le concours de Monsieur Marc Boutoute et les conseils de Monsieur Patrick Mayzaud.

Cette étude globale des lipides chez *S. ocellatus* a fait l'objet d'une publication acceptée (sous condition de modification) dans *Marine Ecology Progress Series* dont nous présentons ici un résumé<sup>1</sup>.

L'étude antérieure de la nutrition chez *S. ocellatus* nous a permis de révéler l'existence d'un changement de régime alimentaire en rapport avec la présence d'une importante canopée de *Caulerpa taxifolia*. Par ailleurs, nous avons pu montrer que l'accessibilité à la ressource benthique (chapitre IV.5.) et aux microhabitats (chapitre IV.4.) se détériorait avec la densification des frondes de *C. taxifolia*. Nous voulions connaître les conséquences de ce « mode de vie » spécifique à la présence de *C. taxifolia* sur la balance énergétique des poissons. Nous avons donc réalisé la comparaison des lipides corporels chez des *S. ocellatus* capturés sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido (Figure 1). Le contenu lipidique corporel total a été estimé chez de jeunes crénilabres capturés en janvier 2002 à l'aide de la méthode de Folch *et al.* (1957). Le contenu lipidique total, les différentes classes de lipides ainsi que les acides gras ont été analysés chez des œufs

<sup>1</sup> Les figures, tableaux et références bibliographiques cités dans le résumé sont ceux contenus dans la publication qui suit.

(prélevés dans des nids) et chez des femelles reproductrices (dans les ovaires et le foie) de *S. ocellatus* prélevés en juin 2002. La composition en acides gras des tissus d'un prédateur reflète le contenu en acides gras des lipides dans son régime alimentaire (Almansa *et al.*, 1999 ; Dwyer *et al.*, 2003 ; Fernández-Palacios *et al.*, 1995 ; Harel *et al.*, 1994 ; Lovern 1951 ; Rodríguez *et al.*, 1998 ; Watanabe *et al.*, 1978). L'extraction des lipides a été réalisée selon la méthode de Bligh et Dyer (1959). Les analyses des classes de lipides et des acides gras ont été réalisées respectivement à l'aide d'un Iatroscan MK-5 Analyser et par chromatographie en phase gazeuse. Nous avons pu constater un déficit pondéral au niveau des ovaires et des foies chez les femelles reproductrices capturées en juin 2002 sur la prairie de *C. taxifolia* par rapport aux témoins (p 159, Tableau IV.6.2., chapitre IV.6.1.)

Les jeunes *S. ocellatus* (de 46 mm de longueur totale en moyenne) capturés sur la prairie de *C. taxifolia* avaient un déficit en lipides totaux de 21 % par rapport aux témoins de l'herbier de posidonies (Tableau 1). Corrélativement le contenu en eau corporel était plus important lorsque le contenu lipidique était plus faible (Méndez *et al.*, 1993 ; Piclet, 1987). Ce déficit en lipides corporels mis en évidence en hiver pourrait être tenu pour responsable d'un ralentissement réel et momentané de la croissance en taille (Alcorn *et al.*, 2003) des jeunes poissons entre février et mars (chapitre IV.2.).

Par ailleurs, les femelles reproductrices de la prairie de *C. taxifolia* avaient un déficit en triglycérides (lipides de réserves) de 58,9 % dans le foie par rapport aux témoins (Tableau 2).

Aucune différence du contenu lipidique (en g de lipides par g d'organe) n'a pu être mise en évidence dans les différents organes (Tableau 2, 3 et 4). Les œufs contenaient en moyenne 2,4 % de lipides (en poids humide).

*Symphodus ocellatus* est une espèce particulièrement riche en lipides polaires : dans les œufs et les femelles reproductrices, ces phospholipides représentaient 82 à 90 % des lipides totaux (Tableaux 2, 3 et 4).

Soixante acides gras différents ont pu être analysés dans les triglycérides et les phospholipides des ovaires et des foies des femelles (Tableaux 5 et 6). Neuf acides gras dominaient : 14:0, 16:0, 16:1 (n-7), 18:0, 18:1 (n-9), 18:1 (n-7), 20:4 (n-6), 20:5 (n-3) et 22:6 (n-3). L'acide palmitique (16:0) était le plus abondant (24 à 29 %). Les acides eicopentaénoïque (20:5 (n-3)), docohexaénoïque (22:6 (n-3)) et arachidonique (20:4 (n-6)) dominaient les acides gras poly- et hautement insaturés.

Une classification hiérarchique (Figure 2) nous a permis de montrer qu'il existait deux niveaux d'homogénéité dans nos échantillons : le premier étant la classe de lipides (triglycérides ou phospholipides) et le deuxième étant l'organe (foie ou ovaire). Il n'existait pas de différence intersite entre les profils en acides gras des phospholipides et entre les profils en acides gras des triglycérides des ovaires. Ce résultat est tout à fait cohérent puisque ces acides gras sont sous contrôle génétique pour les premiers et sous la dépendance de processus métaboliques directionnels pour les seconds.

En revanche, les acides gras des triglycérides du foie présentaient une variabilité. Une analyse factorielle de correspondance (Figure 3) nous a permis classer les différents profils en acides gras des triglycérides des foies et des ovaires obtenus chez les femelles *S. ocellatus* sur les deux sites. Le premier axe permet la ségrégation des profils du foie et des ovaires. Les triglycérides du foie sont plus riches en acides polyinsaturés (essentiellement 22:6 (n-3), mais également 20:5 (n-3) et 20:4 (n-6)) alors que les triglycérides des ovaires sont caractérisés par une plus grande proportion en acides saturés (14:0, iso 16:0, 15:0 mais également 18:0). Le deuxième axe permet la ségrégation des profils du foie des femelles de la prairie de *C. taxifolia* d'une part et de l'herbier de posidonies d'autre part, ce dernier lot d'échantillons étant caractérisé par des proportions plus importantes en acides mono et poly insaturés (18:3 (n-3), 20:4 (n-3), 18:4 (n-3), 18:1 (n-9), 20:1 (n-9)).

Cette variabilité intersite reflète certainement les différences de régime alimentaire existant chez les *S. ocellatus* entre les deux sites (chapitre IV.5). En l'absence de données sur les acides gras des taxons de la méiofaune benthique en Méditerranée, il n'est pas possible d'interpréter de façon plus poussée ces différences. Par ailleurs, le régime alimentaire des *S. ocellatus* de la prairie de *C. taxifolia* semble beaucoup plus coûteux en énergie puisque ces poissons montrent des déficits en contenu lipidique.

Toutefois, la reproduction ne semble pas affectée puisque la qualité des ovaires, des œufs ainsi que leur succès d'embryogenèse (chapitre IV.7.) sont comparables aux témoins. Si cette fonction essentielle est maintenue à un niveau de référence, en revanche, d'autres fonctions telle que la croissance pondérale (chapitre IV.6.1.) et la peut-être croissance linéaire (chapitre IV.2.) pourraient être affectées par le déficit de la balance énergétique.

Perspectives :

Il serait intéressant de voir si ces variations du contenu lipidique et du poids des organes chez *S. ocellatus* sont des processus réversibles ou non. Autrement dit, est-ce qu'un poisson vivant sur une prairie de *C. taxifolia* et montrant un déficit au niveau des indices précédemment cités est capable de retrouver un niveau de référence une fois remis sur un herbier de posidonies ?

Par ailleurs, il serait intéressant de doser et de comparer les lipides corporels chez *Mullus surmuletus* sur une prairie de *C. taxifolia* et un milieu référence (tel qu'une plaine sableuse). En effet, nous avons observé que la proportion des *M. surmuletus* en activité de nutrition était plus faible et que celle des poissons en activité de nage était plus élevée sur les milieux colonisés par l'algue que sur les milieux témoins (chapitre IV.5.). Les modifications des activités trophiques des rougets de roche se traduisent-elles par un déficit de la balance énergétique ? Ces poissons migrent-ils avant que leur « état interne » ne soit affecté sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* ?



Lipid composition of *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) (Perciforme, Labridae) in the north-western Mediterranean: influence of two different biotopes

Levi F<sup>\*</sup>, Boutoute M<sup>\*\*</sup>, Mayzaud P<sup>\*\*</sup>

**ABSTRACT:** The lipid content and fatty acid composition of the small common wrasse *Symphodus ocellatus* was analysed within two populations located in very different biotopes on the French shore: a *Caulerpa taxifolia* meadow located in Cap Martin and a *Posidonia oceanica* bed located in Villefranche. Polar lipids represented 82 % to 90 % of the total lipid in adult female livers, gonads and in eggs. Cholesterol in gonads and eggs and triacylglycerols in livers were the dominant neutral lipid. Differences in lipid classes were found in livers between the two populations, but not in their gonads and eggs. Moreover, a quantitative difference in total lipid content was evident. Young fish living on the *C. taxifolia* meadow in winter had 21 % less lipid than those living on the *P. oceanica* bed. The populations of *S. ocellatus* showed differences between triacylglycerol vs. phospholipid fatty acid compositions and between gonad vs. liver fatty acid compositions. Moreover, a significant difference was found between both populations in their liver triacylglycerol fatty acid compositions, suggesting a difference in diet. Gut content analysis supported this hypothesis as it showed important differences in the ingested preys between the two populations in January (planktonic vs. benthic, frequency of isopods) and in June (frequency of gastropods). Thus, we found that the fish populations from Villefranche and Cap Martin showed significant differences in body lipids due to different nutritional habits.

**KEY WORDS:** Fish, Body composition, Crude lipid content, Lipid classes, Fatty acids, Diet.

## INTRODUCTION

Dietary lipid is required by all animals, both for the provision of metabolic energy, generated as ATP through the oxidative metabolism of fatty acids, and for the production of polar lipids (Sargent et al. 1999). This dual role is reflected in the compartmentalisation of body lipid into adipose tissue, comprised mainly of triacylglycerols, and cell membrane polar lipids and cholesterol. Lipid composition in the former compartment is variable and labile since these lipids are utilised principally as a source of fatty acids destined for oxidation to produce ATP, although they can be exploited as a source for polar lipid biosynthesis. In fish, lipid rather than carbohydrate is a major source of energy for growth. Some essential fatty acids are also metabolised during embryonic development.

*Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) is a common fish of the Mediterranean, Adriatic, Black Sea and Azov Sea shores (Hureau 1986). The species is a predominantly bottom dweller throughout its life cycle (excepting the larval stage), but it can forage on plankton in the water column. Given its wide distribution and high density, this sedentary species is very typical of the ichthyologic fauna and can be a fish model for ecological impact studies in the case of natural disturbances or oil spills, for example. Despite many ecological studies on wrasses, very few published data exist on body lipids and none of these deal with the common Mediterranean genus *Symphodus*.

The habitat of the small wrasse *S. ocellatus* (8 – 12 cm in length) is between 1 and 30 m depth on rocky bottoms and eel-grass beds (Hureau 1986). Its life span ranges from 3 – 5

---

\* Present address: E.A. 3156, Gestion de la biodiversité  
Laboratoire Environnement Marin Littoral, Université de Nice- Sophia Antipolis  
Faculté des Sciences, Parc Valrose, 06 108 Nice Cedex 2, France.  
Corresponding author. E-mail: levi@unice.fr

\*\* Observatoire Océanologique, Océanographie Biochimique et Ecologie,  
LOV- UMR CNRS 7093. BP. 28, F 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

years (Lejeune 1984, Hureau 1986) and their mean density is between 12 – 51 individuals per 100 m<sup>-2</sup> (Lejeune 1984, Harmelin 1987). In autumn, as the number of juveniles that recruit is very high (24 – 85 juveniles per 100m<sup>-2</sup>; P. Francour, pers. comm.), *S. ocellatus* young fish are abundant prey for other animals. In the north-western Mediterranean where our study was conducted, reproduction takes place between May and July. Males construct a nest of algae in a rocky dip where females spawn. Fertilized eggs develop 3 – 4 days in this nest before they become drifting larvae in plankton. *Symphodus ocellatus* forages visually and preys upon crustaceans (mainly copepods but also amphipods, ostracods, acarians and isopods), foraminifera and molluscan gastropods of the benthic fauna. They also forage on zooplankton (copepods) when it is abundant (Bell & Harmelin-Vivien 1983).

We examined two *S. ocellatus* populations located in the south-eastern French coastline (Alpes-Maritimes, France). The two populations inhabited areas which differed in their dominant benthic cover: a *Posidonia oceanica* (L.) Delile, bed in Villefranche and a *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, meadow in Cap Martin. We determined the whole body content of water, protein and lipid of young fish in winter. We focussed on young fish as these are the most vulnerable fraction of the population, and we also took into account the winter season, when critical trophic resource limitations and temperature conditions prevail. We also determined the lipid and fatty acid compositions in reproductive females and their eggs in summer. We characterized lipids in female gonads and livers because of their importance in the physiological processes of reproduction. Fatty acid composition from tissue and eggs of fish reflects the dietary lipid supplied to the broodstock (Lovern 1951, Watanabe et al. 1978, Harel et al. 1994, Fernández-Palacios et al. 1995, Rodríguez et al. 1998, Almansa et al. 1999, Dwyer et al. 2003). We also carried out gut analyses of individuals from both populations in January and in June.

## MATERIAL AND METHODS

### Sampling

We sampled two *Symphodus ocellatus* populations (Fig. 1; Alpes-Maritimes, France), in Villefranche and in Cap Martin. Those sites which are representative of the regional shore are constituted by different biotopes: a *P. oceanica* bed (Villefranche) and a *C. taxifolia* meadow (Cap Martin). The first site is dominated by a marine seagrass widely distributed in marine shallow water while the second one is dominated by an invasive seaweed in expansion over the past 20 years in the Mediterranean (Meinesz & Hesse 1991, Meinesz et al. 2001). Three different samplings were made: one year old young fish were sampled for the total body composition analysis, reproductive females and eggs were sampled for the lipid classes and fatty acid analysis and fishes of every size were sampled for gut analysis. All fish were captured with a hand-net manipulated by a SCUBA diver at the same hour of the day (between 09:30 and 10:30) at both sites. Eggs were randomly sampled in nests located between 5 and 10 m depth.

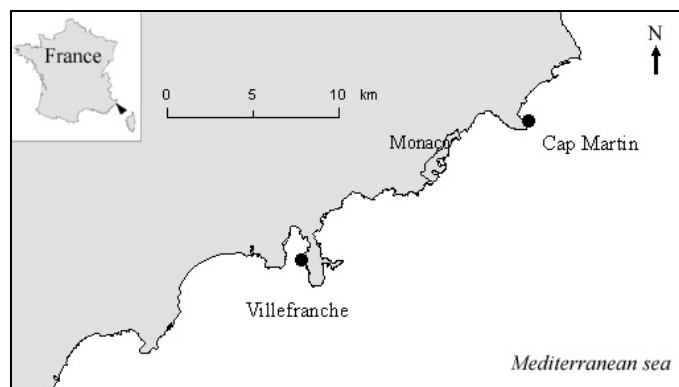


Fig. 1. Location of the sites used in the study. The *Caulerpa taxifolia* meadow is located in Cap Martin and the *Posidonia oceanica* bed in Villefranche (Alpes-Maritimes, France).

For the total body composition study, 21 young fish in Cap Martin [total length 4.3 - 5.4 cm, mean size = 4.7 cm] and 23 young fish in Villefranche [total length 4.2 - 5.6 cm, mean size = 4.6 cm] were captured in January 2002. After the determinations of sex, size and wet weight, they were immediately frozen in dry ice and stored at  $-22^{\circ}\text{C}$  in the laboratory. For the different analyses, fish were freeze-dried and crushed in a mortar. Water content was computed from the difference between wet and dry weight after freeze-drying.

For the lipid classes and fatty acid analyses, fifteen females from each site ([total length 5.2 - 7.5 cm, mean size = 6.0 cm] in Cap Martin and [total length 5.0 - 7.6 cm, mean size = 5.9 cm] in Villefranche) were sampled in June 2002. Fish were kept alive and sacrificed in the laboratory. Livers and gonads were isolated, weighed and immediately frozen in liquid nitrogen to avoid lipid decomposition, and then stored at  $-80^{\circ}\text{C}$ . Since *S. ocellatus* is a small species, we created 5 pools of 5 organs from each site to obtain sufficient material. Three samples of 86 eggs each, from three different nests were sampled from each site. They were then cleaned, dried and plunged into liquid nitrogen and then stored at  $-80^{\circ}\text{C}$ .

For the gut analysis, eleven to fourteen fish were sampled in Cap Martin and in Villefranche in January 2002 ([total length 3.1 - 7.7 cm, mean size = 4.4 cm] and [total length 2.5 - 8.4 cm, mean size = 5.5 cm] respectively) and in June 2002 ([total length 4.7 - 8.8 cm, mean size = 6.2 cm] and [total length 4.2 - 8.2 cm, mean size = 6.1 cm] respectively).

### Lipid analyses

For the total body composition study, total lipids were extracted in dichloromethane using the method of Folch et al. (1957). The solvent was removed by rotary evaporation. A nitrogen analyser (Dumas, NA2000, Thermo Quest) was used to determinate the total protein content (Dumas, 1831). The entire fish was utilised for analysis as individual organs provide insufficient material. The measurements were performed individually for each fish.

For the lipid classes and fatty acid studies, the samples were transferred to a stainless steel homogenizer and extracted twice in a mixture of chloroform-methanol-NaCl solution 0.7 % (1:2:0.8, v/v) followed by (2:2:1.8, v/v). Lipids were extracted according to Bligh & Dyer (1959). Three replicates were made for each pool of livers, gonads and eggs. Major lipid classes were determined by thin-layer chromatography with flame-ionization detection (TLC-FID) using an Iatroscan MK-5 Analyzer (Volkman et al. 1986, Shantha 1992). Aliquots of 1  $\mu\text{L}$  were automatically spotted onto triplicate S-III Chromarods for major lipid classes. A first solvent system of hexane:benzene:formic acid (80:20:1) was followed by hexane:ether:formic acid (97:3:1.5) which allowed individual neutral lipid classes to be separated in a single development, where phospholipids remained at the origin. A second solvent system of

benzene:chloroform:formic acid (60:24:1.8) followed by chloroform:methanol:ammonia (50:50:5)) allowed individual polar lipid classes to be separated in a single development. Lipid classes were identified and calibrated by comparison with commercial standards containing hydrocarbons, wax esters, free fatty acids, triacylglycerols, cholesterol, diacylglycerols for neutral lipids and diphosphatidylglycerol, phosphatidylethanolamine, phosphatidylserine, phosphatidylcholine and lysophosphatidylcholine for polar lipids. Peak areas were integrated using a dedicated software package (Chromstar, SES GmbH - Analysesystem®) and quantified using the standard mix run in parallel.

For fatty acid analysis, only some gonad and liver samples with sufficient amount of lipids were analysed. The triacylglycerols and polar lipids were partitioned by thin-layer chromatography. The solvent system hexane:ether:acetic acid (17:3:0.2) allowed individual neutral lipid classes to be separated in a single development with polar lipid classes remaining at the origin. The free acids were converted to the fatty acids methyl ester (FAME) by incubating with toluene: BF<sub>3</sub> 7 %-MeOH (1:1) at 100°C for 1 hour. FAMES were isolated from the upper phase by evaporation under nitrogen. Gas liquid chromatography (GLC) of all esters was carried out on a 30 m length and 0.32 mm internal diameter quartz capillary column coated with Famewax (Restek) in a Perkin-Elmer XL Autolab gas chromatograph equipped with a flame ionization detector (FID). Aliquots (2 to 2.5 µL) of FAMES in hexane were injected into the GLC. The column was operated isothermally at 190°C for methyl esters. Helium was used as carrier gas at 7 psig. Injector and detector were maintained at 250°C. Tentative identification of individual fatty acids was achieved by comparing retention time data with those obtained from laboratory standards. Additional comparisons were achieved using secondary standard fish oil composed of Capelin-Menhaden oil (50:50) using ECL values (Ackman & Ratnayake, 1989). In addition to the examination of esters as recovered, a part of all ester samples was completely hydrogenated and the products examined qualitatively and quantitatively by GLC. Major components (> 10 %) should be accurate to 5 %, moderate size components (1 to 9 %) to 10 % and minor components to 30 %. The fatty acid distribution was established for female livers and gonads but not for eggs due to insufficient material.

Significant differences ( $p < 0.05$ ) in lipid content were tested between populations using the non-parametric test of Mann-Whitney (test U) performed using Statistica 6.0 software. Discrimination and classification of triacylglycerol fatty acid profiles were achieved by Factorial Correspondence Analysis (FCA) (Lebart et al. 1995). Classification of our different samples was performed by clustering the fatty acid compositions using Bray and Curtis distance index (Piélou 1984). Computation used MVSP 3.1 software for cluster analysis and SPAD 3.0 software for FCA.

### **Diet analysis**

For the diet study, fish were immediately preserved in formaldehyde (5%) after their sampling to stop the digestion processes. Their guts were removed from oesophagus to anus and preserved in formaldehyde. As the stomach is undifferentiated, the entire gut content was analysed. A quantitative numerical method was used to assess the importance of each kind of prey as they could not be weighed due to size limitations: the smallest prey type was taken as a reference and scored 1 point. The other prey types were scored in comparison to this reference. Thus, the numerical frequencies of every taxonomic group could be assessed without prey-size difference problems (Hyslop 1980).

## RESULTS

### Protein, lipid and water contents

#### *In young fish*

The total protein, lipid and water contents were significantly different between populations (Test U:  $p \leq 0.02$ , Table 1). Young fish from the *C. taxifolia* meadow from Cap Martin contained less lipids (- 21 %) and proteins (- 2.8 %), but more water (+ 1.8 %), than those from the *P. oceanica* bed in Villefranche. There was no significant difference between fat content of males and females at the same site ( $p > 0.1$ , Table 1), but differences existed between individuals of the same sex from both populations ( $p \leq 0.008$ ).

Table 1. Whole body compositions of *Symphodus ocellatus* young fish from Cap Martin and Villefranche. Values are means expressed in percentages of the whole wet weight. S.E.: Standard errors. n: number of analysed fish. Statistical comparisons were performed using a Mann -Whitney test. p: p-value.

	Cap Martin			Villefranche			p
	Mean	S.E.	n	Mean	S.E.	n	
Water	76.2	0.2	23	74.9	0.2	26	0.001
Protein	15.0	0.1	23	15.4	0.2	26	0.020
Fat (both sexes)	2.4	0.1	23	3.1	0.1	26	0.001
Fat in females	2.6	0.2	10	3.1	0.2	9	0.008
Fat in males	2.2	0.2	11	3.1	0.2	14	0.003
Sex comparisons	p = 0.160			p = 0.760			

#### *In females and eggs*

Total extractable lipid, expressed as percentage of the organ wet weight, ranged from a low mean of 2.2 % in eggs and 2.7 % in female gonads to a maximum mean of 5.1 % in female livers. No significant difference existed between lipid contents in the samples from both sites ( $p > 0.12$ , Tables 2, 3 & 4).

#### Lipid class distributions

In gonads, livers and eggs, polar lipids (particularly phosphatidylcholine) were the major lipid and represented 82 % to 90 % of the lipid content (Tables 2, 3 & 4). Free fatty acids and diacylglycerols were present in minor proportions. Wax esters were absent from every sample. While the lipid class distributions were the same in gonad and egg samples from both sites, three significant differences existed in the female livers. Triacylglycerols represented 9.6 % and 4.0 % of the total lipid content in the Villefranche and Cap Martin samples respectively; total neutral lipids: 17.1 % and 9.7 % respectively and total polar lipids: 82.9 % and 90.3 % respectively. The accumulation of storage lipids in female livers from Cap Martin was less than those found in Villefranche.

Table 2. Mean lipid contents, neutral and polar lipid compositions in *Symphodus ocellatus* female livers from Villefranche and Cap Martin. Values are means expressed in percentages. S.E.: Standard errors (n = 5 in each site). Statistical comparisons were performed using a Mann-Whitney test. p: p-value, WW: Wet weight. Tr: trace amounts.

	Cap Martin		Villefranche		p
	Mean	S.E.	Mean	S.E.	
Lipids content (% of WW)	5.1	0.2	5.1	0.5	0.75
Wax esters	0.0	0.0	0.0	0.0	1
Free fatty acids	tr		tr		-
Triacylglycerols	4.0	0.3	9.6	2.0	0.01
Cholesterol	3.9	0.2	4.3	0.2	0.18
Diacylglycerols	1.2	0.3	2.1	0.4	0.08
Total neutral lipids	9.7	0.5	17.1	2.5	0.01
Total polar lipids	90.3	0.5	82.9	2.5	0.01

Table 3. Mean lipid contents, neutral and polar lipid compositions in *Symphodus ocellatus* female gonads from Villefranche and Cap Martin. Values are means expressed in percentages. S.E.: Standard errors. n: number of samples analysed. Statistical comparisons were performed using a Mann-Whitney test. p: p-value, WW: Wet weight. NL: neutral lipids. TL: total lipids. PL: polar lipids. Tr: trace amounts.

	total	n by site	Cap Martin		Villefranche		p
			Mean	S.E.	Mean	S.E.	
Lipids content (% of WW)			2.7	0.0	3.1	0.3	0.120
Wax esters			0.0	0.0	0.0	0.0	1
Free fatty acids			tr		tr		-
Triacylglycerols	% of NL	5	4.5	0.4	6.0	0.6	0.054
Cholesterol			8.4	0.3	8.4	0.3	0.836
Diacylglycerols			tr		tr		-
Total neutral lipids	100% of TL		14.0	0.7	15.1	0.6	0.211
Polar lipids			86.1	0.7	84.9	0.6	0.211
Phosphatidylethanolamine (PE)			14.1	0.3	13.9	0.8	0.830
Phosphatidylcholine (PC)	100% of PL	3	49.6	1.0	49.0	0.5	0.510
Lysophosphatidylcholine			36.3	0.9	37.1	0.9	0.830
PE/PC			28.6	1.0	28.4	1.6	0.830

### Fatty acids (FA) in female gonads and livers

The fatty acid distributions in *S. ocellatus* female gonads and livers are shown in Tables 5 & 6. *Symphodus ocellatus* contained 60 different saturated, monounsaturated and polyunsaturated (PUFA) fatty acids ranging from C<sub>14</sub> to C<sub>24</sub>. Only fatty acids representing more than 0.1 % were reported as the analysis error was too large for very minor components. Nine FA, the 14:0, 16:0, 16:1(n-7), 18:0, 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:4(n-6), 20:5(n-3) and 22:6(n-3) accounted for the majority of FA. Palmitic acid (16:0) was the most abundant FA and represented 24 to 29 % of the total FA. Eicosapentaenoic acid (20:5 (n-3)), docosahexaenoic acid (22:6 (n-3)) and arachidonic acid (20:4 (n-6)) dominated the poly and highly unsaturated fatty acids.

Table 4. Mean lipid contents, neutral and polar lipid compositions in *Symphodus ocellatus* eggs from Villefranche and Cap Martin. Values are means expressed in percentages. S.E.: Standard errors. n: number of samples analysed. Statistical comparisons were performed using a Mann-Whitney test. p: p-value, WW: Wet weight, NL: neutral lipids, TL: total lipids, PL: polar lipids.

	total	n by site	Cap Martin		Villefranche		p
			Mean	S.E.	Mean	S.E.	
Lipids content (% of WW)			2.2	0.5	2.6	0.5	0.83
Wax esters			0.0	0.0	0.0	0.0	1
Free fatty acids			2.9	0.5	2.1	0.2	0.21
Triacylglycerols	% of NL	3	6.2	1.0	6.0	0.4	0.84
Cholesterol			6.8	0.7	7.3	0.6	0.53
Diacylglycerols			1.8	0.4	1.5	0.3	0.60
Neutral lipids	100% of TL		17.6	1.4	16.9	0.5	0.64
Polar lipids			82.4	1.4	83.1	0.5	0.64
Phosphatidylethanolamine (PE)			11.1	0.3	13.7	0.3	0.12
Phosphatidylcholine (PC)	100% of PL	2	55.4	5.3	54.8	0.3	1
Lysophosphatidylcholine			33.5	5.5	31.4	0.7	1
PE/PC			20.1	1.4	25.0	0.4	0.12

Table 5. Fatty acid composition of the total polar lipids in *Symphodus ocellatus* female gonads and livers. Results represent the mean percentages of the total fatty acids  $\pm$  S. E. (n = 2). Only fatty acids representing more than 0.1 % were reported.

Fatty acids	Phospholipids			
	Gonad		Liver	
	Cap Martin	Villefranche	Cap Martin	Villefranche
14:0	1.0 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.0
15:0	0.6 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1
iso 17:0	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0
16:0	29.4 $\pm$ 0.3	29.6 $\pm$ 0.2	28.2 $\pm$ 1.3	27.6 $\pm$ 3.5
17:0	1.0 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.1	1.2 $\pm$ 0.1	1.1 $\pm$ 0.0
18:0	7.8 $\pm$ 0.2	7.9 $\pm$ 0.3	12.1 $\pm$ 0.0	11.4 $\pm$ 0.5
16:1(n-7)	3.1 $\pm$ 0.3	2.6 $\pm$ 0.0	2.2 $\pm$ 0.1	1.3 $\pm$ 0.4
16:1(n-5)	0.4 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0
18:1(n-11)	0.1 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.4
18:1(n-9)	7.7 $\pm$ 0.2	8.6 $\pm$ 0.3	6.0 $\pm$ 0.3	6.9 $\pm$ 0.7
18:1(n-7)	2.7 $\pm$ 0.2	2.9 $\pm$ 0.0	2.4 $\pm$ 0.0	2.7 $\pm$ 0.0
20:1(n-9)	0.4 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.2
18:2(n-9)	0.2 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.2
18:2(n-6)	0.8 $\pm$ 0.0	0.8 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.4
18:2(n-4)	0.1 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.4
20:2(n-6)	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.3
16:3(n-4)	0.4 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1
20:3(n-6)	0.4 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1
16:4(n-3)	0.6 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0
20:4(n-6)	7.7 $\pm$ 0.2	8.6 $\pm$ 0.4	7.8 $\pm$ 0.0	9.0 $\pm$ 1.7
20:4(n-3)	0.3 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.2
20:5(n-3)	10.0 $\pm$ 0.7	8.7 $\pm$ 0.6	8.9 $\pm$ 0.7	9.0 $\pm$ 1.6
22:5(n-6)	1.2 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.0	1.1 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.1
22:5(n-3)	2.0 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.1	2.7 $\pm$ 1.2
22:6(n-3)	18.9 $\pm$ 0.2	17.7 $\pm$ 0.1	21.1 $\pm$ 1.0	18.8 $\pm$ 2.8
total minor FA	2.6	2.9	2.5	3.6
Saturates	40.9 $\pm$ 0.2	41.3 $\pm$ 0.3	44.0 $\pm$ 1.5	42.0 $\pm$ 3.2
Monoenes	15.1 $\pm$ 0.2	16.0 $\pm$ 0.2	11.8 $\pm$ 0.2	13.1 $\pm$ 0.2
Polyenes	44.0 $\pm$ 0.0	42.5 $\pm$ 0.1	44.2 $\pm$ 1.7	45.3 $\pm$ 3.8
n-3	31.7 $\pm$ 0.3	29.3 $\pm$ 0.5	32.8 $\pm$ 1.8	31.7 $\pm$ 0.2
n-6	10.8 $\pm$ 0.3	11.8 $\pm$ 0.4	10.6 $\pm$ 0.0	12.2 $\pm$ 3.3
n-3 / n-6	2.9 $\pm$ 0.1	2.5 $\pm$ 0.1	3.1 $\pm$ 0.2	2.8 $\pm$ 0.7

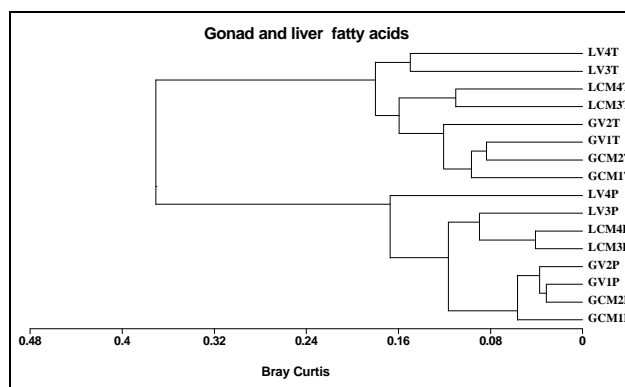
Table 6. Fatty acid composition of the triacylglycerols in *Symphodus ocellatus* female gonads and livers. Results represent the mean percentages of the total fatty acids  $\pm$  S. E. (n = 2). Only fatty acids representing more than 0.1 % were reported.

Fatty acids	Triacylglycerols			
	Gonad		Liver	
	Cap Martin	Villefranche	Cap Martin	Villefranche
14:0	6.1 $\pm$ 0.4	5.7 $\pm$ 1.3	3.2 $\pm$ 0.3	4.0 $\pm$ 0.2
iso 15:0	0.7 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.1
ANT 15:0	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1
15:0	1.8 $\pm$ 0.1	1.7 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.3	1.2 $\pm$ 0.0
iso 16:0	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.0
iso 17:0	0.7 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.2	0.6 $\pm$ 0.1
ant 17:0	0.3 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.2	0.3 $\pm$ 0.1
16:0	27.2 $\pm$ 0.5	27.3 $\pm$ 0.5	27.3 $\pm$ 2.7	24.0 $\pm$ 0.3
17:0	1.6 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.3	1.4 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.2
18:0	8.1 $\pm$ 0.8	6.9 $\pm$ 1.1	6.9 $\pm$ 0.2	5.9 $\pm$ 1.3
19:0	0.4 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.5	0.1 $\pm$ 0.0
20:0	0.3 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1
22:0	0.3 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.1
16:1(n-7)	9.1 $\pm$ 1.4	7.7 $\pm$ 0.3	6.9 $\pm$ 0.8	7.4 $\pm$ 1.4
16:1(n-5)	0.7 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.0
18:1(n-11)	0.0 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.4
18:1(n-9)	8.4 $\pm$ 0.8	10.0 $\pm$ 0.9	7.1 $\pm$ 0.0	13.0 $\pm$ 1.0
18:1(n-7)	5.8 $\pm$ 0.2	6.5 $\pm$ 1.1	5.1 $\pm$ 0.8	4.6 $\pm$ 0.8
18:1(n-5)	0.2 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.2
20:1(n-11)	0.1 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.4	0.2 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.4
20:1(n-9)	1.1 $\pm$ 0.2	1.4 $\pm$ 0.3	1.0 $\pm$ 0.0	2.0 $\pm$ 0.5
20:1(n-7)	0.4 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.0	0.8 $\pm$ 0.2
24:1	0.3 $\pm$ 0.2	0.2 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.1
18:2(n-9)	0.3 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1
18:2(n-6)	1.8 $\pm$ 0.2	1.6 $\pm$ 0.2	1.7 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.1
20:2(n-6)	0.7 $\pm$ 0.0	0.8 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.6
16:3(n-6)	0.4 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.2
16:3(n-4)	0.8 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.1
18:3(n-6)	0.4 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.8	0.3 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.1
18:3(n-3)	0.4 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.2	0.4 $\pm$ 0.0	1.1 $\pm$ 0.1
20:3(n-6)	0.6 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.3	0.7 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.0
20:3(n-3)	0.2 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1
18:4(n-3)	0.6 $\pm$ 0.2	0.8 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.1
20:4(n-6)	2.4 $\pm$ 0.0	2.3 $\pm$ 0.2	3.8 $\pm$ 0.2	2.9 $\pm$ 0.4
20:4(n-3)	0.8 $\pm$ 0.1	0.9 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.0	1.3 $\pm$ 0.0
22:4(n-6)	0.5 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	1.4 $\pm$ 1.1
20:5(n-3)	6.0 $\pm$ 0.2	5.6 $\pm$ 0.1	7.9 $\pm$ 1.4	6.6 $\pm$ 0.6
22:5(n-6)	1.0 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.2	1.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.2
22:5(n-3)	1.3 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 0.3	2.0 $\pm$ 0.4	1.9 $\pm$ 0.1
22:6(n-3)	3.6 $\pm$ 0.1	5.2 $\pm$ 0.9	9.5 $\pm$ 0.4	6.6 $\pm$ 3.3
total minor FA	4.0	1.8	1.8	1.9
Saturates	49.1 $\pm$ 0.3	47.1 $\pm$ 0.9	45.2 $\pm$ 4.5	39.1 $\pm$ 1.8
Monoenes	26.7 $\pm$ 0.4	28.6 $\pm$ 0.4	22.4 $\pm$ 1.4	30.9 $\pm$ 0.1
Polyenes	24.0 $\pm$ 0.9	24.3 $\pm$ 1.3	32.4 $\pm$ 3.1	30.0 $\pm$ 1.8
n-3	14.7 $\pm$ 1.2	14.9 $\pm$ 0.7	21.9 $\pm$ 2.5	19.1 $\pm$ 3.7
n-6	7.5 $\pm$ 0.2	7.9 $\pm$ 0.5	8.9 $\pm$ 0.8	9.2 $\pm$ 1.8
n-3 / n-6	2.0 $\pm$ 0.2	1.9 $\pm$ 0.0	2.5 $\pm$ 0.1	2.2 $\pm$ 0.8

The distributions of FA, however, showed significant shifts between lipid classes and organs. A classification by clustering (Fig. 2) showed the first level of homogeneity as the lipid class (i.e., triacylglycerols or phospholipids) and the second one as the organ (i.e., liver or gonad). Within the phospholipids, the gonad and liver FA profiles formed two different groups. No significant difference existed between sites (Fig. 2).



Fig. 2. Classification of the *Symphodus ocellatus* female gonad and liver fatty acid profiles. The classification was established according to the Bray Curtis index. G: gonads, L: livers, CM: Cap Martin, V: Villefranche, T: triacylglycerols, P: phospholipids. V1 to V4 and CM1 to CM4 represent samples from Villefranche and Cap Martin respectively.



Correspondence analysis was performed on both liver and gonad triacylglycerol fatty acid compositions of fish collected at both sites (Fig. 3). Three factorial axes were needed to explain 80 % of the total inertia. The first factorial axis accounted for 34.8 % of the total variance and discriminated between the liver and gonad structure, irrespective of the sampling location. Liver triacylglycerols showed higher content in polyunsaturated acids (essentially 22:6 (n-3) and to a minor extent 20:5 (n-3) and 20:4 (n-6)) while gonad triacylglycerol profiles were characterized by higher proportions of saturated and branched acids (14:0, iso16:0, 15:0 and to a minor extent 18:0). The second factorial axis explained 26.1 % of the total variance and separated the liver fatty acid profiles from the two sampling sites with the Villefranche samples characterized by higher proportions of polyunsaturated acids and some monoenes (18:3 (n-3), 20:4 (n-3), 18:4 (n-3), 18:1 (n-9), 20:1 (n-9)). The third axis accounted for 19.1 % of the total variance and singled out the samples  $GV_2T$  and  $LV_4T$  which did not contribute significantly to the previous factorial plane because of a higher content in 18:3 (n-6) ( $GV_2T$ ) or in 20:2 (n-6), 20:1 (n-9) and 20:1 (n-7) ( $LV_4T$ ) (Fig. 3).

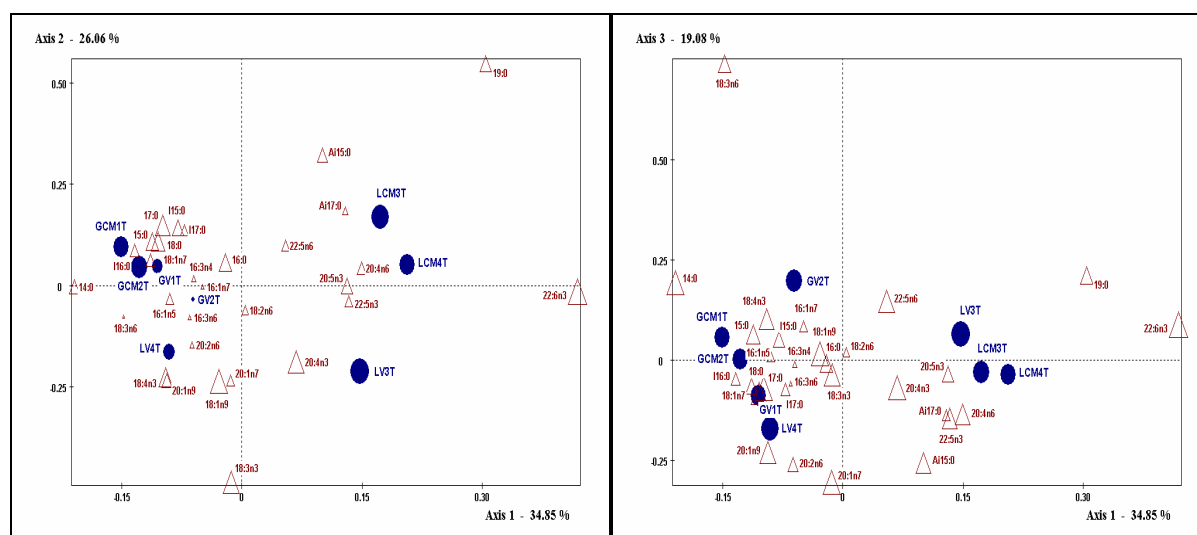


Fig. 3. Factorial Analysis Correspondence case scores of the *Symphodus ocellatus* female gonad and liver triacylglycerol fatty acid profiles. G: gonads, L: livers, CM: Cap Martin, V: Villefranche, T: triacylglycerols, P: phospholipids. V1 to V4 and CM1 to CM4 represent samples from Villefranche and Cap Martin respectively.

### Diet analysis

In January, the *S. ocellatus* diet was mainly copepods (representing 87.7 % in Cap Martin and 74.2 % in Villefranche of the total ingested prey) (Fig. 4A). Isopod frequency was ten times less in Cap Martin than in Villefranche (1.0 % vs. 10.1 %, Mann-Whitney test:  $p = 0.02$ ). In June, gastropods (which were totally absent from guts in January), ostracods, isopods, amphipods and halacaridians were more frequent in guts than in January (Fig. 4B). Conversely, copepods were less frequent in guts in June, representing 62.6 % in Cap Martin and 50.7 % in Villefranche. Gastropod frequency was three times less in Cap Martin than in Villefranche (4.4 % vs. 13.3 %). However, the difference was not significant due to a high variability of the values in Villefranche: the gastropod frequencies were correlated with fish size (Spearman coefficient = 0.55 and  $p = 0.06$ ), which was not the case in Cap Martin (Spearman coefficient = 0.11 and  $p = 0.74$ ).

Taking into account the origin of the ingested prey, in January, fish consumed more plankton in Cap Martin than in Villefranche (63.8 % vs. 13.5 %, Mann-Whitney test:  $p < 0.001$ , Fig. 4A). Indeed, fish living in Cap Martin ingested mainly planktonic copepods belonging to Calanoida, Harpacticoida (Ectinosomatidae) and Poecilostomatoida (Oncaeidae, Corycaeidae), whereas fish living in Villefranche ingested mainly benthic and hyperbenthic copepods belonging to Cyclopoida and Harpacticoida (Cletodidae, Tisbidae, Laophontidae, Disaccidae, Thalestridae, Harpacticidae). On the other hand, in June, plankton prey contributions were similar and weak at both sites (2.2 % in Cap Martin and 4.1 % in Villefranche, Mann-Whitney test:  $p = 0.77$ , Fig. 4B).

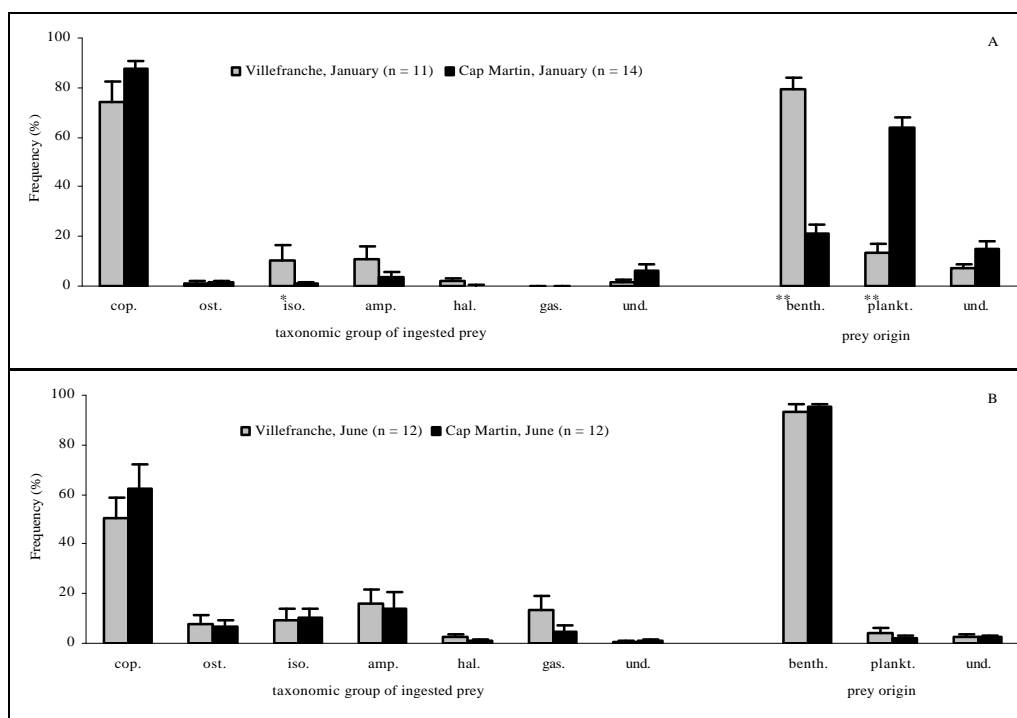


Fig. 4. *Symphodus ocellatus* diet in Villefranche and in Cap Martin, (A) in January and (B) in June. The taxonomic group (cop.: copepods, ost.: ostracods, iso.: isopods, amp.: amphipods, hal.: halacaridians, gas.: gastropods, und.: undetermined) and the origin (benth.: benthic, plankt.: planktonic) of the ingested preys have been determined. The values given are the numerical frequencies of preys in guts in percentages. The numbers of analysed guts (n) are indicated in brackets. Statistical differences were performed using a Mann-Whitney test: \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.001$ .

## DISCUSSION

In *Symphodus ocellatus* young fish from Cap Martin and Villefranche, we found a mean body composition of 76.2 % and 74.8 % water, 15 % and 15.4 % protein and 2.4 % and 3.1 % lipids respectively (wet weight basis). The paucity of data on wrasse makes generalization of our results difficult. However, comparison with other fish groups confirmed some of the trends observed. Deegan (1986) found in the entire body of subadult menhadens *Brevoortia patronus* 76.6 % ( $\pm 3.0$ ) water, 16.2 % ( $\pm 1.0$ ) protein and 3.6 % ( $\pm 2.8$ ) fat. Cagnetta et al. (1996) found in *Dicentrarchus labrax* muscles 76.6 % ( $\pm 0.26$ ) water, 19.95 % ( $\pm 0.16$ ) protein and 1.04 % ( $\pm 0.17$ ) fat.

We found in *S. ocellatus* eggs a mean lipid content of 2.4 % (of the wet weight). Lipids are considered to be one of the most important sources of stored energy in fish eggs. This is especially true for the neutral lipids such as triacylglycerols, which is the most common form of energy storage in eggs, as well as for later life stages of marine fish (Cowey et al. 1985). Phosphatidylcholine represented 45.6 % of the mean total lipid content in *S. ocellatus* eggs, suggesting that like other species, phospholipids may show a dual function, i.e., structural components of membranes and energy source during embryonic development (Fraser et al. 1988).

The striking point in *S. ocellatus* is the very high proportion of polar lipids detected (between 82 and 90 % of the total lipids). For comparison, Takama et al. (1999) who have assessed the proportions of phospholipids (PL) in many demersal fish found 0.45 to 1.17 % of PL in ovaries and 0.67 to 2.42 % in livers (on a wet weight basis). Cejas et al. (2003) reported 0.96 % of PL in wild mature female ovaries of the white sea bream *Diplodus sargus*. In *S. ocellatus*, we found a mean of 2.5 and 4.5 % of PL in gonads and livers respectively (on a wet weight basis). This species is thus very rich in phospholipids.

As in other marine fish in the Mediterranean (Ackman 1992, Rueda et al. 1997, Cejas et al. 2003), in *S. ocellatus*, the major saturated and monounsaturated fatty acid (FA) were 16:0, 18:0 and 16:1(n-7), 18:1(n-9). Polar lipids were richer in 20:4(n-6), 20:5(n-3) and 22:6(n-3) but poorer in 14:0, 16:1(n-7), 20:1(n-9) than neutral lipids as noticed by Rueda et al. (1997), Cejas et al. (2003) and Dwyer et al. (2003). As reported by Takama et al. (1999) for various fish species, 22:6(n-3) levels were higher in livers than in ovaries. Marine fish eggs are characterized by the high content of docohexanoic acid 22:6 (n-3) and eicopentanoic acid 20:5 (n-3), which are retained throughout embryonic development, particularly 22:6 (n-3), suggesting the importance of these fatty acids for the developing embryo (Sargent et al. 1999). The HUFA 22:6 (n-3) decreases in liver tissue in freshwater fish during spawning, presumably for egg production (Kozlova & Khotimchenko 1993). The abundance of 22:6 (n-3) varied between 17.7 % and 21.1 % in *S. ocellatus* female gonad and liver phospholipids.

The lipid content of fish is highly variable between and within species (Shearer 1994). Numerous factors contribute to this variability: the food availability to the fish, location of catch, size of the fish, stage of maturity, individual variability, the part of the fish from which the sample is taken (Hardy & King 1989), ration size (Kiessling et al. 1989) and starvation (Lie & Huse 1992). Fish fatty acid composition also is known to vary significantly, even between individuals of the same species (Exler et al. 1975).

In our study, we highlighted differences in *S. ocellatus* lipid content at two different sites. Indeed, the total lipid content of young fish was less but the water content was higher in Cap Martin than in Villefranche. As noticed by Piclet (1987) and Méndez *et al.* (1993), lipid content decreases as water content increases in the same proportion. Buckley & Groves (1979) reported that body protein and water were inversely related to body lipid. The neutral lipid content in reproductive female livers was significantly less in Cap Martin than in

Villefranche. This suggests that the lower lipid storage in Cap Martin could be related to either less food intake or higher energy expenditure associated with foraging.

Fatty acid profiles from liver and gonad phospholipids were found similar at both sites with the exception of L<sub>V4</sub>P. This result could be expected as fatty acids present in polar lipids are under genetic control within a same species (Lehninger *et al.* 1993). Moreover, gonad triacylglycerol profiles were similar at both sites. This result could be expected too as gonad fatty acids are mobilized from liver following a selective directional metabolic process (Sargent *et al.* 1989). The fatty acids of the liver triacylglycerols are more variable probably due to the fatty acid profiles of the prey lipids. Comparing the mean profiles in both Cap Martin and Villefranche, particularly the fatty acids 18:1 (n-9), 20:1 (n-9), 18:3 (n-3), 18:4 (n-3), 20:4 (n-3) and to a minor extent 20:5 (n-3), 22:6 (n-3), we can hypothesize that a diet difference may exist between both *S. ocellatus* populations. Indeed, during the cold period, *S. ocellatus* individuals living on the *C. taxifolia* meadow of Cap Martin exhibited diet switching: fish consumed a greater amount (+ 50 %) of planktonic prey (copepods) than on the *P. oceanica* bed of Villefranche. Moreover, fish from Villefranche consumed more peracarids during the cold season and more gastropods during the warm season than fish from Cap Martin. These diet differences between both populations could be attributed to the *C. taxifolia* presence in Cap Martin. Indeed, the invasive alga - by its large biomass, frond density and cover from the end of summer to the beginning of winter- modifies the substrata it colonizes. *Caulerpa taxifolia* diminishes the accessibility to substratum (Levi & Francour, 2004) and the benthic fauna (particularly molluscs, amphipods and copepods) availability (Bellan-Santini *et al.* 1996, Poizat & Boudouresque 1996, Relini *et al.* 1998). The differences in body total lipid contents and liver triacylglycerol contents we observed in fish from Cap Martin could thus be related to a diet switch correlated with the presence of *C. taxifolia* during the cold season. It follows that the energetic investment could be higher for those fish foraging longer in the water column upon planktonic copepods (i.e. increase in swimming effort, reduced prey and risk of predation) and may not be compensated during the warm season, when life conditions improve (i.e. reduced *C. taxifolia* biomass).

Data exist neither on benthic crustaceans, nor on neritic planktonic copepod fatty acid composition in the Mediterranean. It is consequently difficult to further correlate the differences between the two *S. ocellatus* populations in terms of fatty acids and the ingested prey. The present work is a preliminary study and further analysis on the lipid compositions of the different groups living on the substratum is needed.

*Acknowledgements.* This study is part of a Ph.D. thesis carried out at the University of Nice's Laboratoire Environnement Marin Littoral and supported by a grant from the Région Provence- Alpes- Côte d'Azur. Thanks to Dr J. Zambonino and Mr H. Le Delliou from the Laboratoire de Nutrition des Poissons of Ifremer Brest for their collaboration. Thanks to Dr P Chang for his great help and Dr T Lepage for his advice.

#### LITERATURE CITED

- Ackman RG (1992). Fatty acids in fish and shellfish. In: Chow CK (ed) Fatty acids in foods and their health implications. Marcel Dekker, New York, p 169-184.
- Ackman RG, Ratnayake WHN (1989). Lipid analyses, Part I. Properties of fats, oils and lipids: recovery and basic compositional studies with gas-liquid chromatography and thin layer chromatography. In: Vergroesen AJ, Crawford M (eds) The Role of fats in human nutrition. Academic Press, London, p 442-514.
- Almansa E, Pérez MJ, Cejas JR, Badía P, Villamandos JE, Lorenzo A (1999) Influence of broodstock gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) dietary fatty acids on egg quality and egg fatty acid composition throughout the spawning season. *Aquaculture* 170:323-336
- Bell JD, Harmelin-Vivien M (1983) Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys* 11(1):1-14
- Bellan-Santini D, Arnaud PM, Bellan G (1996). Affinités entre peuplements méditerranéens benthiques avec et sans *Caulerpa taxifolia*. In : Ribera MA, Ballesteros E, Boudouresque CF, Gomez A, Gravez V (eds) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat de Barcelona Publishers, Barcelona, p 387-390
- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol* 37(8):911-917
- Buckley JT, Groves TDD (1979) Influence of feed on the body composition of finfish. *Proc Word Symp Finfish Nutr Fishfeed Technol.* Berlin 2. 335-343

- Cagnetta P, Zezza L, Lestingi A, Pelosi S (1996) Caratteristiche chimiche e dietetiche del filetto di spigole (*Dicentrarchus labrax* L.) provenienti da differenti ambienti. *Biol Mar Medit* 3(1):396-397
- Cejas JR, Almansa E, Villamandos JE, Badía P, Bolanos A, Lorenzo A (2003) Lipid and fatty acid composition of ovaries from wild fish and ovaries and eggs from captive fish of white sea bream (*Diplodus sargus*). *Aquaculture* 216:299-313
- Cowey CB, Bell JG, Knox D, Fraser A, Youngson A (1985) Lipids and antioxidant systems in developing eggs of salmon (*Salmo salar*). *Lipids* 20:567-572
- Deegan (1986) Changes in body composition and morphology of young-of-the-year gulf menhaden, *Brevoortia patronus* Goode, in Fourleague Bay, Louisiana. *J Fish Biol* 29:403-415
- Dumas JB (1831) *Ann Chim Phys*, Paris, 2:47-198
- Dwyer KS, Parrish CC, Brown JA (2003) Lipid composition of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) in relation to dietary lipid intake. *Mar Biol* 143:659-667
- Exler J, Kinsella JE, Watt BK (1975) Lipids and fatty acids of important finfish: new data for nutrient tables. *J Am Oil Chem Soc* 52:154-159
- Fernández-Palacios H, Izquierdo MS, Robaina L, Valencia A, Salhi M, Vergara JM (1995) Effect of *n*-3 HUFA level in broodstock diets on egg quality of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). *Aquaculture* 132:325-337
- Folch J, Lees M, Sloane-Stanley GH (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipid from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226:497-509
- Fraser AJ, Gamble JC, Sargent JR (1988) Changes in lipid content, lipid class composition and fatty acid composition of developing eggs and unfed larvae of cod (*Gadus morhua*). *Mar Biol* 99:307-313
- Hardy RW, King IB (1989) Variation in *n*-3 fatty acid content of fresh and frozen salmon. *Omega 3 News* 4:1-4
- Harel M, Tandler A, Kissil GW (1994) The kinetics on nutrient incorporation into body tissues of gilthead seabream (*Sparus aurata*) females and the subsequent effects on egg composition and egg quality. *Brit J Nutr* 72:45-48
- Harmelin JG (1987) Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc national de Port-Cros, France). *Mar Ecol* 8(3):263-284
- Hureau JC (1986) Labridae. In : Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) *Fishes of the northeastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris, p 919-942
- Hyslop D (1980). Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411-429
- Kiessling A, Johansson L, Storebakken T (1989) Effects of reduced feed ration levels on fat content and fatty acid composition in white and red muscle from rainbow trout. *Aquaculture* 79:169-175
- Kozlova T, Khotimchenko S (1993) Fatty acid composition of endemic Baikal fish and crustacea. *Comp Biochem Physiol B* 105:97-103
- Lebart L, Morineau A, Piron M (1995). *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris.
- Lejeune P (1984) Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres *Symphodus* Rafinesque, 1810 et *Coris* Lacepede, 1802. PhD thesis, University of Science of Liège
- Lehninger AL, Nelson DL, Cox MM (1993) *Principales of biochemistry*, 2nd edn. Worth publishers, New York
- Levi F, Francour P (2004) Behavioural response of *Mullus surmuletus* (Mullidae) to habitat modification by the invasive macroalga *Caulerpa taxifolia*. *J Fish Biol* 64(1):55-64
- Lie O, Huse I (1992) The effect of starvation on the composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fiskdir Skr Ernoering* 5:11-16
- Lovern JA (1951) The chemistry and metabolism of fats in fish. In: Williams RT (ed) *The biochemistry of fish*. Biochemical Society Symposia 6, London, Cambridge University Press
- Meinesz A, Hesse B (1991) Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord occidentale. *Oceanol Acta* 14:415-426
- Meinesz A, Belsher T, Thibault T, Antolic B, Ben Mustapha B, Boudouresque CF, Chiavérini D, Cinelli F, Cottalorda JM, Djellouli A, El Abed A, Orestano C, Grau AM, Ivesa L, Jaklin A, Langar H, Masutti-Pascual E, Peirano A, Tunesi L, De Vaugelas J, Zavodnik N, Zuljevic A (2001) The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biol Invasions* 3:201-210
- Méndez G, Wieser W (1993) Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus*. *Environ Biol Fishes* 36:73-81
- Piclet G (1987) Poisson aliment; composition, intérêt nutritionnel. *Cah Nutr Diét* 22(4):317-336
- Pielou EC (1984) *The interpretation of ecological data*. Wiley J & Sons, New York
- Poizat C, Boudouresque CF (1996). Méiofaune du sédiment dans les peuplements à *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). In : Ribera MA, Ballesteros E, Boudouresque CF, Gomez A, Gravez V (eds) *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Universitat de Barcelona Publishers, Barcelona, p 375 – 386
- Relini G, Relini M, Torchia G (1998). Fish and epiphytic fauna on *Caulerpa taxifolia* and *Cymodocea nodosa* at Imperia (Ligurian Sea). In : Boudouresque CF, Gravez V, Meinesz A, Palluy F (eds) *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publishers, Marseille, p 185-195
- Rodríguez C, Cejas JR, Martin MV, Badía P, Samper M, Lorenzo A (1998) Influence of *n*-3 highly unsaturated fatty acid deficiency on the lipid composition of broodstock gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) and on egg quality. *Fish Physiol Biochem* 18:177-187
- Rueda FM, López JA, Martínez FJ, Zamora S (1997) Fatty acids in muscle of wild and farmed red porgy, *Pagrus pagrus*. *Aquacult Nutr* 3:161-165
- Sargent J, Henderson RJ, Tocher DR (1989) The lipids. In: Halver J (ed) *Fish Nutrition*, 2nd edn. Academic Press, Inc.
- Sargent J, McEvoy L, Estevez A, Bell G, Bell M, Henderson J, Tocher D (1999) Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179:217-229
- Shantha NC (1992) Thin-layer chromatography flame ionization detection Iatroscan system. *J Chromatogr* 624:21-35
- Shearer KD (1994) Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119:63-88
- Takama K, Suzuki T, Yoshida K, Arai H, Mitsui T (1999) Phosphatidylcholine levels and their fatty acid compositions in teleost tissues and squid muscle. *Comp Biochem Physiol B* 124:109-116
- Volkman JK, Everitt DA, Allen DI (1986) Some analysis of lipid classes in marine organisms, sediments and seawater using thin-layer chromatography-flame ionization detection. *J Chromatogr* 356:147-162
- Watanabe T, Takeuchi T, Shimma Y (1978) Influence of SCP feed on lipid contents and fatty acid composition of rainbow trout. *Bull Freshwat Fish Res Lab* 28:37-46

## ANNEXES du chapitre IV.6.

Tableau IV.6.4. : Equations des régressions linéaires LN(Poids entier (en g)) vs. LN(Longueur standard (en cm)) chez *Symphodus ocellatus* au Cap Martin (CM) et au Lido. n : nombre de poissons, Ord.ori : ordonnée à l'origine, r<sup>2</sup> : coefficient de détermination, p : significativité de la pente.

Site	Date	n	Equation de la régression			
			Ord. Orig.	Pente	r <sup>2</sup>	p
CM	01/2000	42	-4,0808	+3,0270	0,9747	0,00
CM	01/2002	18	-3,8793	+3,0086	0,9973	0,00
CM	02/2002	31	-3,8501	+2,9397	0,9662	0,00
CM	04/2000	10	-4,077	+3,0934	0,9984	0,00
CM	05/2000	20	-4,1335	+3,1946	0,9460	0,00
CM	06/2001	18	-3,9349	+3,1002	0,9613	0,00
CM	06/2002	15	-4,0368	+3,0388	0,9581	0,00
CM	09/2001	18	-4,8170	+3,4245	0,9653	0,00
CM	10/2001	20	-4,1851	+3,1945	0,9930	0,00
CM	11/2001	19	-4,1635	+3,1525	0,9828	0,00
Lido	01/2000	32	-3,9091	+2,9230	0,999	0,00
Lido	01/2002	21	-4,0285	+3,1043	0,9977	0,00
Lido	02/2002	29	-3,8874	+2,9745	0,9442	0,00
Lido	04/2000	27	-4,0071	+3,0544	0,9841	0,00
Lido	05/2000	17	-3,4905	2,8053	0,9512	0,00
Lido	06/2001	22	-3,6950	+2,9064	0,9481	0,00
Lido	06/2002	15	-4,9037	+3,6403	0,9875	0,00
Lido	09/2001	17	-4,4720	+3,2477	0,9847	0,00
Lido	10/2001	22	-4,0366	+3,0452	0,9894	0,00
Lido	11/2001	16	-4,5319	+3,1437	0,9660	0,00

Tableau IV.6.5. : Equations des régressions linéaires LN(Poids éviscéré (en g)) vs. LN(Longueur standard (en cm)) chez *Symphodus ocellatus* au Cap Martin (CM) et au Lido. n : nombre de poissons, Ord.ori : ordonnée à l'origine, r<sup>2</sup> : coefficient de détermination, p : significativité de la pente.

Site	Date	n	Equation de la régression			
			Ord. Orig.	Pente	r <sup>2</sup>	p
CM	01/2000	42	-4,3459	+3,1068	0,9875	0,00
CM	01/2002	20	-4,2171	+3,1344	0,9974	0,00
CM	04/2000	10	-4,3778	+3,1979	0,9964	0,00
CM	05/2000	20	-4,5898	+3,3648	0,9690	0,00
CM	06/2001	18	-4,4277	+3,2891	0,9760	0,00
CM	09/2001	18	-4,6658	+3,2739	0,9949	0,00
CM	10/2001	20	-4,3305	+3,2396	0,9940	0,00
CM	11/2001	20	-4,4900	+3,3066	0,9971	0,00
Lido	01/2000	32	-4,3101	+3,0786	0,9948	0,00
Lido	01/2002	21	-4,3031	+3,1975	0,9968	0,00
Lido	04/2000	27	-4,2079	+3,0802	0,9847	0,00
Lido	05/2000	17	-4,2925	+3,1773	0,9798	0,00
Lido	06/2001	16	-3,9245	+2,9713	0,9648	0,00
Lido	09/2001	17	-4,2306	+3,0547	0,9290	0,00
Lido	10/2001	22	-4,1421	+3,0654	0,9898	0,00
Lido	11/2001	16	-4,3682	+3,2484	0,9941	0,00

Tableau IV.6.6 : Equations des régressions linéaires LN(Poids du tube digestif (en g)) vs. LN(Longueur standard (en cm)) chez *Symphodus ocellatus* au Cap Martin (CM) et au Lido. n : nombre de poissons, Ord.ori : ordonnée à l'origine, r<sup>2</sup> : coefficient de détermination, p : significativité de la pente.

Site	Date	n	Equation de la régression			
			Ord. Orig.	Pente	r <sup>2</sup>	p
CM	01/2000	42	-7,1455	+2,5982	0,9188	0,00
CM	01/2002	19	-7,4281	+2,9525	0,9806	0,00
CM	04/2000	10	-6,5942	+2,5965	0,7064	0,00
CM	05/2000	20	-8,2202	+3,6268	0,7775	0,00
CM	06/2001	18	-6,3414	+2,5448	0,6761	0,00
CM	09/2001	18	-8,0001	+3,2084	0,9388	0,00
CM	10/2001	20	-6,7800	+2,5893	0,9048	0,00
CM	11/2001	19	-6,9395	+2,7115	0,9300	0,00
Lido	01/2000	32	-6,8030	+2,4818	0,9564	0,00
Lido	01/2002	21	-6,6430	+2,5288	0,9537	0,00
Lido	04/2000	27	-6,6822	+2,8019	0,8238	0,00
Lido	05/2000	17	-5,4977	+2,1571	0,6789	0,00
Lido	06/2001	20	-6,4669	+2,5671	0,7450	0,00
Lido	09/2001	17	-7,8166	+3,2460	0,9157	0,00
Lido	10/2001	20	-7,2247	+2,7242	0,8942	0,00
Lido	11/2001	14	-6,8653	+2,4698	0,9319	0,00

Tableau IV.6.7. : Equations des régressions linéaires LN(Poids du foie (en g)) vs. LN(Longueur standard (en cm)) chez *Symphodus ocellatus* au Cap Martin (CM) et au Lido. n : nombre de poissons, Ord.ori : ordonnée à l'origine, r<sup>2</sup> : coefficient de détermination, p : significativité de la pente.

Site	Date	n	Equation de la régression			
			Ord. Orig.	Pente	r <sup>2</sup>	p
CM	01/2002	19	-7,5676	+2,4081	0,9273	0,00
CM	06/2002	15	-8,6145	+3,4525	0,8051	0,00
CM	10/2001	19	-8,2571	+2,8585	0,7926	0,00
CM	11/2001	19	-6,937	+2,1851	0,6553	0,00
Lido	01/2002	20	-7,2634	+2,3581	0,9128	0,00
Lido	06/2002	15	-10,0352	+4,5341	0,9252	0,00
Lido	10/2001	11	-7,8296	+2,5442	0,9477	0,00
Lido	11/2001	8	-7,9988	+2,6992	0,7086	0,01

Tableau IV.6.8. : Equations des régressions linéaires LN(Poids des ovaires (en g)) vs. LN(Longueur standard (en cm)) chez *Symphodus ocellatus* au Cap Martin (CM) et au Lido. n : nombre de poissons, Ord.ori : ordonnée à l'origine, r<sup>2</sup> : coefficient de détermination, p : significativité de la pente.

Site	Date	n	Equation de la régression			
			Ord. Orig.	Pente	r <sup>2</sup>	p
CM	01/2002	6	-9,6596	+3,6825	0,6788	0,82
CM	06/2002	15	-5,6478	+2,3775	0,5200	0,00
Lido	01/2002	10	-7,848	+2,1297	0,7518	0,00
Lido	06/2002	15	-8,0237	+3,9359	0,8710	0,00

## IV.7. Stade œuf

### IV.7.1. Introduction

Chez les poissons, il existe une diversité de mode reproductif allant de la fécondation interne à la libération d'un grand nombre d'ovules dans le milieu extérieur. On peut distinguer plusieurs catégories de pontes : à la côte ou en profondeur, planctonique ou benthique. *Caulerpa taxifolia* est susceptible d'influencer le développement des œufs des poissons effectuant des pontes benthiques à la côte.

Parmi les espèces de poissons côtiers, certaines migrent en profondeur pour se reproduire. C'est le cas des Sparidae du genre *Diplodus* qui migrent dans les eaux profondes (< 50 m) pour se reproduire en groupe et effectuer des pontes benthiques (Divanach, 1985 ; Fisher *et al.*, 1987). Les individus matures de *Mullus surmuletus* semblent également migrer en profondeur (< 70 m) pour se reproduire (Machias *et al.*, 1998). Les œufs et les larves de rougets de roche *M. surmuletus* sont planctoniques (Russel, 1976). *Serranus scriba* effectue des pontes dans la colonne d'eau juste avant la tombée de la nuit, non loin de son territoire (Lejeune *et al.*, 1980). *Serranus cabrilla* pond également des œufs pélagiques (Russel, 1976). Pour ces espèces, le risque d'exposition des œufs aux toxines de *C. taxifolia* est faible voir nul.

En revanche, le mode de reproduction d'autres poissons pourrait poser un problème. *Chromis chromis* dépose des œufs adhérents sur les rochers, parfois sur le sable (Quignard et Pras, 1986). Toutes les espèces de Labridae méditerranéens, exceptés *Coris julis* et *Thalassoma pavo*, effectuent des pontes benthiques dans les eaux superficielles (Michel *et al.*, 1987). Ces poissons ont la particularité de construire des nids destinés à la reproduction. Les reproducteurs apportent des soins à leurs œufs avant l'éclosion et le passage de la larve dans le plancton.

Nous avons voulu savoir si la présence de *C. taxifolia* dans l'environnement immédiat des œufs représentait un facteur potentiel de « stress ». *Symphodus ocellatus* s'est imposé comme l'espèce modèle idéale pour cette étude (chapitre III.1.2.). En effet, le crénilabre ocellé mâle construit un nid à base d'algues sur lequel il féconde les pontes de plusieurs femelles. Les œufs fécondés au niveau du nid, qui restent alors 3 - 4 jours sur ce milieu benthique, peuvent subir directement l'influence de cet environnement.

Nous avons étudié les modes d'impact potentiels de l'algue sur les œufs en répondant à deux questions :

1/ Suivant un mode d'impact indirect sur les œufs, l'algue a-t-elle une influence sur les reproducteurs et par conséquent sur la qualité des œufs qu'ils élaborent ? Pour y répondre, nous avons établi la comparaison de la taille (chapitre IV.7.3.) ainsi que de la composition lipidique d'œufs de crénilabres ocellés sur deux types de milieux (colonisé et témoin) (chapitres IV.7.4. et IV.6.3.).

2/ Suivant un mode d'impact direct sur les œufs, les toxines (caulerpényne), élaborées par l'algue et diffusées dans l'eau, ont-elles une incidence sur l'embryogenèse ? Pour y répondre,



nous avons estimé le succès d'embryogenèse d'œufs provenant de milieux colonisés et témoins, d'œufs « témoins » transférés sur des milieux colonisés, d'œufs « témoins » mis expérimentalement en contact avec *C. taxifolia* (chapitres IV.7.5. à IV.7.8.).

### IV.7.2. Récolte des œufs

Des œufs de *S. ocellatus* ont été récoltés de façon aléatoire sur des nids entretenus par des mâles nidificateurs en activité de reproduction (c'est-à-dire en reproduction *sensu stricto* et/ou en phase de ventilation). Tous les prélèvements ont été effectués le matin entre 10 h 00 et 11 h 30. Le plongeur en scaphandre autonome (F.L.) a prélevé quelques brins d'algues sur la partie superficielle de chaque nid. Ces échantillons ont alors été placés dans des bocaux référencés.

Tous les nids échantillonnés se situaient entre 3 et 10 m de profondeur sur des digues artificielles, des entassements d'éboulis ou des roches naturelles. Sur les sites colonisés, les nids récoltés se trouvaient toujours abondamment entourés de *C. taxifolia* (Figure IV.7.1.).

Deux types de milieux ont été échantillonnés en 2002 et 2003 en fonction de la présence ou de l'absence de *C. taxifolia*. Les sites colonisés échantillonnés ont été La Darse et Cap Martin et les sites témoins le Lido, Golfe Juan (zone partielle non colonisée) et Carras (Figure III.2.4., p 47).

A la sortie de l'eau, différents traitements ont été appliqués aux œufs en fonction de l'hypothèse testée : fixation immédiate au formol (5 %, dilué dans de l'eau de mer), conservation en glacière ou en aquarium au laboratoire, ou transfert sur un autre milieu *in situ*.

### IV.7.3. Taille et asymétrie des œufs

#### Introduction

La taille représente une première mesure simple, susceptible de nous apporter des informations générales sur la qualité et le contenu des œufs. Nous avons comparé la taille d'œufs de *S. ocellatus* prélevés sur des milieux témoins et sur des milieux colonisés par *C. taxifolia*. Cette taille peut être une estimation indirecte du volume de l'œuf.



Figure IV.7.1. : Nid de *Symphodus ocellatus* situé sur la roche abondamment colonisée par *Caulerpa taxifolia* (Site de la Darse).

Nous avons voulu répondre à la question suivante : les œufs conçus par les reproducteurs vivants sur des prairies de *C. taxifolia* sont-ils aussi gros que sur des milieux témoins ?

Par ailleurs, les œufs ont la forme d'une ellipse et non d'une sphère parfaite. Nous avons également mesuré l'asymétrie des œufs sur chacun des deux types de milieux. En effet, plusieurs études semblent indiquer que l'asymétrie fluctuante (AF) des organismes pourrait être un biomarqueur morphométrique sensible pour évaluer l'impact de perturbation d'ordre physique ou chimique sur l'environnement. Cette AF peut être estimée sur des caractères présentant une symétrie bilatérale (Palmer, 1996 ; Palmer et Strobeck, 1986) comme le poids ou le diamètre des yeux et le nombre de rayons aux nageoires pectorales et pelviennes pour ne citer qu'eux (Bryden et Heath, 2000).

Les toxines de *C. taxifolia* sont capables de diffuser dans l'eau (Amade *et al.*, 2001). Par ailleurs, la production de caulerpénine est maximale en été (Amade *et al.*, 1996). Nous avons donc voulu voir si l'asymétrie mesurée sur nos œufs par le rapport entre deux diamètres était susceptible de refléter l'existence d'un stress d'ordre chimique lié à la présence des toxines de *C. taxifolia* dans le milieu.

### Matériel et Méthodes

Ces paramètres ont été estimés sur des œufs immédiatement fixés au formol dès la sortie de l'eau. Au laboratoire, ces œufs ont été isolés des brins d'algue sur lesquels ils adhéraient. Un micromètre disposé sur l'oculaire d'un microscope (objectif x 10) a permis de déterminer la taille des œufs avec une précision  $\pm 10\mu\text{m}$ . Les œufs ne représentant pas des sphères parfaites, deux mesures correspondant à deux diamètres perpendiculaires l'un à l'autre ont été estimées pour chaque œuf : l'un est appelé diamètre « inférieur », l'autre diamètre « supérieur ». Ces mesures de diamètre ont été réalisées sur des œufs provenant de 7 nids de la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et de 5 nids du milieu témoin du Lido.

La corrélation entre la taille des œufs et leur stade de développement est nulle (obs. pers.). Nous avons donc comparé les deux diamètres ainsi que leur rapport moyens entre milieux colonisé et non colonisé à l'aide d'un test t de Student après vérification de l'homosédasticité des données (Zar, 1999).

### Résultats et Discussion

Les œufs élaborés sur les milieux témoin et colonisé par *C. taxifolia* ont des tailles similaires (Tableau IV.7.1.,  $p > 0,1$ ). L'asymétrie des œufs mesurée par le rapport entre les deux diamètres est sensiblement la même.

Tableau IV.7.1.: Moyennes (erreur standard) des diamètres inférieurs et supérieurs des œufs de *Symphodus ocellatus* récoltés sur les sites témoin et colonisé par *Caulerpa taxifolia*. Les comparaisons statistiques sont réalisées à l'aide d'un test t. \* Lido, \*\* Cap Martin, n : nombre, p : niveau de significativité.

	Milieu témoin*	Milieu colonisé**	p
N œufs	468	306	
N nids	7	5	
Diamètre inférieur (µm)	585,1 (0,98)	582,9 (1,35)	0,19
Diamètre supérieur (µm)	607,8 (1,03)	605,4 (1,22)	0,16
Diam. sup / Diam. inf.	1,04	1,04	0,96

Les œufs provenant des deux types de milieux présentent des tailles moyennes identiques. Les reproducteurs provenant de la zone colonisée par *C. taxifolia* élaborent donc des œufs aussi gros que leurs congénères vivant sur le milieu témoin. Les diamètres inférieur et supérieur des œufs sont donc en moyenne 584 (erreur standard = 0,80) µm et 607 (0,80) µm, les deux types de milieux confondus.

Par ailleurs, la forme des œufs élaborés par les reproducteurs sur la prairie de *C. taxifolia* est la même que sur le milieu témoin. L'asymétrie des œufs ne diffère pas sur les deux types de milieux. Les œufs qui ont la forme générale d'un ellipsoïde ne sont donc pas plus « déformés » sur le milieu envahi par l'algue. L'asymétrie des œufs ne relève donc pas l'existence d'un stress relatif à la présence des toxines de *C. taxifolia*.

Si les tailles des œufs conçus par les reproducteurs sont comparables sur les deux types de milieux, qu'en est-il de leur contenu ? Pour répondre à cette question, nous nous sommes intéressés à la qualité des œufs et en particulier à leur contenu lipidique pour son rôle crucial dans le développement embryonnaire.

#### IV.7.4. Composition lipidique des œufs

Les lipides jouent un rôle capital dans les processus de l'embryogenèse. Le succès du développement d'un œuf est lié à la qualité de ces composés. L'apport de lipides via l'alimentation est nécessaire : les lipides servent d'énergie métabolique (l'ATP peut être obtenu grâce au métabolisme oxydatif des acides gras), mais ils servent également à la production de lipides polaires (c'est à dire, de phospholipides et sphingolipides) obligatoires à la formation des membranes cellulaires. Chez les poissons, les lipides plutôt que les carbohydrates sont la source d'énergie principale pour la croissance. Les œufs de poissons contiennent approximativement cinq fois plus d'acides aminés essentiels (AAE) que d'acides gras essentiels (AGE) sur une base pondérale. Ces deux types de molécules sont quantitativement les composés majeurs impliqués dans la croissance du poisson. Les AGE, de même que les AAE peuvent être brûlés pour fournir de l'énergie métabolique durant le développement embryonnaire.

Il existe deux groupes de lipides : les lipides neutres (qui comprennent les acides gras libres saturés et insaturés, les mono-, di-, et triglycérides et le cholestérol) et les lipides polaires (qui comprennent le phosphatidylglycérol, le phosphatidyléthanolamine, la phosphatidylsérine, le phosphatidylinositol, la phosphatidylcholine, la lysophosphatidylcholine).

L'embryon et la larve ont des besoins importants en acides gras essentiels (AGE) (Tocher *et al.*, 1985). Ces composés jouent un rôle prépondérant dans la construction des tissus visuels et neuronaux (Bell, Batty *et al.*, 1995 ; Bell, Castell *et al.*, 1995). L'apport en AGE est donc capital au niveau de la vitellogenèse (Navas *et al.*, 1997 ; Sargent *et al.*, 1995 ; Zohar *et al.*, 1995) puisque après ce processus, l'embryon puis la larve (avant sa première prise de nourriture) vont se développer uniquement à partir des réserves accumulées dans l'ovule. La qualité intrinsèque des œufs dépend donc exclusivement de la qualité des processus de gamétogenèse chez les reproducteurs.

Nos analyses de lipides ont été réalisées au Laboratoire LOV- UMR CNRS 7093 de l'Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-mer. Nous avons estimé la teneur en lipides totaux ainsi que la proportion des différentes classes de lipides sur des œufs de *S. ocellatus* prélevés sur un milieu colonisé par *C. taxifolia* (Cap Martin) et sur un milieu témoin (Lido). Nous avons effectué de façon antérieure des analyses sur le foie et les ovaires de femelles reproductrices (chapitre IV.6.3.). Cette étude globale des lipides chez *S. ocellatus* a fait l'objet d'une publication acceptée (sous condition de modification) dans *Marine Ecology Progress Series*. L'article complet se trouvant au chapitre IV.6.3., nous avons présenté ici le résumé des principaux résultats concernant les œufs.

Les analyses de la teneur en lipides totaux et des différentes classes de lipides ont permis de montrer que la qualité et la quantité de lipides contenus dans les œufs de *S. ocellatus* récoltés sur un milieu colonisé par *C. taxifolia* étaient statistiquement non différente des œufs récoltés sur un milieu témoin. Ces résultats corroborent l'absence de différence que nous avons pu constater au niveau de la qualité des lipides des ovaires des femelles reproductrices sur les deux habitats.

En revanche, l'étude des acides gras (composés essentiels, voir introduction) au niveau du foie et des ovaires des femelles reproductrices a montré qu'il existait des différences intersite. Toutefois, ces différences sont de faibles ampleurs et ne peuvent *a priori* avoir de réelles conséquences sur la survie des œufs et des larves.

Les œufs pondus et fécondés dans le milieu extérieur par les crénilabres ocellés vivant sur la prairie de *C. taxifolia* sont intrinsèquement comparables à ceux du milieu témoin et ont par conséquent les mêmes chances d'achever avec succès leur développement embryonnaire.

Chez *S. ocellatus*, l'œuf va accomplir son développement sur le fond durant 3 - 4 jours. Pendant ce délai, les divers facteurs de l'environnement benthique vont pouvoir influencer les embryons. Les mâles nidificateurs n'utilisent pas *C. taxifolia* pour la construction de leur nid. Les œufs vont baigner, non pas au contact direct, mais à quelques

centimètres de *C. taxifolia*. Nous avons donc cherché à savoir si les toxines relarguées par *C. taxifolia* peuvent avoir un impact sur l'embryogenèse des œufs *in vitro* et *in situ*. Trois protocoles différents nous ont permis de répondre à cette question (chapitre IV.7.5.à IV.7.8.).

#### IV.7.5. Données biologiques sur l'embryogenèse

##### Echelle chronologique d'embryogenèse

Dans les protocoles qui vont suivre, nous nous sommes intéressés à l'influence de *C. taxifolia* sur l'embryogenèse de *S. ocellatus*. Il n'existe pas de littérature précise sur ce processus chez les Labridae. Pour établir la chronologie du développement embryonnaire, nous disposons du développement modèle de *Danio rerio* (le poisson zèbre, développement embryonnaire de 72 h à 28°C ; Franquinet et Foucrier, 1998) et de l'estimation du délai total de l'embryogenèse chez *S. ocellatus* faite par Lejeune (1984) (79 h à 21°C). Il nous a donc été possible de calculer une échelle chronologique théorique pour l'embryogenèse des crénilabres ocellés (Tableau IV.7.2. et Figure IV.7.2.).

Le stade d'embryogenèse de chaque œuf a été déterminé le plus précisément possible sous le microscope (objectif x 10), grâce à la transparence de l'enveloppe de l'œuf. Le déroulement de l'embryogenèse a été rappelé en annexe du chapitre III.1. (p 43 – 44). L'ensemble des œufs observés a pu être caractérisé en 30 stades remarquables (Tableau IV.7.2. et Figure IV.7.2.). La détermination des stades a été précise pour les embryons jusqu'au stade 6 somites. Ensuite, des stades 18 somites au stade 79 h, il a été courant d'hésiter entre un stade n et (n+1). Par ailleurs, les stades appelés « 40 h » et « 60 h » représentent des embryons âgés respectivement de 37 – 55 h et 56 - 78 h.

D'après Lejeune (1984), une ponte de femelle comporte 11 à 41 œufs. Nous avons donc essayé d'observer entre 200 et 300 œufs pour chaque nid afin de dresser un profil statistique représentatif. De nombreux nids observés contenaient plusieurs pontes d'âges différents. Il est donc courant d'observer plusieurs stades embryonnaires différents dans un même nid. Nous avons présenté dans les résultats les « profils d'embryogenèse ». Ces profils représentent les proportions totales de chacun des 30 stades embryonnaires observés sur les œufs analysés dans un ou plusieurs nids.

Tableau IV.7.2. : Echelle chronologique des stades d'embryogenèse chez les œufs de *Symphodus ocellatus* (durée total de développement 79 h à 21°C ; Lejeune, 1984). L'âge des stades exprimé en heures résulte d'un calcul théorique. Ce calcul prend en compte l'âge relatif des différents stades les uns par rapport aux autres d'après l'échelle chronologique d'embryogenèse du poisson zèbre (durée total de développement 72 h à 28°C ; Franquinet et Foucrier, 1998) ainsi que nos observations d'œufs de *S. ocellatus* (l'âge de la blastula haute chez *S. ocellatus* a pu être déterminé à environ 5 h).

Rang du stade	Stades	Âges théoriques (heures)
1	non fécondé	0,0
2	juste fécondé	0,0
3	espace périvitellin	0,1
4	1 cellule	0,3
5	2 cellules	1,0
6	4 cellules	1,4
7	8 cellules	1,8
8	16 cellules	2,0
9	32 cellules	2,4
10	64 cellules	2,8
11	128 cellules	3,1
12	≈ 256 cellules	3,4
13	≈ 512 cellules	3,8
14	1000 cellules	4,1
15	blastula haute	5,0
16	sphère	5,5
17	dôme	5,9
18	30% d'épibolie	6,5
19	50% d'épibolie / bouclier	8,0
20	75% d'épibolie / plaque précordale	11,0
21	90% d'épibolie	12,4
22	100% d'épibolie	13,8
23	6 somites / vésicules optiques	16,5
24	18 somites / vésicules optiques	24,8
25	26 somites	30,1
26	40 h	40,0
27	60 h	60,0
28	79 h	79,0
29	vide	80,0
30	Anomalies Indéterminés et abîmés	

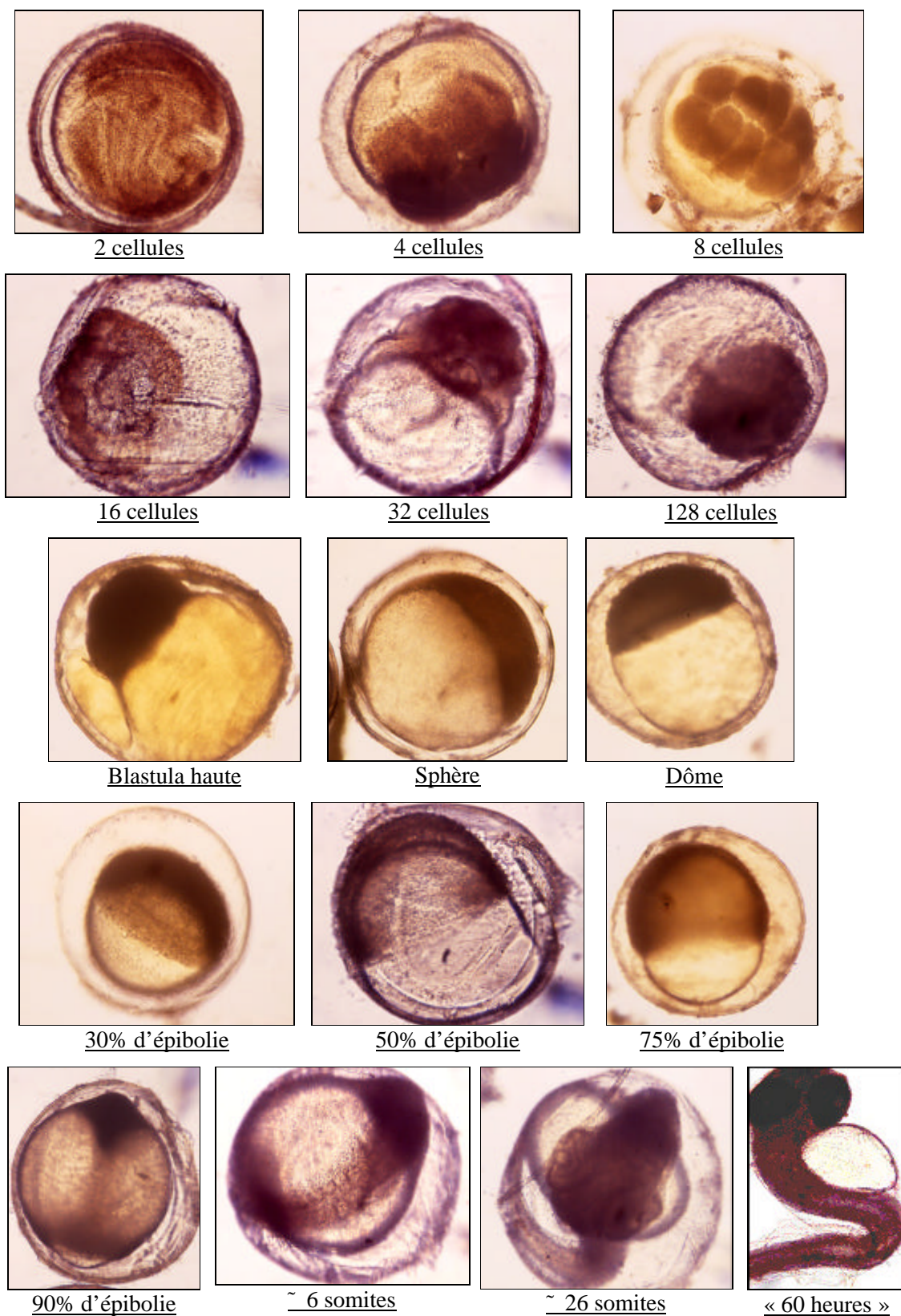


Figure IV.7.2.: Photographies de quelques stades embryonnaires chez *Symphodus ocellatus*.



### Age des pontes *in situ*

Nous avons dans un premier temps observé des œufs prélevés sur des nids situés sur des milieux colonisés par *C. taxifolia* (n nids = 12 ; n œufs = 2790 ; Cap Martin et Darse) ou sur des milieux témoins (n nids = 12 ; n œufs = 3168 ; Carras, Golfe Juan et Lido). Ces œufs ont été immédiatement fixés au formol dès la sortie de l'eau, environ vers 12 h.

Les profils dits « 12 h » sont les proportions des différents stades embryonnaires observés sur ces œufs fixés immédiatement à la sortie de l'eau à 12 h. Ces profils « 12 h » obtenus sur les deux types de milieux suivent des évolutions semblables au moins jusqu'au stade embryonnaire 11 h (Figure IV.7.3.). En revanche, des différences apparaissent au niveau des stades plus avancés. Le profil « 12 h » obtenu sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* est composé de 3 pools d'œufs différents de classes d'âge croissantes [0 – 5 h], [12 – 16 h] et [« 40 h »]. Le profil « 12 h » représentant les œufs des nids des milieux témoins est composé lui de 2 pools d'œufs différents de classes d'âge croissantes [0 – 5 h] et [13 – 30 h]. Ces pools sont caractérisés par des groupes de stades embryonnaires fréquents et/ou impliqués dans des processus d'embryogenèse identiques (la segmentation pour le pool [0 – 5 h]).

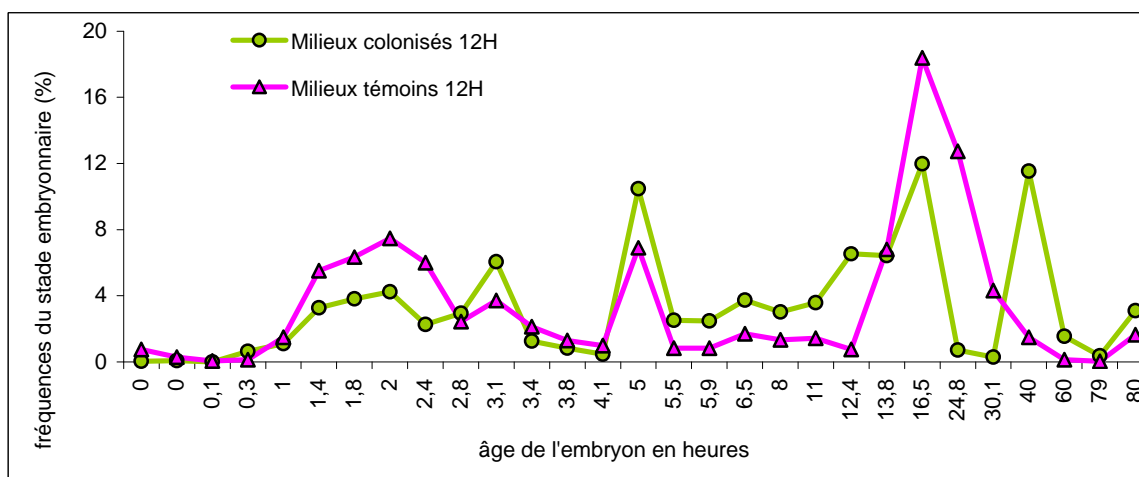


Figure IV.7.3. : Profil d'embryogenèse « 12 h » des œufs de *Symphodus ocellatus* provenant des milieux témoins et colonisés par *Caulerpa taxifolia* et fixés au formol immédiatement à la sortie de l'eau vers 12 h.

Ces premiers résultats permettent de relever un fait important : il nous est possible d'observer une diversité d'œufs en stades d'embryogenèse avancés sur les prairies de *C. taxifolia* échantillonnées. Sur ces milieux, la totalité ou au moins une partie des œufs conçus par les reproducteurs peut donc réaliser une embryogenèse normale.

### Chronologie de l'embryogenèse et conception de l'œuf

Les échantillons fixés immédiatement après la sortie de l'eau montrent que les nids provenant des deux types de milieux contenaient tous plusieurs pontes différentes, d'âges différents. Les œufs en stades précoces de développement (des stades 1 cellule à blastula



haute) représentent en moyenne 37,8 % et 44,6 % de la totalité des œufs respectivement sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* et témoins. Ces œufs ont été conçus le matin même du jour du prélèvement. Sur les milieux colonisés par *C. taxifolia*, ces embryons ont été dans le milieu colonisé pendant un laps de temps allant de quelques minutes à 5 heures. Les œufs plus âgés, conçus au minimum la veille du jour de l'échantillonnage, ont quant à eux baigné au moins 15 h dans cet environnement colonisé (au minimum de 19 h le jour (j - 1) à 10 h le jour j de l'échantillonnage).

Les pools d'œufs que l'on peut observer au niveau des profils « 12 h » sur les deux types de milieux ont été conçus les jours j, (j - 1) et (j - 2) de l'échantillonnage. Nous avons essayé d'établir la chronologie de la conception de ces œufs (Tableau IV.7.3.).

Tableau IV.7.3. : Chronologie de la conception des œufs de *Symphodus ocellatus* échantillonnés sur les milieux témoins et colonisés par *Caulerpa taxifolia*, fixés à 12 h (Figure IV.7.3.). \* Echantillonnage \*\* Age de l'œuf au moment de la fixation à 12 h le jour J de l'échantillonnage.

	phase nocturne	phase de reproduction	phase nocturne
<b>JOUR J</b>			
heure conception.....	0 h	6 h 7 h	12 h * 20 h 24 h
Mil. témoins et colonisés :	**âge de l'œuf: 5 h ↔ 0 h		
<b>JOUR J - 1</b>			
heure conception.....	0 h	6 h	12 h 20 h 23 h 24 h
Mil. Témoins :	**âge de l'œuf: 30 h ← 13 h		
Mil. Colonisés :	16 h ← 12 h		
<b>JOUR J - 2</b>			
heure conception.....	0 h	6 h	12 h 20 h 24 h
Mil. Colonisés :	**âge de l'œuf: stade « 40 h »		

Fiedler (1964) rapporte que *Symphodus tinca*, poisson diurne, commence à frayer à partir de 6 h du matin. Lejeune (1984) confirme que *S. ocellatus* est un poisson qui fraye toute la journée. Or, d'après les calculs réalisés avec une échelle chronologique fixe (Tableau IV.7.2.), certains des œufs que l'on a observé auraient été conçus pendant la nuit, ce qui est improbable compte tenu du cycle biologique du crénilabre ocellé *S. ocellatus*. Par ailleurs, si l'on en juge par le profil 12 h (Figure IV.7.3.) obtenu sur les milieux colonisés, il n'y a eu apparemment aucune conception d'œuf entre 24,8 et 30,1 h avant l'échantillonnage, c'est-à-dire entre 6 h et 12 h le jour (j - 1). Il est quasiment impossible que les reproducteurs *S. ocellatus* n'aient eu d'activité de reproduction sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* puisque les poissons sont très actifs le matin (obs. pers.). Les lots d'œufs observés sur les milieux colonisés contenaient donc certainement des œufs conçus pendant cette plage temporelle, mais dont l'âge apparent était plus précoce ou plus avancé que l'âge réel.

Notre échelle chronologique, comme nous l'avons expliqué, a été établie par un calcul théorique basé sur le modèle d'embryogenèse du poisson zèbre. Il est possible que *S. ocellatus* ne suive pas dans un rapport proportionnel constant le développement du poisson zèbre. Certains stades pourraient durer proportionnellement beaucoup plus ou beaucoup moins de temps chez le crénilabre ocellé. Dans le cas où notre échelle chronologique s'avèrerait exacte, l'embryogenèse de *S. ocellatus* présenterait deux cycles, l'un diurne rapide et l'autre nocturne plus lent. Cette dernière hypothèse est effectivement plausible : le développement embryonnaire est sensible à plusieurs facteurs dont la température (Gadomski et Caddell, 1996 ; Iglesias *et al.*, 1995). Dans les premiers mètres, la température de l'eau de mer pourrait perdre quelques dixièmes à quelques degrés pendant la nuit. Cette diminution de température pourrait en conséquence induire un ralentissement du développement embryonnaire la nuit par rapport au jour. Les œufs qui auraient été conçus entre 21 h et 24 h le jour ( $j - 1$ ) selon une échelle chronologique fixe, auraient en fait été conçus en phase diurne d'activité le jour ( $j - 1$ ) puis auraient évolué plus lentement pendant la nuit selon une échelle chronologique jour / nuit à deux vitesses.

Iglesias *et al.* (1995) ont montré que la luminosité n'avait pas d'influence sur la durée du développement embryonnaire du turbot *Psetta maxima* (Linnaeus, 1758). Il semblerait donc difficile *a priori* de justifier une « embryogenèse à deux vitesses » chez *S. ocellatus* par l'alternance jour (lumière) – nuit (absence de lumière). En revanche, la concentration en oxygène  $[O_2]$  est susceptible d'influencer la vitesse de développement embryonnaire (Keckeis *et al.*, 1996). Une réduction de ce paramètre peut induire une augmentation de la durée du développement. La nuit, les masses d'eau sont stratifiées, les mâles nidificateurs sont au repos et ne ventilent pas les œufs et les végétaux consomment de l'oxygène. Tous ces facteurs peuvent abaisser significativement la  $[O_2]$  de l'eau environnant les œufs. Si cette hypothèse se vérifiait, elle pourrait expliquer l'existence d'une embryogenèse à deux vitesses : une rapide le jour en condition  $[O_2]$  normale et une la nuit plus lente en condition  $[O_2]$  plus faible. Par ailleurs, sur les milieux colonisés par *C. taxifolia*, la biomasse végétale constituée par la prairie de *C. taxifolia* peut être plus importante que la biomasse des algues photophiles sur les milieux témoins et pourrait donc accentuer la diminution de  $[O_2]$ . La teneur en oxygène sur les deux types de milieux pourrait peut-être expliquer la différence de pattern entre les profils 12 h. Le 3<sup>ème</sup> pool d'œufs [« 40 h »] observé sur les milieux colonisés représenterait en fait des œufs en retard de développement par rapport au témoin.

#### **IV.7.6. Influence de *C. taxifolia* sur l'embryogenèse *in vitro***

##### **Introduction**

Les études menées jusqu'alors en laboratoire ont montré que les toxines de *C. taxifolia* peuvent influencer l'évolution des embryons d'oursins et induire un retard et/ou une mortalité (chapitre II.2.2.). Ces travaux ont été réalisés avec des toxines purifiées et les doses testées étaient beaucoup plus fortes que celles du milieu marin.

Dans ce chapitre, nous avons voulu tester *in vitro* l'existence d'une sensibilité des œufs de *S. ocellatus* aux toxines relarguées par des thalles entiers de *C. taxifolia*. Nous avons donc étudié le développement d'œufs provenant de milieux témoins maintenus en aquarium en présence de *C. taxifolia*. Deux séries d'expériences ont pu être réalisées en 2002 et 2003.

### Matériel et Méthodes

Des œufs provenant de nids de *S. ocellatus* ont été échantillonnés sur le site témoin du Lido (entre 10 h 00 et 11 h 00). Les prélèvements ont été placés dans des cages à l'intérieur d'une glacière jusqu'à l'arrivée au laboratoire. Ces cages (10 cm x 10 cm x 10 cm, confectionnées à base de grillage en PVC) permettent une bonne circulation de l'eau grâce à leur structure composée de maille de 5 mm de côté. Un bulleur à piles a assuré l'oxygénation des œufs (Figure IV.7.6.).

Au laboratoire, les brins d'algues d'un nid - support des œufs- ont été partagés en deux lots en veillant à séparer le mieux possible les brins enchevêtrés de sorte à fractionner les différentes pontes. Chacun des tas a été placé dans une cage lestée soit dans un aquarium test, soit dans un aquarium témoin (Figure IV.7.4.).

Chacun des deux aquariums contenait 0,3 m<sup>3</sup> d'eau de mer prélevée au Lido et maintenue à une température stable de 21°C ( $\pm 1,5^\circ\text{C}$ ). L'eau des aquariums, oxygénée et filtrée par une pompe électrique, a été changée entre chaque série d'expériences.

Le bac test contenait une quantité déterminée de *C. taxifolia* (structure entière comportant rhizoïdes, stolons et frondes). Des quantités différentes de *C. taxifolia* ont été introduites dans le bac test au cours des différentes séries d'expériences (Tableau IV.7.4.).

Les thalles de *C. taxifolia* ont été conservés plusieurs jours en aquarium. Par conséquent, la caulerpényne produite a dû se décomposer en donnant des produits de dégradation également toxiques tels que la taxifolione et la taxifolial D (Amade *et al.*, 1996).

La production de caulerpényne est très variable selon la profondeur, la partie du thalle et la saison et les teneurs données par les auteurs peuvent être très variables (chapitre II.2.2.). Nous n'avons donc pas pu donner d'équivalent en quantité de toxines aux quantités de *C. taxifolia* entière mises en bacs.

A la fin de l'expérience dont la durée a pu être variable (Tableau IV.7.4.), les œufs ont été fixés dans du formol (5 %). En totalité, 20 nids témoins ont pu être mis en aquarium. Seulement 9 nids ont pu suivre un conditionnement normal. En effet, nous avons rencontré de nombreux problèmes lors de ce protocole principalement à cause de la température. En effet,

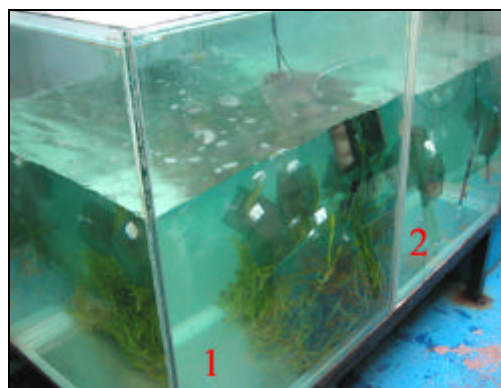


Figure IV.7.4. : Dispositif expérimental utilisé pour tester l'influence de *Caulerpa taxifolia* sur les œufs de *Symphodus ocellatus* (1 : aquarium test contenant des thalles de caulerpe ; 2 : aquarium témoin).

il a été très difficile de maintenir la température de bain des œufs stable depuis leur milieu naturel jusqu'aux aquariums, en passant par les glacières de transport. La perte d'œufs a été particulièrement importante pendant l'été 2003 à cause des températures élevées.

Un système de conditionnement a finalement été mis au point en 2003 pour tamponner les variations thermiques. Malheureusement, nous n'avons pu réitérer les expériences comme nous le souhaitions en raison de l'arrêt soudain et précoce de la reproduction chez *S. ocellatus* en 2003 (probablement lié aux températures exceptionnellement fortes cet été là). Nous sommes conscients du fait que les résultats présentés manquent de répliqués, notre protocole n'ayant pu être mené à son terme. Nous présenterons donc nos résultats comme des données préliminaires.

Nous aurions voulu tester 4 cas expérimentaux avec 5 répliqués (c'est à dire 5 nids par cas) :

		Quantités de <i>C. taxifolia</i>	
		forte	faible
Délai de conditionnement	long	(1) 5 répliqués	(3) 5 répliqués
	court	(2) 5 répliqués	(4) 5 répliqués

Au final nous n'avons pu réaliser que les expériences (2) et (3) (Tableau IV.7.4.).

Tableau IV.7.4. : Quantité de *Caulerpa taxifolia* contenue dans l'aquarium test lors des expériences de mise en contact d'œufs témoins de *Symphodus ocellatus* avec l'algue. PS : poids sec, Cas : conditions expérimentales expliquées plus haut.

Date	Cas	Code du nid	Quantité de <i>C. taxifolia</i> (g PS. m <sup>-3</sup> )	Durée de l'expérience
20/06/2002	2	1, 2, 3, 4, 5	4460	6 h
23/07/2002	2	6	3310	6 h
23/06/2003	3	7	430	26 h
25/06/2003	3	8, 9	430	26 h

Les proportions des différents stades embryonnaires ont été comparées à l'aide du test du Chi<sup>2</sup>.

## Résultats

Les stades des œufs ayant été déterminés, nous avons établi les profils d'embryogenèse pour les lots tests et témoins pour chacun des 9 nids ayant été maintenus en aquarium.

Les 9 nids présentent des différences entre les profils d'embryogenèse des lots d'œufs témoin et test (test du Chi<sup>2</sup>,  $p < 0,05$ ) au niveau d'un ou plusieurs stades.

Les différences sont très importantes sur les nids 1 à 6. En effet, les profils des œufs test et témoin sont très hétérogènes. Dans tous ces cas, le profil d'embryogenèse du lot d'œufs témoin est toujours plus « avancé » que celui du lot test (Figure IV.7.5.). En d'autres termes, une proportion plus importante d'œufs ayant été incubés en présence de *C. taxifolia* a

été observée à des stades plus précoces que les œufs du lot témoin. Il semblerait qu'un blocage intervienne au stade de blastula haute (stade n° 15) chez ces œufs exposés durant 6 h aux toxines de *C. taxifolia*.

Les nids 7, 8, 9 ne présentent pas de différence majeure entre les profils des lots test et témoin. Ces profils sont par ailleurs très avancés (délai de conservation de 26 h) comparés aux profils des nids 1 à 6 dont le délai de conservation a été de 6 h.

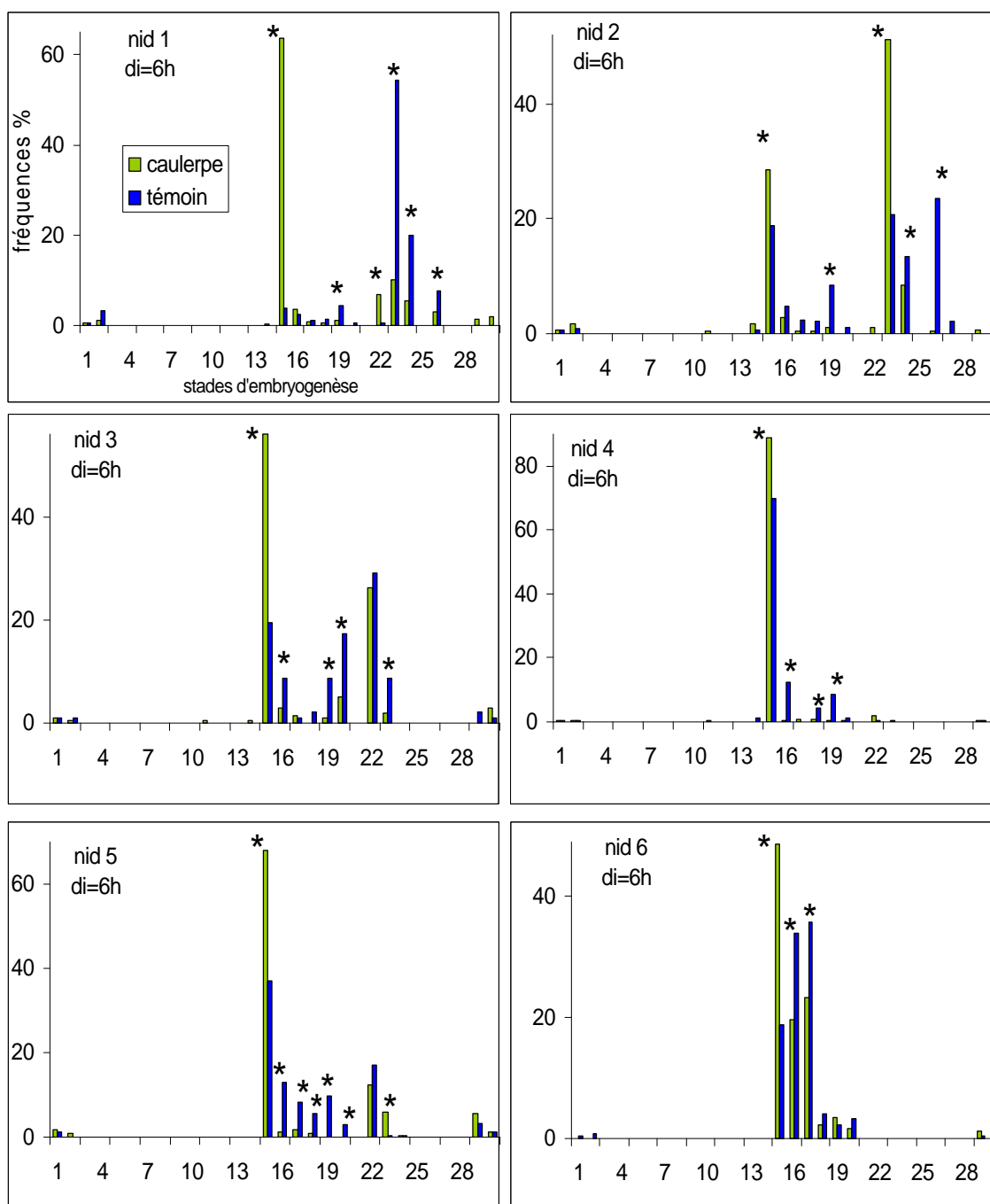
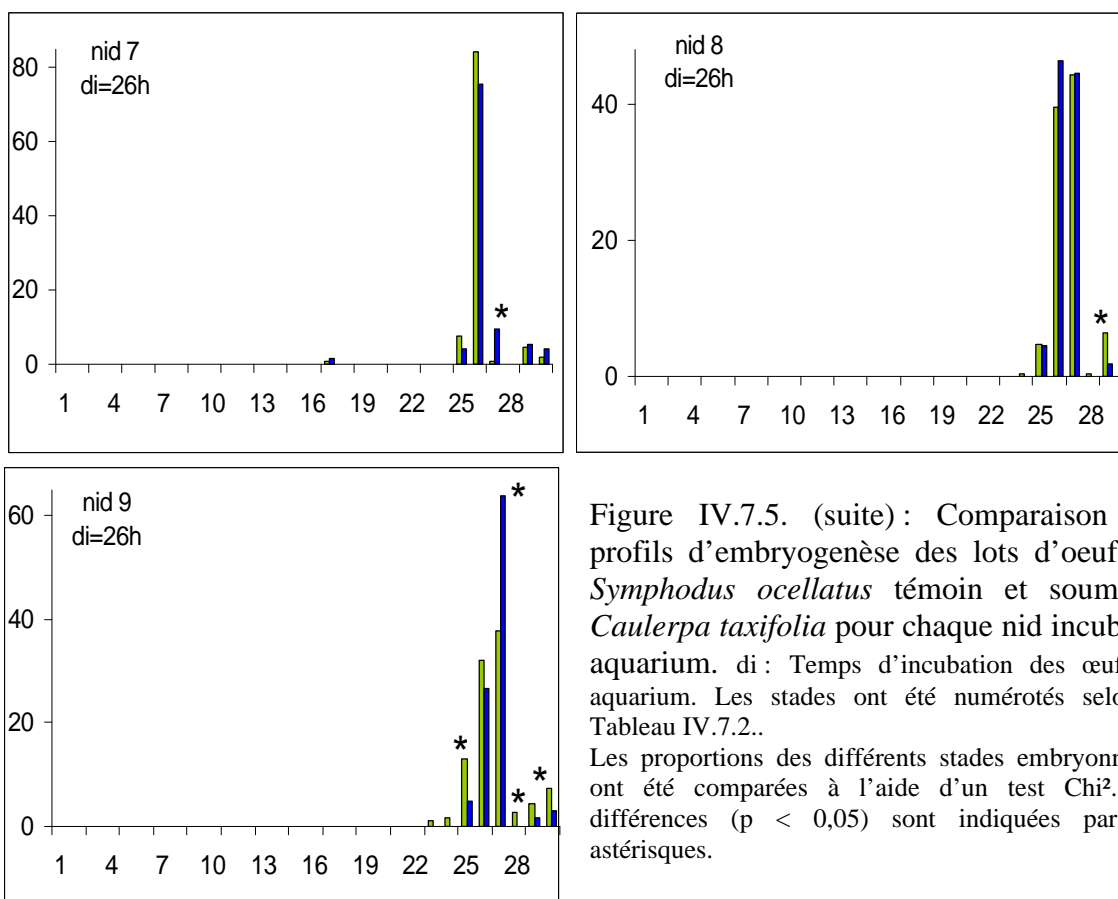


Figure IV.7.5. : Comparaison des profils d'embryogenèse des lots d'œufs de *Symphodus ocellatus* témoin et baignés à proximité de thalles de *Caulerpa taxifolia* pour chaque nid incubé en aquarium. di : Temps d'incubation des œufs en aquarium. Les stades ont été numérotés selon le Tableau IV.7.2.. Les proportions des différents stades embryonnaires ont été comparées à l'aide d'un test Chi<sup>2</sup>. Les différences ( $p < 0,05$ ) sont indiquées par des astérisques.



## Discussion

Nous avons testé l'influence de *C. taxifolia* sur le développement embryonnaire d'œufs de *S. ocellatus* à l'aide d'expériences en aquarium. Dans un premier temps, les biomasses testées ont été bien plus fortes que les valeurs trouvées *in situ*. Ce protocole semble montrer que *in vitro*, *C. taxifolia*- présente en grande quantité (entre 3310 et 4460 g PS. m<sup>-3</sup>, Tableau IV.7.4.)- possède un pouvoir inhibiteur *via* les toxines qu'elle relargue dans l'eau sur des embryons de *S. ocellatus* exposés pendant 6 h (Nids 1 à 6).

En revanche, des œufs exposés pendant un délai plus long de 26 h à de plus faibles quantités de *C. taxifolia* (430 g PS. m<sup>-3</sup>) n'ont pas subi d'effet négatif visible au bout de ce délai (Nids 7, 8, 9). Il ne nous est pas possible de dire si pendant ces 26 h, les œufs exposés à *C. taxifolia* ont subi un retard. Mais au final, les œufs ont continué à se développer normalement et ont atteint des stades tous aussi avancés que les œufs témoins.

Le stade de blastula haute semble représenter une étape particulièrement critique de l'embryogenèse puisque les œufs ayant apparemment avortés leur développement embryonnaire sont restés bloqués à ce stade. Aucun œuf n'a avorté avant ce stade. Par ailleurs, tous les œufs en présence de *C. taxifolia* n'ont pas avorté puisque l'on peut trouver en proportions importantes des stades postérieurs à la blastula haute. Il ne nous est pas possible

de dire si cet avortement apparent correspond à une mortalité réelle ou à un retard. Pour cela, il nous aurait fallu réitérer les expériences mais avec un délai de conditionnement de 26 h au lieu 6 h (voir plus haut, cas expérimental 1).

La blastula haute marque la fin des divisions cellulaires et le début des mouvements des blastomères (annexe du chapitre III.1. ; Franquinet et Foucrier, 1998). La caulerpényne (CYN) et ses produits de dégradation présents lors de nos expériences ne perturbent donc pas la phase de divisions cellulaires. Lemée *et al.* (1996) ont constaté que la CYN pouvait perturber le fonctionnement du cytosquelette qui est à l'origine des mouvements cellulaires. Dans notre cas, la CYN a pu bloquer l'action du cytosquelette précisément au moment où il devait commencer à jouer un rôle majeur dans le passage du stade blastula haute aux stades sphère / dôme. En effet, la transition entre ces stades se caractérise essentiellement par un aplatissement du blastoderme parallèlement à l'intrusion de masse vitelline en direction du pôle animal grâce au système cytosquelettique microtubulaire des cellules de la couche syncytiale vitelline (Franquinet et Foucrier, 1998).

Bien que les quantités de *C. taxifolia* testées dans ce protocole ne correspondent à aucune réalité écologique, il nous a été permis de montrer la sensibilité (retard ou mortalité ?) des premiers stades des embryons de *S. ocellatus* à la toxicité de *C. taxifolia*.

Les premières 50 minutes de l'embryogenèse (correspondantes aux premières divisions cellulaires) apparaissent comme la période critique de sensibilité de l'œuf d'oursin en présence de *C. taxifolia*. Une exposition d'embryons d'oursin à des toxines (en concentration supérieure à un certain seuil) entraîne l'arrêt irréversible de l'embryogenèse (Pesando *et al.*, 1998).

Dans ce chapitre, nous avons pu montrer la sensibilité des premiers stades des œufs de *S. ocellatus* aux toxines de *C. taxifolia*. Pourtant ces œufs provenant d'un milieu témoin n'ont pas connu *C. taxifolia* dans les premières 90 minutes (délai écoulé entre leur prélèvement *in situ*, au maximum à 11 h 30 au Lido, et leur arrivée dans les aquariums vers 13 h 00) de leur développement. Nous avons donc montré que chez *S. ocellatus*, les toxines de *C. taxifolia* possèdent un pouvoir inhibiteur sur l'embryon, au-delà de sa première heure et demie de vie (c'est-à-dire, au delà de ses premières divisions cellulaires).

#### **IV.7.7. Influence de *C. taxifolia* sur l'embryogenèse précoce**

##### **Introduction**

*Symphodus ocellatus* se reproduit entre fin mai et fin juillet dans le département des Alpes-Maritimes (obs. pers.). Pendant cette période, la production de caulerpényne (CYN) est respectivement 6 et 2,5 fois plus importante à 5 et 10 m dans les frondes de *C. taxifolia* qu'en hiver (Amade *et al.*, 1996).

D'après Pesando *et al.* (1998), il existe une période pendant laquelle l'œuf d'oursin est sensible à la CYN. De la fécondation jusqu'à 50 minutes après (correspondant aux premières

divisions des blastomères), la CYN a un pouvoir inhibiteur sur l'œuf. En revanche, passé 50 minutes, l'œuf se développe normalement s'il n'a pas été en contact avec la CYN avant. La CYN agirait sur des événements de la mitose. Si l'on en juge par cette étude, les premiers stades embryonnaires de divisions cellulaires semblent les plus critiques chez l'oursin.

Nous avons voulu savoir si des œufs de crénilabres ocellés *Symphodus ocellatus* exposés à *C. taxifolia* dans leurs premières heures de vie *in situ* avaient les mêmes chances d'évoluer que des œufs témoins.

### Matériel de Méthodes

Des œufs de *S. ocellatus* ont été récoltés sur des nids élaborés et entretenus par des mâles nidificateurs. A la sortie de l'eau, certains œufs viennent juste d'être fécondés et se trouvent donc à des stades primaires de développement (voir chapitre IV.7.5.). Chaque nid échantillonné a été scindé en deux lots (les plus homogènes possibles) et deux traitements ont alors été appliqués aux œufs : un des lots a subi une fixation au formol immédiatement dès la sortie de l'eau et l'autre lot, conservé au laboratoire dans une glacière (Figure IV.7.6.), a subi une fixation plus tardive intervenant 5 à 6 h après la sortie de l'eau. Ainsi, les œufs juste fécondés et encore vivants au moment de la sortie de l'eau ont pu bénéficier de quelques heures de plus au cours desquelles ils ont, soit continué leur développement, soit avorté.

En conservant les œufs vivants hors de leur milieu d'origine, aucune nouvelle ponte produite par les reproducteurs ne peut se surajouter, et tous les œufs doivent donc avoir un âge minimum théorique dans le cas d'un développement normal.



Figure IV.7.6. : Dispositif de transport ou de conservation des œufs de *Symphodus ocellatus* au laboratoire.

Dans l'hypothèse d'un effet ralentissant des toxines sur le développement des œufs, le délai de conservation de 5 – 6 h (depuis la sortie de l'eau vers 12 h jusqu'à la fixation au laboratoire à 18 h) a permis de déterminer avec précision (à 0,2 h près) le stade d'embryogenèse. Plus l'embryon est avancé dans son développement et plus la détermination de son âge est imprécise. La détection d'un retard du développement embryonnaire, s'il existe, ne peut donc se faire que dans les premières heures du développement. Par ailleurs, l'effet ralentissant de la CYN a été détecté en laboratoire (Lemée *et al.*, 1996) dès les premières divisions cellulaires chez l'embryon d'oursin. Nous n'avons donc pas conservé les œufs pendant un délai supérieur à 5 h pour les raisons énoncées plus haut.

Par ailleurs, les deux fixations espacées dans le temps ont permis d'obtenir deux points de comparaison entre les nids provenant des milieux témoins et colonisés par *C.*



*taxifolia*. Les profils d'embryogenèse totaux (tous nids confondus) pour chaque type de milieux sont présentés dans les résultats.

Des prélèvements ont pu être effectués en 2002 (prélèvements du 4/06/02 au 17/07/02) et 2003 (prélèvements du 30/05/03 au 27/06/03) (Tableau IV.7.5.).

Tableau IV.7.5. : Echantillonnage *in situ* des œufs des nids de *Symphodus ocellatus*. \* Cap Martin et Darse, \*\* Carras, Golfe Juan et Lido. n : nombre.

		Milieux colonisés *	Milieux témoins **
N nids	2002	3	6
	2003	9	6
N sites		2	3
N œufs analysés	Fixation à 12 h	2790	3168
	Fixation à 18 h	3951	3993

### Résultats et Discussion

Le profil d'embryogenèse 12 h (Figures IV.7.7. et IV.7.8.) représente les proportions des divers stades embryonnaires observés sur la totalité des nids (c'est à dire, tous nids récoltés en 2002 et 2003 sur un type de milieu confondus) fixés à la sortie de l'eau, c'est à dire aux environs de 12 h. Le profil d'embryogenèse 18 h (Figure IV.7.7. et IV.7.8.) représente ces mêmes proportions mais sur les œufs qui ont été maintenus vivants hors de l'eau jusqu'aux environs de 18 h. Ainsi, dans la mesure où l'on a observé un très grand nombre d'œufs, sur un maximum de nids, et que l'on a veillé à partager les pontes de chaque nid de *S. ocellatus* de la façon la plus homogène possible, on peut considérer que le profil 18 h représente les œufs du profil 12 h qui auraient évolué pendant 6 h de plus.

Le but étant de détecter une mortalité ou un retard dans les premiers stades de développement, nous n'avons figuré que les fréquences des embryons antérieurs au stade 6 somites (âge théorique : 16,5 h). En effet, la détermination des stades postérieurs devient très imprécise puisque les écarts d'âge entre des stades n et (n+1) deviennent supérieurs à 6 h (Tableau IV.7.2.).

Les nids échantillonnés, aussi bien sur les milieux témoins que sur les milieux colonisés par *C. taxifolia*, comportaient tous des œufs aux stades précoces de divisions cellulaires, dans leur première heure de développement.

La comparaison des profils d'embryogenèse des œufs récoltés *in situ* et fixés à 12 h et 18 h montrent que les œufs échantillonnés sur les milieux colonisés par *C. taxifolia* ont continué à se développer à la même vitesse que ceux des milieux témoins, du moins pour les premiers stades de développement (Figure IV.7.7. et IV.7.8.). En effet, sur les deux types de milieux, les œufs qui étaient en cours de divisions cellulaires (des stades 1 à 1 000 cellules) ont tous continué à se diviser et ont atteint au minimum le stade de blastula haute puisque plus aucun stade antérieur n'a été observé au niveau du profil 18 h. Les œufs provenant des

milieux colonisés et ayant « connu » *C. taxifolia* uniquement pendant leur première heure de vie ne subissent donc ni retard ni arrêt de leur développement dans les 5 – 6 premières heures suivantes de l'embryogenèse.

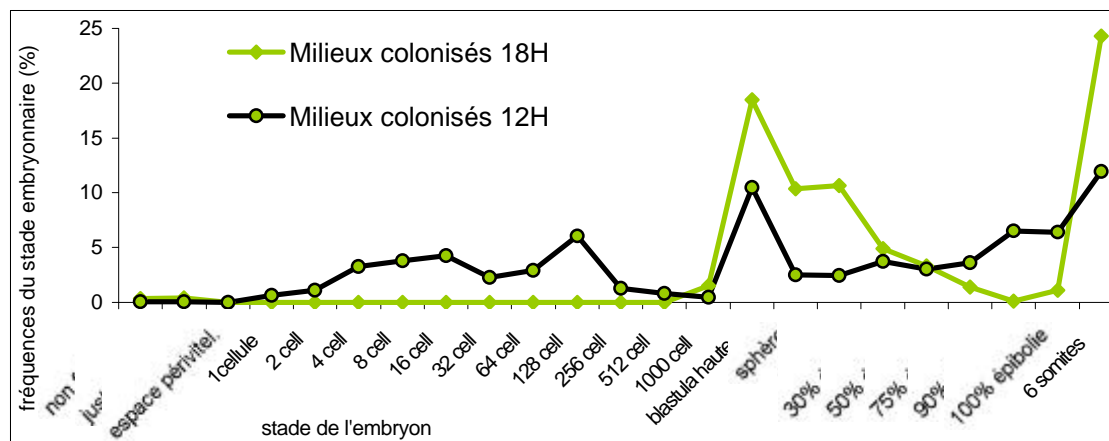


Figure IV.7.7.: Profil d'embryogenèse total des œufs de *Symphodus ocellatus* de tous les nids échantillonnés (en 2002 et 2003) sur les milieux colonisés par *Caulerpa taxifolia* (Cap Martin, Darse) et fixés au formol à 12 h 00 (12 h) et 18 h 00 (18 h).

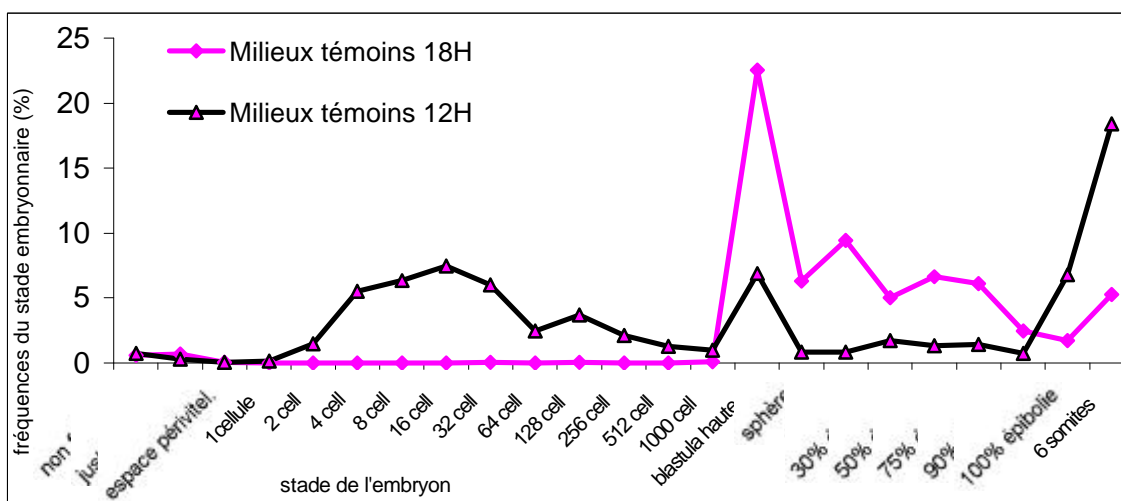


Figure IV.7.8.: Profil d'embryogenèse total des œufs de *Symphodus ocellatus* de tous les nids échantillonnés (en 2002 et 2003) sur les milieux témoins (Carras, Lido, Golfe Juan) et fixés au formol à 12 h 00 (12 h) et 18 h 00 (18 h).

Les œufs témoins en stades primaires de divisions cellulaires (dans leur première heure d'existence) dans le profil 12 h se retrouvent donc, 6 h après, au stade de blastula haute (Figure IV.7.8.). Dans nos conditions de conservation, un embryon en blastula haute est donc âgé d'environ 5 – 6 h. C'est en partant de cette observation et du développement

embryonnaire du poisson-zèbre que nous avons calculé une échelle chronologique d'embryogenèse (Tableau IV.7.2.).

Ce protocole nous a permis de voir qu'aux concentrations naturelles, des œufs de *S. ocellatus* en cours de divisions cellulaires exposés aux toxines relarguées par *C. taxifolia in situ* ne subissent *a priori* aucun effet (ni retard, ni avortement) du moins dans leurs 5 premières heures suivantes de développement. *In situ*, la CYN n'aurait donc aucun effet sur les évènements mitotiques des premières divisions cellulaires.

Au chapitre précédent, nous avons montré qu'en aquarium, *C. taxifolia* présente en grande quantité, pouvait induire l'inhibition de l'embryogenèse au niveau du stade de blastula haute. Compte tenu de ce résultat, il ne nous est pas possible de dire si les œufs prélevés *in situ*, observés au stade de blastula haute à 18 h continueraient ou non leur développement. En d'autres termes, le protocole de ce chapitre ne nous a pas clairement permis de déceler ou non un effet inhibiteur de *C. taxifolia* sur les stades postérieurs à la blastula haute. Par ailleurs, les œufs observés à 18 h ont évolué 6 h durant éloignés de leur milieu d'origine colonisé par *C. taxifolia*.

Un autre protocole nous a permis d'évaluer *in situ* l'évolution du développement embryonnaire sur une longue durée (chapitre IV.7.8.).

#### **IV.7.8. Influence de *C. taxifolia* sur le succès du développement embryonnaire *in situ***

##### **Introduction**

Nous avons voulu observer l'évolution à long terme de jeunes pontes témoins de *Symphodus ocellatus* transférées sur une prairie de *C. taxifolia*. Les œufs témoins d'un même nid ont été immergés soit sur *C. taxifolia*, soit sur un emplacement témoin (exempt de *C. taxifolia*) sur le même site, puis laissés en place pendant 1 ou 2 jours.

Le développement de *S. ocellatus* durerait 3 – 4 jours à 21 °C (Lejeune, 1984). L'éclosion des œufs et le départ des larves vers le plancton peuvent intervenir avant l'achèvement complet de l'embryogenèse, en fonction de la température ou de la teneur en oxygène dans l'eau. Par ailleurs, l'été 2003 ayant été très chaud, la température de l'eau a pu dépassé 25°C sur les premiers mètres. Pour ces raisons, nous n'avons pas désiré augmenter le délai d'immersion des œufs au-delà de 1 – 2 jours.

## Matériel et Méthodes

Nous avons réalisé le transfert d'œufs témoins de leur milieu d'origine vers un milieu abondamment colonisé par *C. taxifolia*. Notre protocole nous a imposé le choix de deux sites très rapprochés afin de s'affranchir d'un transport des œufs hors de la mer de longue durée. Nous avons choisi deux sites éloignés de 1200 m dans la Rade de Villefranche (Figure IV.7.9.). Les œufs témoins ont été récoltés sur le site témoin du Lido puis immergés à la Darse. Cette station était le seul site voisin colonisé par *C. taxifolia* facile d'accès. Les œufs ont subi un transport de 10 minutes hors du milieu naturel, dans une glacière.

Cette étude n'a été réalisée qu'en 2003, sur 6 nids témoins. La saison de reproduction ayant été écourtée, il ne nous a pas été possible de continuer le protocole comme nous l'avions prévu.

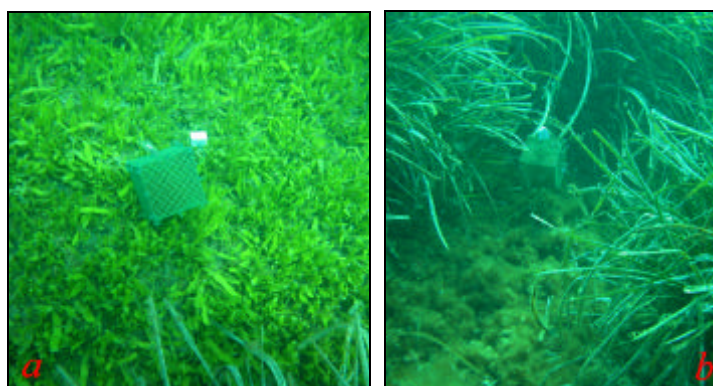
Les œufs ont été prélevés au Lido entre 3 et 5 m de profondeur, entre 10 h 00 et 10 h 30. Chaque nid prélevé a été scindé en deux lots les plus homogènes possible. Sur chaque nid et à l'aide d'un petit prélèvement d'œufs fixés au formol vers 10 h 40, nous nous sommes assuré de la proportion significative d'œufs en début d'embryogenèse.

Chaque lot d'algues a alors été placé à l'intérieur d'une cage confectionnée à base de grillage. Ces cages qui sont reliées sur une face à des plombs et sur la face opposée à un morceau de polystyrène flottent à quelques centimètres au dessus du substrat. Les cages test ont été placées sur des taches denses de *C. taxifolia*, mais sans contact direct, comme le seraient les œufs de *S. ocellatus* sur un nid en place. Les cages témoins ont été placées sur un substrat dénudé de *C. taxifolia* (dans un rayon minimum de 2 mètres), en l'occurrence sur l'herbier de *Posidonia* sain, à quelques mètres de leur cage test correspondante (Figure IV.7.10.).



Figure IV.7.9. : Localisation dans la Rade de Villefranche du site de prélèvement des œufs témoins (Lido) et du site de transfert colonisé par *Caulerpa taxifolia* (Darse).

Figure IV.7.10. : Localisation des œufs témoins de *Symphodus ocellatus* placés dans des cages sur un site colonisé par *Caulerpa taxifolia*. a : Cage test disposée sur une tache de *Caulerpa taxifolia*, b : Cage témoin déposée près d'un herbier de *Posidonia oceanica* sain.



Ces cages ont permis le passage de flux d'eau et d'oxygène, tout en protégeant les œufs d'éventuels prédateurs. Les œufs sont ainsi restés sur ce milieu durant 22 h (nids 1, 2, 3) ou 48 h (nids 4, 5, 6) avant d'être récupérés et fixés au formol.

### Résultats et Discussion

Les œufs ayant baignés 22 h sur la prairie de *C. taxifolia* de la Darse ont au moins atteint le stade 18 somites (équivalent à un âge minimum de 24,8 h ; Tableau IV.7.2.). Ceux déposés 48 h sur ce site ont quant à eux au moins atteint le stade « 60 h » (c'est à dire un âge approximatif compris entre 56 et 78 h).

Les œufs initialement témoins, qui ont subi le transfert depuis le Lido jusqu'au site envahi de la Darse ont donc continué leur développement (sans aucune mortalité).

Les couples de profils test et témoin peuvent toutefois présenter des différences statistiques dans les proportions des différents stades (Figure IV.7.11.). Compte tenu de l'avancement de l'embryogenèse des œufs, les différences sont certainement attribuables à l'hétérogénéité initiale des deux lots d'œufs issue de la scission d'un même nid ou à une erreur d'appréciation du stade embryonnaire par l'observateur (F.L.) et non à un effet réel de *C. taxifolia*.

Amade *et al.* (2001) ont montré qu'il existe des gradients décroissant de CYN et croissant des produits dérivés de CYN depuis l'algue jusqu'à la colonne d'eau. Les œufs qui se situent au niveau des nids de *S. ocellatus* posés sur le substrat, se retrouvent donc dans la zone de concentration maximale des toxines. Toutefois, les concentrations de CYN *in situ* sont trop faibles pour être dosées. Les toxines sont rapidement adsorbées sur les particules planctoniques.

Les œufs témoins du Lido transférés sur le milieu colonisé de la Darse se sont développés tout à fait normalement pendant 22 ou 48 h. Les concentrations en caulerpényne *in situ* n'ont donc *a priori* aucun effet sur le développement des œufs de *S. ocellatus*.

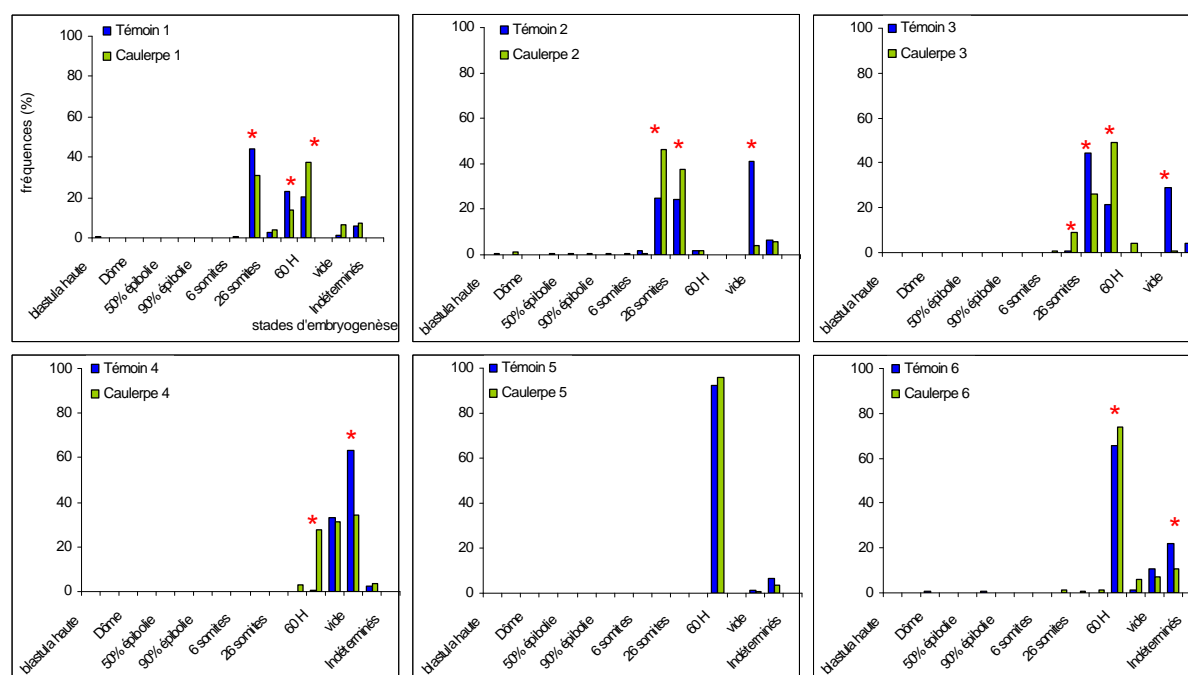


Figure IV.7.11. : Profils d'embryogenèse comparés des 6 couples de lots d'œufs témoins de *Symphodus ocellatus* immergés sur des taches de *Caulerpa taxifolia* (caulerpe) ou sur des taches exempt de *C. taxifolia* (témoin) sur le site envahi de la Darse. Les comparaisons statistiques sont réalisées à l'aide d'un test du Chi<sup>2</sup>. Les différences statistiques ( $p < 0,02$ ) sont indiquées des astérisques. Les œufs des couples (1, 2, 3) et (4, 5, 6) sont restés immergés 22 h et 48 h respectivement à la Darse.

#### IV.7.9. Discussion

Les reproducteurs de *S. ocellatus* vivant sur la prairie de *C. taxifolia*, en dépit du déficit de leur balance énergétique (chapitre IV.6.3.) élaborent des œufs de qualité comparable (en terme de contenu lipidique) à celle des témoins. La reproduction est donc maintenue à un niveau de référence.

Les expériences que nous avons menées en aquarium nous ont permis de montrer que les toxines relarguées par des thalles entiers de *Caulerpa taxifolia* (mis en quantité importante) possèdent un effet inhibiteur (mortalité ou retard) sur l'embryogenèse précoce de *Symphodus ocellatus*. L'embryon se développe normalement pendant les phases de division cellulaire. Le stade auquel intervient l'inhibition est la blastula haute. Les toxines agiraient certainement en bloquant le système cytosquelettique microtubulaire au moment où son rôle devient majeur c'est-à-dire après le stade de blastula haute.

La récolte d'œufs *in situ* nous a permis de voir qu'il existait dans les nids de *S. ocellatus* prélevés sur les prairies de *C. taxifolia* des pontes d'âges différents. Nous avons pu observer en particulier des pools d'embryons en stades avancés de développement. Nous avons maintenus vivants pendant 6 h des embryons précoces issus de ces prélèvements. Chez l'oursin, les premières divisions cellulaires sont les plus sensibles face à la toxicité de *C. taxifolia* (Pesando *et al.*, 1998). Nos embryons de crénilabres ocellés qui ont donc passé leurs premières heures de vie au milieu de *C. taxifolia* ont été capables de continuer leur

développement normalement. *In situ*, *C. taxifolia* ne semble donc pas avoir d'effet inhibiteur sur les 6 premières heures du développement d'œufs exposés à l'algue au moment de leurs premières divisions cellulaires.

Par ailleurs, le transfert d'œufs témoins sur un milieu colonisé par *C. taxifolia* pendant 1 ou 2 jours a permis de montrer que les œufs atteignaient des stades embryonnaires avancés. De plus, les œufs immergés sur des taches de *C. taxifolia* évoluent à la même vitesse que les œufs immergés sur des taches de posidonies non envahies.

Les toxines relarguées *in situ* par une prairie de *C. taxifolia* ne possèdent donc aucun effet négatif sur l'embryogenèse de *S. ocellatus*, que les œufs aient connu l'environnement « *C. taxifolia* » pendant ou après leurs premières heures de développement. Les concentrations des toxines *in situ* ne semblent pas assez élevées pour induire une inhibition. Les œufs peuvent donc suivre un développement embryonnaire normal.

Ces résultats ne sont *a priori* pas surprenants. En effet les concentrations en toxines *in situ* sont si faibles qu'elles n'ont jamais pu être dosées (Amade *et al.*, 2001). Par ailleurs, une fois relarguées dans l'eau, ces toxines sont rapidement adsorbées sur les particules planctoniques. Tous les tests de toxicité *in vitro* (chapitre II.2.2.) ayant mis en évidence un effet toxique de *C. taxifolia* ont été réalisés avec des doses importantes et donc très différentes de la réalité écologique.

Toutefois, ces tests ont une grande utilité puisqu'ils permettent de comprendre les mécanismes d'action possibles des toxines. Par ailleurs, le cas de concentrations élevées pourraient exister dans des milieux très particuliers (biomasse de *C. taxifolia* élevée, profondeur faible, hydrodynamisme nul, stratification importante des couches d'eau).

En revanche, nous pouvons déplorer l'absence totale de tests *in situ* jusqu'à notre étude. En effet, de telles expériences auraient invalidé dès les premières études scientifiques l'hypothèse d'une action toxique de *C. taxifolia* sur les œufs benthiques de poissons.

Notre étude ainsi que la littérature disponible (chapitres II.2. et II.3.4.3., en particulier sur l'absence de bioaccumulation (Amade *et al.*, 2001)) nous permettent de penser que le mode d'impact de *C. taxifolia* sur les espèces de poissons ne se fait certainement pas par la voie directe de ses toxines produites et relarguées dans le milieu naturel.

Cette voie étant invalidée, nous pouvons affirmer, compte tenu des résultats obtenus aux chapitres IV.3 à IV.5., que l'impact de *C. taxifolia* sur les espèces de poissons est essentiellement due à la modification de la structure de l'habitat par l'algue.



## **V. DISCUSSION GENERALE**



Les diverses études que nous avons réalisées au cours de ce travail associées aux résultats acquis précédemment par d'autres auteurs nous ont permis d'améliorer notre compréhension des mécanismes impliqués dans l'impact de *Caulerpa taxifolia* sur les espèces de poissons côtiers.

Les caractéristiques de *C. taxifolia* en Méditerranée nous avaient conduit à émettre l'hypothèse de deux modes d'impact de l'algue sur les organismes vivants et en particulier sur les poissons. Ces modes d'impact pourraient être de deux ordres (Figure V.1.) :

- chimique :

- 1- direct *via* les toxines que *C. taxifolia* relargue dans l'eau mais également
- 2- indirect *via* les conditions oxydo-réductrices pouvant être créées dans les sédiments recouverts d'une prairie de *C. taxifolia*.

- structural (du fait de sa morphologie et de son potentiel de reproduction végétative aboutissant à la formation de prairies de frondes très denses et très longues à certains moments de l'année)

### Influence chimique de *C. taxifolia* sur les poissons ?

#### 1 – Les toxines de *C. taxifolia* ont t'elle une influence sur les poissons ?

Aucun poisson autochtone n'est capable d'ingérer volontairement *C. taxifolia* en Méditerranée. Dans un étude préliminaire, Amade *et al.* (2001) ont montré qu'il n'y avait pas de bioaccumulation décelable de caulerpényne (ou de composés dérivés) dans les tissus de poissons *Symphodus* spp. capturés sur une prairie de *C. taxifolia*.

De nombreuses études réalisées *in vitro* ont permis de montrer l'impact des toxines de *C. taxifolia* par contact sur plusieurs organismes (chapitre II.2.2.). Nous avons également montré *in vitro* que les toxines relarguées par des thalles entiers de *C. taxifolia* (présents en grande quantité) possèdent un effet inhibiteur sur l'embryogenèse précoce de *S. ocellatus* (chapitre IV.7.6.). Cet effet se traduit par un arrêt ou un retard (non déterminé) de l'embryogenèse au stade de blastula haute, peut-être du fait du blocage du système cytosquelettique microtubulaire. Par ailleurs, nous avons démontré cette sensibilité pour des thalles entiers de *C. taxifolia* et non pour des toxines purifiées, comme il en était le cas dans les études réalisées sur les embryons d'oursins *Paracentrotus lividus* (Lemée *et al.*, 1996 ; Pesando *et al.*, 1994, 1998 ; Pesci-Bardon *et al.*, 2001).

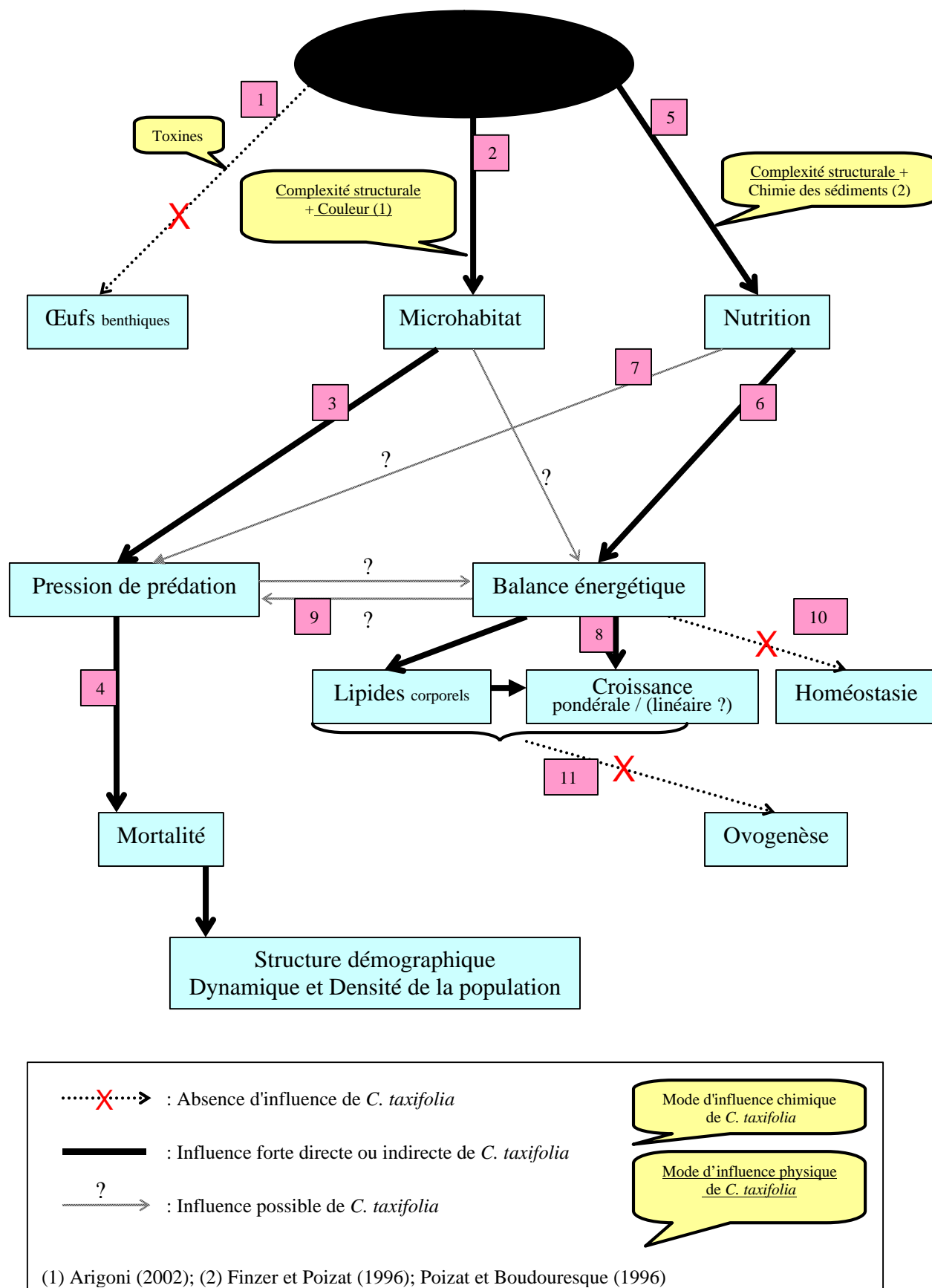


Figure V.1. : Schéma des processus impliqués dans l'impact de *Caulerpa taxifolia* sur une espèce de poisson telle que *Symphodus ocellatus*. Les flèches sont numérotées de 1 à 11 afin d'y faire référence dans les commentaires.

Flèche 1

Nous avons réalisé pour la première fois *in situ* une étude de l'influence des toxines de *C. taxifolia* sur des œufs de *S. ocellatus* en période estivale (juin à juillet, au moment où la production de toxines est importante) (chapitre IV.7.). Il existe dans les nids de *S. ocellatus* prélevés sur les prairies de *C. taxifolia* des pontes d'âges différents et en particulier des pontes d'œufs âgés. Les processus d'embryogenèse se réalisent effectivement *in situ* et ne semblent pas être inhibés sur les prairies de *C. taxifolia*. Par ailleurs, des embryons de *S. ocellatus* qui ont passé leurs premières heures de vie au milieu de *C. taxifolia* ou des embryons témoins précoces transférés sur une prairie de *C. taxifolia* pendant 1 à 2 jours sont capables de continuer leur développement normalement. ***In situ*, les concentrations en toxines de *C. taxifolia* ne seraient donc pas assez élevées pour induire une inhibition de l'embryogenèse chez *S. ocellatus*.**

Bien que nous n'ayons étudié que les œufs de *S. ocellatus*, nous pouvons penser que l'influence des toxines de *C. taxifolia* est inexistante au niveau des œufs des autres espèces de poissons effectuant des pontes benthiques en été.

Nos résultats permettent de penser que le mode d'impact de *C. taxifolia* sur les espèces de poissons ne se fait certainement pas par l'influence directe de ses toxines produites et relarguées dans le milieu naturel.

Flèche 5

2 - Finzer et Poizat (1996) ont constaté que *C. taxifolia* induit un envasement et un affinement des sédiments sur lesquels elle s'installe, ce qui contribue à créer une anoxie et des conditions réductrices (chapitre II.3.1.). Ces modifications chimiques des sédiments peuvent avoir un impact sur la faune benthique (Poizat et Boudouresque, 1996). De nombreux auteurs ont effectivement relevé la régression de certains taxons de la faune benthique en relation avec la présence de *C. taxifolia* (chapitre II.3.3.; Bellan-Santini, 1995 ; Bellan-Santini *et al.*, 1994, 1996; Relini *et al.*, 1998; Stadelmann, 2000; Veillard, 2000).

L'influence indirecte de *C. taxifolia* sur la chimie des sédiments pourrait avoir un impact au niveau de la disponibilité de la ressource alimentaire benthique pour de nombreuses espèces de poissons benthophages.

## Influence physique de *C. taxifolia* sur les poissons

*Caulerpa taxifolia* peut être qualifiée d'espèce clé-de-voûte en Méditerranée (Boudouresque et Verlaque, 2002). L'influence physique de *C. taxifolia* sur les poissons peut avoir deux origines :

- 1 - sa couleur : *C. taxifolia* crée un environnement vert homogène
- 2 - sa structure (hauteur, densité et souplesse des frondes, recouvrement, architecture de la canopée, réduction minimale de l'espace libre).

*Caulerpa taxifolia* possède un développement cyclique annuel dépendant de la température et de la lumière (Thibaut, 2001). Les prairies de *C. taxifolia* représentent des biomasses très élevées entre la fin de l'été et le début de l'hiver. Du fait de cette évolution cyclique, *C. taxifolia* montre une variabilité saisonnière dans son influence sur la structure de l'habitat et par conséquent sur la faune et la flore.

1 – Flèche 2 Arigoni *et al.* (2002) ont montré que la couleur verte de la prairie de *C. taxifolia* pouvait avantager certaines espèces de Labridae (*Labrus viridis*, *Symphodus ocellatus*, *S. tinca*, *S. roissali* et *Coris julis*) en raison de leur coloration verte naturelle ou de leur faculté à adopter une coloration verte. L'homochromie de certaines espèces avec la prairie de *C. taxifolia* leur conférerait donc une meilleure survie. A l'inverse, la perte de l'homochromie d'une espèce avec son habitat parallèlement à la colonisation de *C. taxifolia* pourrait accroître son risque de prédation (ex. : *Symphodus cinereus* ; chapitre IV.1.). Par conséquent, la couleur de *C. taxifolia* peut donc influencer les espèces de poissons.

**2 – La structure de *C. taxifolia* induit des modifications au niveau des étapes du cycle biologique des poissons.**

2.1. : Flèche 2 *Caulerpa taxifolia* influence la disponibilité et l'accessibilité des microhabitats pour les poissons (Figure V.2.).

La mise en place de deux récifs artificiels identiques sur une prairie de *C. taxifolia* nous a permis de comparer la capacité d'accueil des récifs pour la faune ichthyologique en fonction de la présence ou de l'absence de *C. taxifolia* (chapitre IV.4.). **Sur le récif colonisé, le nombre et la qualité des microhabitats ont été altérés du fait d'un envasement accru et d'un comblement des trous par les frondes de l'algue.** Ces modifications ont eu pour conséquence la diminution saisonnière (entre décembre et avril) de l'abondance de plusieurs espèces cryptiques et sédentaires (*Coris julis*, *Symphodus tinca*, *Serranus cabrilla* et *Apogon imberbis*).

Par ailleurs, la présence de *C. taxifolia* sur le récif colonisé n'a pas eu d'effet attractif sur les jeunes poissons alors que le récif témoin a eu cet effet, en particulier

sur les jeunes *Coris julis*. **Les substrats envahis par *C. taxifolia* ne semblent donc pas représenter un « milieu refuge » pour les jeunes poissons en période froide.**

Des expériences réalisées en aquarium nous ont également permis de constater qu'en cas de menace de prédation par un serran (*Serranus scriba*), la canopée de *C. taxifolia* dense et haute ne constitue pas un milieu refuge convenable pour les jeunes *S. ocellatus* (chapitre IV.3.). Au contraire, le prédateur parvient tout à fait à se faufiler au sein de l'imposante canopée et peut même utiliser la végétation pour approcher et attaquer ses proies sans être vu.

En revanche, lorsque la canopée de *C. taxifolia* est courte et éparse, les jeunes *S. ocellatus* peuvent circuler librement et y trouver refuge. Le serran, lui n'utilise plus l'algue pour s'approcher de ses proies. *Caulerpa taxifolia* pourrait offrir des abris et donc favoriser le recrutement et la survie des jeunes poissons entre la fin de l'hiver et le début de l'été.

2.2. : Flèche 3 et 4 **L'incapacité des poissons à utiliser la prairie de *C. taxifolia* comme milieu refuge mène à une augmentation de la mortalité par prédation** (chapitre IV.2.).

2.3. : Flèche 5 *Caulerpa taxifolia* influence la nutrition des poissons (Figure V.2.)

En période froide, sur la prairie de *C. taxifolia*, ***S. ocellatus* est limité dans son acquisition de nourriture** (le nombre de proies ingérées est significativement plus faible). Par ailleurs, **le mode alimentaire change** : les individus *S. ocellatus* ingèrent majoritairement des copépodes planctoniques sur la prairie de *C. taxifolia* alors que leurs congénères ingèrent essentiellement des proies benthiques sur l'herbier de posidonies (chapitre IV.5.). L'analyse des acides gras chez des femelles reproductrices (reflets des acides gras des proies ingérées) a confirmé qu'il existait une différence de régime alimentaire entre les *S. ocellatus* des deux sites (chapitre IV.6.).

Des expériences réalisées en aquarium nous ont permis de montrer que l'accessibilité aux proies benthiques se détériore avec la densification des frondes de *C. taxifolia* (chapitre IV.5.2.). Le basculement d'un mode benthophage pour un mode planctonophage chez *S. ocellatus* serait donc la résultante d'une incapacité à accéder

au substrat du fait de la structure de *C. taxifolia*. Flèche 7 Par ailleurs, ce changement de mode alimentaire pourrait accroître les risques de prédation des jeunes poissons (plus fréquemment à découvert).

Le problème qui se pose à *S. ocellatus* sur les prairies de *C. taxifolia* est susceptible de se poser à toute autre espèce benthophage de petite taille. *Symphodus ocellatus*, espèce sédentaire par ailleurs, est capable de s'adapter aux contraintes imposées par *C. taxifolia*.

*Mullus surmuletus* est une espèce uniquement benthophage qui utilise des barbillons tactiles pour détecter ses proies. Des observations réalisées *in situ* nous ont permis de montrer que **les sites colonisés par *C. taxifolia* étaient défavorables à la nutrition des rougets de roche** (chapitre IV.5.2.) : les poissons sont gênés dans leur recherche de nourriture sur les surfaces envahies par l'algue. Au sein des sites colonisés, les rougets de roche se concentrent sur les zones les moins recouvertes par l'algue et une diminution de 17 % de la proportion des poissons en activité de nutrition a pu être constatée par rapport aux sites témoins. *Mullus surmuletus* ne peut pas devenir planctonophage comme le fait *S. ocellatus*, en revanche, l'espèce est capable d'effectuer des déplacements importants et peut donc « fuir » les zones défavorables (chapitre IV.1.). Le problème qui se pose à *M. surmuletus* sur les prairies de *C. taxifolia* est susceptible de se poser à toutes les espèces de poissons benthophages de grande taille nécessitant un champ de détection tactile libre (ex. : *Mullus barbatus*, les grondins *Trigla lucerna* et *Trigloporus lastoviza*).

Rappelons que la régression de certains groupes de la méiofaune benthique sur les prairies de *C. taxifolia* pourrait également participer aux modifications de l'activité trophique chez *S. ocellatus* et *M. surmuletus*.

2.4. : **Flèche 6** Les poissons vivant sur la prairie de *C. taxifolia* montrent un déficit de la balance énergétique

Sur les prairies de *C. taxifolia*, en période froide, **les poissons doivent investir davantage d'énergie pour continuer à réaliser leurs fonctions vitales**. Il a été montré que le contenu en lipides corporels est plus faible que le niveau référence (chapitre IV.6.). En Janvier, les plus petits *S. ocellatus* (46 mm en moyenne) ont un déficit de 21 % en lipides corporels totaux par rapport aux témoins.

**Flèche 10** Cependant, l'étude des équilibres plasmatique (homéostasie) a montré que pendant cette période, les individus *S. ocellatus* ne se trouvent pas dans un état critique. Le déficit énergétique ne peut donc à lui seul être tenu pour responsable de la mortalité. **Flèche 9** En revanche, il peut constituer un facteur de fragilisation des jeunes poissons, les rendant plus vulnérables face aux prédateurs.

Par ailleurs, ces modifications énergétiques concernent également les femelles reproductrices et semblent être conservées toute l'année puisqu'il a été possible de mesurer un déficit de 59 % en triglycérides (lipides de stockage) dans leur foie en saison chaude, en dépit de l'amélioration des conditions de vie sur la prairie de *C. taxifolia* (régression importante de l'algue).

**Flèche 8** Ce déficit énergétique a pour conséquence la **diminution de la croissance pondérale du foie et des ovaires** et probablement aussi la diminution

momentanée de la croissance en taille observée chez les jeunes poissons à la fin de l'hiver (chapitre IV.2.).

Flèche 11

En revanche, **la reproduction n'est pas affectée par ce déficit énergétique** puisque la qualité lipidique (teneur en lipides et proportions des différentes classes de lipides) des ovaires et des œufs ainsi que le volume des œufs sont comparables aux niveaux références. Cependant, si la qualité des ovules et des œufs est inchangée mais que la croissance en poids des ovaires des femelles *S. ocellatus* est diminué, qu'en est-il de leur fécondité ?

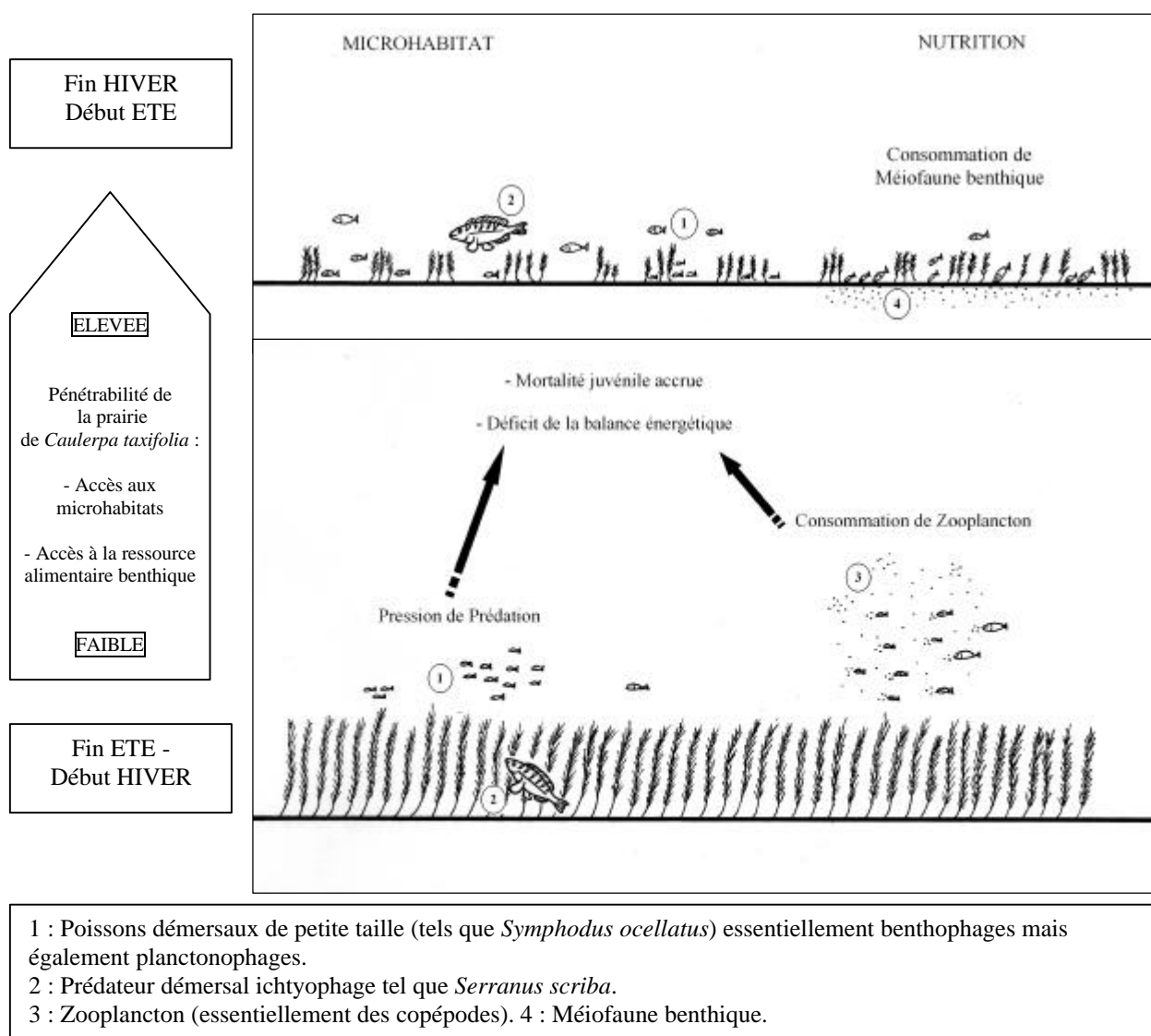


Figure V.2. : Pénétrabilité de la prairie de *Caulerpa taxifolia* en fonction de la saison pour une espèce de petite taille telle que *Symphodus ocellatus* et incidence sur l'alimentation, la balance énergétique et la prédation.

### 2.5. : *Caulerpa taxifolia* influence la dynamique des populations

La prairie de *C. taxifolia* ne représente pas un milieu favorable, au moins saisonnièrement, pour de nombreuses espèces de poissons (chapitre IV.1.). La régression des espèces peut être le fait d'une mortalité accrue, mais elle peut également résulter d'une diminution du recrutement (par diminution du stock de larves qui recrutent effectivement) et/ou du départ des poissons déjà présents au sein de l'habitat (pour les poissons à forte mobilité). De nombreux auteurs ont étudié les facteurs influençant le recrutement chez des espèces de la zone littorale. La majorité de ces travaux mettent en évidence l'existence d'un choix post-recrutement du microhabitat pouvant induire une distribution différentielle des juvéniles à petite échelle (Bell *et al.*, 1987, Tolimieri, 1995 ; Wennhage et Gibson, 1998). En revanche, seules quelques unes de ces études mettent en évidence, en plus de ce choix post-recrutement, l'existence d'un choix pré-recrutement de l'habitat, induisant une distribution différentielle des recrues à grande échelle (Oehman *et al.*, 1998 ; Atema *et al.*, 2002). Les facteurs pouvant influencer ces choix à petite ou grande échelles sont la nature du substrat (Tolimiero, 1995), le couvert algal, la rugosité, les signaux chimiques (Atema *et al.*, 2002), la disponibilité en nourriture et la présence de prédateurs (Wennhage et Gibson, 1998) mais également la densité des individus de la même espèce (Oehman *et al.*, 1998). Tous ces facteurs peuvent être influencés par la présence de *C. taxifolia* et les larves de certaines espèces pourraient donc « choisir » de ne pas recruter sur les sites envahis par l'algue.

Par ailleurs, certaines espèces de poissons pourraient réellement être indifférentes à l'influence physique de *C. taxifolia*. Chez ces espèces, les modifications de dynamique de population seraient alors liées aux modifications de leur relation interspécifique (compétition, prédation de proies, risque de prédation par les espèces ichtyophages).

A l'aide des études réalisées précédemment par d'autres auteurs et des résultats obtenus au cours de notre étude, nous avons essayé d'émettre des schémas explicatifs des variations de densités pour chaque espèce de poissons ayant montré une réactivité à face à *C. taxifolia* sur trois types d'habitats (chapitre IV.1.). Ces hypothèses sont synthétisées dans le Tableau V.1. qui vient en complément de la Figure IV.1.2. (p 65) Le commentaire de ce tableau est joint en annexe de ce chapitre.



Tableau V.1. : Synthèse récapitulative des facteurs qui pourraient avoir contribué à long terme aux évolutions des densités des espèces de poissons corrélatives à la colonisation de *Caulerpa taxifolia* sur un herbier de *Cymodocea nodosa* (étude de Relini *et al.*, 2000), une station sableuse (présente étude et Francour, comm. pers.) et des stations rocheuses (Harmelin-Vivien *et al.*, 2001). + : augmentation, - : diminution des abondances.

\* Le facteur « accès à la nourriture » représente la possibilité / capacité pour les poissons de repérer visuellement et/ou de détecter tactilement et/ou de s'approcher près de leur ressource alimentaire.

\*\* Lorsqu'ils représentent un facteur favorisant, les microhabitats disponibles au sein de la prairie de *C. taxifolia* peuvent convenir en général à l'espèce ou en particulier aux jeunes poissons pendant et après leur recrutement.

	Effets de <i>C. taxifolia</i>	Espèces	Facteurs ayant majoritairement contribué à l'évolution des densités				
			*Accès à la nourriture	Abondance de la nourriture	Patron de coloration	**Micro-habitats	Abris nocturnes
Herbier de <i>Cymodocea nodosa</i>	-	<i>Pagellus erythrinus</i>	x?	x?			
		<i>Solea lascaris</i>	x		x	x	
		<i>Bothus podas</i>	x		x	x	
		<i>Pagrus pagrus</i>	x?	x?			
		<i>Mullus barbatus</i>	x				
		<i>Trigla lucerna</i>	x				
	+	<i>Uranoscopus scaber</i>	x			x	
		<i>Symphodus tinca</i>			x	x?	
		<i>Oblada melanura</i>					x
		<i>Mullus surmuletus</i>		x?			
		<i>Scorpaena porcus</i>				x	
		<i>Labrus merula</i>		x	x?	x	
Station sableuse	-	<i>Serranus scriba</i>		x		x	
		<i>Spondyliosoma cantharus</i>	x?	x?			
		<i>Diplodus vulgaris</i>	x?	x?			
		<i>Mullus surmuletus</i>	x	x?			
	+	<i>Symphodus cinereus</i>	x		x	x	
		<i>Diplodus sargus</i>	?	?		?	
		<i>Symphodus ocellatus</i>			x	x?	
		<i>Serranus scriba</i>		x?		x	
		<i>Symphodus rostratus</i>			x	x?	
		<i>Coris julis</i>			x	x?	
		<i>Symphodus tinca</i>			x	x?	
		<i>Boops boops</i>					x
Stations rocheuses	-	<i>Diplodus sargus</i>	x?	x?			
		<i>Mullus surmuletus</i>	x	x?			
		<i>Serranus cabrilla</i>		x?	x?	x?	
		<i>Symphodus mediterraneus</i>	x	x		x	
		<i>Symphodus ocellatus</i>	x	x		x	
		<i>Serranus scriba</i>		x?	x?	x?	
	+	<i>Spicara maena</i>					x
		<i>Coris julis</i>			x	x	
		<i>Chromis chromis</i>					x
		<i>Dentex dentex</i>		x			
		<i>Diplodus annularis</i>				x?	
		<i>Symphodus doderleini</i>				x?	
<i>Symphodus tinca</i>			x	x			
<i>Symphodus rostratus</i>			x	x?			
<i>Scorpaena porcus</i>		x?			x		

## Annexe du chapitre V.

### Facteurs potentiels ayant aboutis à la dynamique des peuplements de poissons sur trois types d'habitat colonisés par *Caulerpa taxifolia* (Tableau V.1.).

Rappelons que la structure de *C. taxifolia* est différente d'un habitat à un autre. Les facteurs favorisant une espèce sur un habitat peuvent donc être ceux défavorisant cette même espèce sur un autre habitat.

Sur l'herbier de *Cymodocea nodosa* :

- *Pagellus erythrinus* et *Pagrus pagrus* peuvent être gênés par la présence de *C. taxifolia* lors du repérage visuel de leurs proies (facteur « Accès à la nourriture »). Par ailleurs, la disponibilité en invertébrés benthiques dont les deux espèces se nourrissent peut être limitante du fait de l'influence de l'algue (facteur « Abondance de la nourriture »).
- *Solea lascaris* et *Bothus podas* sont des poissons plats homochromiques aux sédiments meubles sur lesquels ils vivent. Ils peuvent s'enfouir sous le sable. Le recouvrement du substrat par *C. taxifolia* fait disparaître l'habitat spécifique de ces poissons (facteur « Patron de coloration » et « Microhabitat »). Par ailleurs, le mode de nutrition de ces poissons ne leur permet pas de rechercher leurs proies à l'intérieur de la canopée de *C. taxifolia* (facteur « Accès à la nourriture »). Les mêmes facteurs pourraient concerner *Uranoscopus scaber* qui s'enfouit également sous le sable.
- *Mullus barbatus* et *Trigla lucerna* peuvent être gênés par *C. taxifolia* dans leur recherche de nourriture car ces poissons repèrent leurs proies de façon tactile.
- *Symphodus tinca* qui possède une coloration verte naturelle peut tirer avantage de la présence de la canopée de *C. taxifolia*. Par ailleurs, la prairie de *C. taxifolia* implantée au sein de l'herbier de cymodocées pourrait offrir des microhabitats à ce Labridae.
- *Oblada melanura* qui nécessite des abris nocturnes sur le fond pourrait se cacher au sein de la canopée de *C. taxifolia* (facteur « Abris nocturnes »).
- *Mullus surmuletus* se nourrit de crustacés, polychètes, mollusques et d'échinodermes. Une augmentation de l'abondance des polychètes liée à *C. taxifolia* (Poizat et Boudouresque, 1996) pourrait avoir été bénéfique à cette espèce ? Cette influence positive compenserait la gêne structurale occasionnée par l'algue.
- *Scorpaena porcus* qui est une espèce très sédentaire et qui dépend d'un abri en journée pourrait se tapir dans la prairie de *C. taxifolia* et donc y trouver des microhabitats convenables.
- *Labrus merula* qui est ichtyophage pourrait trouver une ressource alimentaire plus abondante du fait de l'influence positive de *C. taxifolia* sur la densité d'espèces susceptibles de représenter des proies pour ce grand labre (petits Labridae). Par ailleurs, *L. merula*, du fait de son patron de coloration, pourrait être moins visible dans

un environnement colonisé par *C. taxifolia* que sur du sable (facteur « Patron de coloration »). De plus, cette espèce pourrait trouver des microhabitats dans la canopée de *C. taxifolia*. Les mêmes facteurs pourraient concerner *Serranus scriba*, hormis l'influence de la couleur de *C. taxifolia* car ce serran blanc - brun se fond moins dans un environnement vert (canopée de *C. taxifolia*) que dans un environnement gris – beige (substrat sableux dénudé).

Sur station sableuse :

- *Spondyliosoma cantharus* et *Diplodus vulgaris* pourraient être gênés par *C. taxifolia* lors du repérage visuel de leurs proies sur le substrat. Par ailleurs, l'influence négative de *C. taxifolia* sur certains taxons consommés par ces espèces pourrait être impliquée dans leurs régressions.
- *Mullus surmuletus* qui recherche ses proies en fouillant les sédiments à l'aide de ses barbillons mentonniers se retrouve gêné par *C. taxifolia* lors sa recherche de nourriture. Par ailleurs, l'abondance de ses proies pourrait certainement être limitante du fait de l'impact négatif de *C. taxifolia* sur de nombreux taxons de la méiofaune benthique.
- *Symphodus cinereus* possède un cycle biologique comparable à *S. ocellatus*. En ce sens, *S. cinereus* pourrait rencontrer des difficultés pour rechercher et accéder à la nourriture benthique et aux abris. Par ailleurs, à l'arrivée de *C. taxifolia*, ce crénilabre à la coloration gris – beige a très probablement perdu l'avantage d'homochromie qu'il possédait avec le substrat sableux.
- *Diplodus sargus* s'est développé parallèlement à la colonisation de la station sableuse par *C. taxifolia* mais il nous est difficile de pencher pour telle ou telle hypothèse. Les densités de cette espèce pourraient avoir augmentées du fait de la diminution de la compétition interspécifique (liée à la régression de poissons partageant la même niche écologique, *Diplodus vulgaris* par exemple).
- *Symphodus ocellatus*, *Symphodus rostratus* et *Coris julis* ont globalement bénéficié d'un effet positif de la présence de *C. taxifolia*. Arigoni (2002) explique que ces trois espèces sont homochromiques (soit de façon ontogénique, soit par plasticité chromatique) dans les prairies de *C. taxifolia*. Cet avantage homochromique aurait surpassé l'influence négative de *C. taxifolia* au niveau de la nutrition, de la disponibilité de la ressource alimentaire et des microhabitats.
- *Serranus scriba* pourrait avoir bénéficié de l'effet positif de l'augmentation de l'abondance de ses proies du fait en particulier, d'une augmentation du recrutement chez certaines espèces de Labridae sur la prairie de *C. taxifolia*. Par ailleurs, les petits serrans écritures vulnérables au risque de prédation pourraient trouver des microhabitats convenables dans la prairie de *C. taxifolia*.
- *Symphodus tinca* possède une coloration verte naturelle le rendant homochromique avec la prairie de *C. taxifolia*. Par ailleurs, cette espèce pourrait trouver des microhabitats convenables dans cette canopée.

Sur station rocheuse :

- *Boops boops* ne trouverait pas d'abri nocturne convenable dans les anfractuosités envahies par *C. taxifolia*.
- *Mullus surmuletus* est gêné par les frondes très denses de *C. taxifolia* lors de sa recherche de proies benthiques à l'aide de ses barbillons mentonniers. Par ailleurs, la raréfaction de ses proies en relation avec la présence de *C. taxifolia* pourrait contribuer à la régression de l'espèce. Des facteurs similaires pourraient concernés *Diplodus sargus*.
- *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba* sont des poissons blanc - brun. L'arrivée de *C. taxifolia* sur le substrat rocheux a pu induire pour ces espèces la perte d'une certaine homochromie avec le milieu d'origine (la roche brune). Par ailleurs, les microhabitats (cavités et anfractuosités rocheuses) pourraient se raréfier pour ces espèces du fait du recouvrement et du comblement par *C. taxifolia*. De plus, l'algue pourrait avoir induit la régression de taxons consommés par ces poissons (crustacés, mollusques et autres poissons).
- *Symphodus ocellatus* serait gêné (au moins saisonnièrement) par l'important couvert de *C. taxifolia* lors de sa recherche de proies benthiques et de microhabitats. *Symphodus mediterraneus* qui est semblable à *S. ocellatus* pourrait rencontrer les mêmes problèmes.
- *Chromis chromis*, qui est une espèce de petite taille, recherche des abris nocturnes. *Caulerpa taxifolia* fractionne les grandes anfractuosités rocheuses en microhabitats de plus petites dimensions qui pourraient convenir à l'espèce. *Spicara maena*, en dépit de sa plus grande taille, pourrait également s'adapter à ces microhabitats.
- *Dentex dentex* qui est une espèce prédatrice pourrait bénéficier de l'effet positif de l'augmentation des densités de poissons de petites tailles (ses proies potentielles) qui n'arrivent plus à trouver de microhabitats convenables dans la prairie de *C. taxifolia*.
- *Diplodus annularis* et *Symphodus doderleini* pourrait arriver à trouver des microhabitats convenables dans la prairie de *C. taxifolia*.
- *Symphodus tinca*, *S. rostratus* et *Coris julis* bénéficient de l'avantage lié à leur coloration verte au sein de la prairie de *C. taxifolia*.
- *Scorpaena porcus* arriverait à trouver des microhabitats qui lui sont adaptés dans la prairie de *C. taxifolia*. Par ailleurs, les proies de ces poissons pourraient être plus vulnérables aux attaques des rascasses du fait d'un manque de refuge convenable.



## **VI. PERSPECTIVES**

Nous avons évoqué au chapitre VI.1. les études qui pourraient être envisagées dans la continuité de notre travail. En outre, une étude bibliographique de deux migrants lessepsiens du genre *Siganus* a été réalisée au chapitre VI.3. joint en annexe.

A partir de nos résultats, nous avons également discuté quelques moyens de gestion proposés par d'autres auteurs pour la faune ichthyologique (chapitre VI.2.).

## VI.1. Perspectives d'études

Ce travail de doctorat a été mené en trois ans. Ce délai ne nous a pas permis d'effectuer certaines expérimentations qui auraient pourtant mérité d'être réalisées. Nous allons brièvement les exposer ici.

Les auteurs qui ont décrit la structure des prairies de *C. taxifolia* sur différents substrats n'ont pas employé les mêmes paramètres, protocoles ou conditions de mesure. Il serait donc intéressant de caractériser la structure de *C. taxifolia* (densité et longueur de frondes, recouvrement) en conditions identiques (profondeur, hydrodynamisme) sur un herbier de *Cymodocea nodosa*, un substrat sableux et un substrat rocheux. Ces données expliqueraient probablement que la structure et donc que l'influence de *C. taxifolia* sur les poissons est différente en fonction du substrat qu'elle colonise.

Les expériences que nous avons réalisées en aquarium sur l'influence des toxines relarguées par des thalles entiers de *Caulerpa taxifolia* sur des œufs de *Symphodus ocellatus* nous ont permis de montrer que ces composés possédaient effectivement un pouvoir inhibiteur. Cependant, il ne nous a pas été possible de déterminer si le blocage de l'embryogenèse observé au stade de blastula haute correspondait à une mortalité réelle des embryons ou à un retard des processus d'embryogenèse. La répétition de ces expériences mais avec des temps d'incubation plus long nous permettrait de répondre à cette question.

Nous avons pu montrer que la qualité des ovules (contenu lipidique) et des œufs (taille et contenu lipidique) élaborés par les reproducteurs *S. ocellatus* sur la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin était comparable à celle des ovules et des œufs élaborés par leurs congénères de l'herbier de *Posidonia oceanica* du Lido pris comme milieu témoin. Cependant, la mesure d'un déficit pondéral au niveau des ovaires des femelles reproductrices de la prairie de *C. taxifolia* par rapport aux témoins nous a amené à émettre l'hypothèse d'un déficit de la fécondité. Une estimation du nombre d'ovules contenus dans les ovaires (rapporté à la taille des femelles reproductrices) permettrait de confirmer ou non cette hypothèse.

Par ailleurs, un autre paramètre peut influencer la fécondité (au sens large) des reproducteurs *S. ocellatus* sur un site : la densité des nids construits par les mâles nidificateurs. Cette densité des nids est essentiellement fonction de la densité des mâles nidificateurs et du potentiel d'accueil d'un site. Ce dernier paramètre dépend lui du nombre

d'emplacements favorables pour la nidification (essentiellement des dépressions rocheuses) et de la diversité du peuplement en algues autres que *C. taxifolia* (éléments de base de la construction d'un nid). Or *C. taxifolia* est susceptible d'influencer la densité des mâles (par modification de la dynamique de population), le nombre d'emplacements favorables (par recouvrement des substrats rocheux) mais également l'abondance et la richesse spécifique des algues (Verlaque et Fritayre, 1994) utilisées par les mâles.

Nous avons voulu comparer la densité de nids de *S. ocellatus* sur des stations témoins et envahies les plus semblables possible (en terme de substrat, hydrodynamisme, profondeur...). Malheureusement, l'étude n'a pu être menée à terme en raison de la fin soudaine et inattendue de la reproduction chez *S. ocellatus* en 2003 (probablement en raison des températures exceptionnellement hautes).

Des expériences réalisées en aquarium nous ont permis d'observer l'influence de la présence d'une canopée *C. taxifolia* (pour des densités et longueurs de frondes variables) sur les comportements de proies (jeunes *S. ocellatus*) et de prédateurs (*Serranus scriba*). Il serait très intéressant de valider nos observations comportementales *in situ*. La difficulté de cette expérimentation réside dans le fait qu'il est très rare d'assister à une scène de prédation *in situ*. Le recours à des microcosmes pourrait être une solution intermédiaire. Par ailleurs, d'autres expériences en aquarium du même type pourraient être réalisées mais pour d'autres espèces de prédateurs (des rascasses *Scorpaena* spp. par exemple) et d'autres espèces de proies (des jeunes girelles *Coris julis* par exemple).

Nous avons pu montrer grâce à des observations *in situ* en scaphandre autonome que *C. taxifolia* représentait une canopée défavorable pour l'alimentation des rougets de roche *Mullus surmuletus*. Il serait intéressant d'effectuer la même étude chez une autre espèce (de grande taille, benthophage et assez abondante) telle que *Diplodus vulgaris* par exemple (les densités de cette espèce ont augmenté sur notre station d'étude du Cap Martin, parallèlement à la régression de *C. taxifolia*).

Par ailleurs, tout comme nous l'avons fait pour *S. ocellatus*, il serait intéressant de voir si les difficultés éprouvées par *M. surmuletus* lors de sa nutrition sur les substrats colonisés par *C. taxifolia* mènent à un déficit de la balance énergétique. Pour cela, des mesures biométriques ainsi que des dosages de contenus lipidiques pourraient être réalisés. Nous avons tenté de réaliser des mesures biométriques mensuelles chez *M. surmuletus* sur une prairie de *C. taxifolia* et un milieu référence mais l'impossibilité d'acheter des rougets de roche (de façon régulière et en nombre suffisant) auprès des pêcheurs a représenté un obstacle à la réalisation de cette étude.

L'étude des acides gras corporels chez *S. ocellatus* nous a permis de confirmer les changements de régimes alimentaires corrélatifs à la présence de *C. taxifolia* que nous avons pu déceler par l'analyse de contenus digestifs. Malheureusement, l'absence de données sur les acides gras des taxons composant la méiofaune benthique en Méditerranée ne nous a pas permis d'approfondir nos conclusions. Il serait intéressant d'établir les profils en acides gras

des diverses proies susceptibles d'être ingérées par la majorité des espèces de poissons mésobenthophages. Cette étude pourrait être réalisée en collaboration avec le Laboratoire L.O.V. de la Station Océanographique de Villefranche-sur-Mer qui s'intéresse à cette thématique.

Nous avons mis en place une collaboration avec un Laboratoire de l'Ocean Research Institute de l'Université de Tokyo au Japon. Ce travail concerne l'étude des réseaux trophiques par les isotopes stables du carbone sur des milieux témoins et colonisés par *C. taxifolia*. L'analyse des échantillons a déjà été réalisée et doit donner lieu à la rédaction d'une publication scientifique. Malheureusement, ces données nous étant parvenues tardivement, il ne nous a pas été possible de les intégrer dans ce rapport.

Il serait intéressant de voir si l'analyse des isotopes corporels de *S. ocellatus* confirme, tout comme les acides gras corporels, les modifications de régimes alimentaires corrélatifs à la présence de *C. taxifolia*.

Tous les échantillonnages ont été réalisés sur un seul couple de stations : la prairie de *C. taxifolia* du Cap Martin et l'herbier de *P. oceanica* du Lido. Il serait donc intéressant de confirmer certains de nos résultats (comme les changements de régimes alimentaires par exemple) sur d'autres couples de stations.

Une autre espèce envahissante *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* se répand en Méditerranée. Cette caulerpe possède une structure différente de *C. taxifolia*. Les frondes qui sont constituées de ramules et non de pinnules sont plus petites et moins denses. En revanche, le réseau de stolons qui court à la surface des sédiments est richement ramifié. L'étude de la biologie et du cycle de développement de l'algue est à l'heure actuelle en court de réalisation. Il serait intéressant de voir si *C. racemosa* var. *cylindracea* est capable d'influencer les poissons comme le fait *C. taxifolia*. Compte tenu des différences existant entre les structures des thalles des deux espèces, nous pouvons penser que la gêne structurale engendrée par *C. racemosa* var. *cylindracea* sur les poissons (essentiellement par le biais de son réseau de stolons extrêmement dense) serait beaucoup moins importante que pour *C. taxifolia*.



### Les poissons lessepsiens du genre *Siganus*<sup>1</sup>

*Siganus luridus* (Rüppell, 1829) et *S. rivulatus* (Forsskål, 1775) sont deux poissons lessepsiens qui ont établi des populations importantes en Méditerranée orientale. Ces poissons herbivores peuvent consommer des *Caulerpa* spp. en région tropicale mais également en Méditerranée. Ils ont gagné des zones très éloignées du canal de Suez : la Tunisie au Sud (Ktari-Chakroun et Bouhlal,<sup>1</sup> 1971 ; Ktari et Ktari, 1974) et la Grèce au Nord (Papaconstantinou, 1990). Leur arrivée sur les côtes françaises pourrait représenter un évènement probable. Nous avons réalisé une synthèse bibliographique sur ces deux espèces (annexe du chapitre VI.).

*Siganus luridus* et *S. rivulatus* ont tous deux une forte activité trophique, une nature euryphage et un fort potentiel de compétition face à *Sparisoma cretense*, *Boops boops* et *Sarpa salpa*, leur équivalents dans le réseau trophique du bassin levantin (Stergiou, 1988). La grande mobilité, la nature grégaire et la niche écologique occupée par ces poissons ont contribué au succès de leur développement. En Méditerranée, le développement et la survie des plus jeunes stades sont favorisés par de bonnes conditions océanographiques et écologiques. Tous ces atouts ont permis aux deux espèces de migrants lessepsiens de constituer des populations stables dans leur nouvel environnement (Stergiou, 1988).

Si la migration de ces poissons se poursuit en direction de la Méditerranée occidentale, leur établissement sur notre littoral français pourrait être un succès. *Caulerpa taxifolia* pourrait-elle alors devenir, pour la première fois en Méditerranée occidentale, une ressource trophique importante pour une espèce de poissons herbivores? L'arrivée de ces poissons prédateurs de *Caulerpa* spp. pourrait-elle alors constituer un facteur limitant la colonisation de l'algue?

Cet évènement est très hypothétique et l'on ne peut prédire l'évolution de tels processus dans les décennies à venir.

Il nous faut émettre quelques réserves quant à ce scénario :

- Si les 2 migrants lessepsiens ont un fort potentiel de développement dans les régions nouvellement colonisées, on ne comprend pas toutefois pourquoi, 30 ans après leur premières signalisations, *S. luridus* et *S. rivulatus* n'ont pas constitué des populations importantes en Tunisie. Les conditions qui règnent dans cette région ne sont peut-être pas ou pas encore propices au développement de ces espèces. La température notamment hivernale pourrait être facteur limitant.
- Si les algues *Caulerpa* spp. sont rapportées comme constituantes du régime alimentaire des Siganidae, aucune étude ne précise si *Caulerpa taxifolia* est ingérée au même titre que *C. racemosa* var. *cylindracea* ou *C. webbiana*.

Par ailleurs, si *C. taxifolia* était effectivement consommée en Mer Rouge et si les toxines n'étaient pas répulsives pour les *Siganus* spp., les poissons pourraient-ils consommer

---

<sup>1</sup> Les références citées dans cette partie concernant les poissons *Siganus* sp. sont répertoriées au niveau de la synthèse bibliographique jointe en annexe du chapitre VI. (p 250 – 254).

l'algue en Méditerranée occidentale compte tenu des concentrations très élevées de caulerpényne qu'elle produit, tout au moins en été / automne ?

- Si les 2 Siganidae peuvent effectivement ingérer *C. taxifolia*, ces poissons ne deviennent-ils pas eux-mêmes toxiques et impropres à la consommation ? En Israël, la toxicité de *Sarpa salpa* et *S. rivulatus* a pu être constatée. Chevallon (1990) a suggéré que cet empoisonnement pouvait être dû à l'ingestion de caulerpe par ces poissons.

En cas de bioaccumulation des toxines chez les *Siganus* spp., pourrait-il y avoir transmission de ces toxines à des niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire (prédateurs ichtyophages) ?

- Si les Siganidae sont capables de consommer des *Caulerpa* spp., ils sont également capables de consommer une grande diversité de macrophytes présentes sur nos côtes. Etant donné le caractère euryphage de leur régime alimentaire, les poissons ne se cantonneront pas à la consommation de caulerpe si à plus forte raison les concentrations en toxines- plus élevées qu'en région tropicale- deviennent répulsives pour ces herbivores.

Il est donc impossible de savoir si l'arrivée potentielle de *S. rivulatus* et *S. luridus* en Méditerranée nord – occidentale pourrait constituer ou non un contrôle de l'expansion de *C. taxifolia* (et maintenant *C. racemosa* var. *cylindracea*) sur le littoral français.

Nous pouvons rappeler à titre informatif qu'en matière de lutte biologique, la sélection d'un agent de contrôle implique que ce dernier ne se nourrisse que de l'espèce à contrôler (conditions définies par la FAO). Par ailleurs, les chances de succès d'un modèle de lutte biologique sont également liées à d'autres paramètres tels que le changement de nourriture, l'introduction de pathogène, la compétition avec les espèces indigènes, la dispersion hors de l'aire d'introduction d'origine, la capacité à s'acclimater aux conditions de sa future nouvelle aire d'introduction et son efficacité.

Les 2 espèces de *Siganus* ont atteint les côtes tunisiennes depuis les années 70. Les captures restent pourtant encore rares (Bradai, 2000) et les Siganidae n'ont pas constitué de population importante. Par ailleurs, *C. taxifolia* a commencé à coloniser les côtes tunisiennes depuis 2000 (Langar *et al.*, 2000) et continue sa progression (Langar *et al.*, 2002). La surface actuellement concernée serait de 350 ha sur 2 km de côte au niveau de Sousse. De plus, *C. racemosa* var. *cylindracea* a été signalée en Tunisie depuis 1996 (Langar *et al.*, 2002). Il serait intéressant de mener une prospection sur ces zones colonisées afin de voir si des individus *Siganus* spp. y sont présents et, le cas échéant, d'analyser leur contenu stomacal.

## VI.2. Moyens de Gestion

Concernant la préservation de la faune ichthyologique face à *C. taxifolia*, deux types de « solutions » peuvent être préconisées : la création de sites à préserver de *C. taxifolia* et/ou la création sur les sites colonisés par *C. taxifolia* de zones artificielles à préserver telles que des récifs.

La première solution a été envisagée dès 1998 lors d'un séminaire sur les espèces envahissantes *Caulerpa* spp. organisé par le Programme des Nations Unies pour l'Environnement. En 2002 – 2003, ce moyen de gestion était rediscuté au Conseil Régional Provence Alpes- Côtes d'Azur. Le choix des sites à protéger doit tenir compte de la présence initiale ou non de *C. taxifolia* et du risque de colonisation potentielle, de la faisabilité technique et économique de leur surveillance et de l'avis des scientifiques, des pêcheurs professionnels et des plongeurs sous-marins. Concernant l'application de cette alternative à la gestion de la faune ichthyologique, plusieurs problèmes peuvent se poser. Les décisionnaires jugeront-ils « rentable » de préserver des stations sableuses apparemment pauvres et pourtant nécessaires à la pérennité de nombreuses espèces de poissons de milieux meubles (tels que les poissons plats, les Trachinidae, Triglidae ou Mullidae) ? Ces sites sont garants d'une certaine biodiversité qui représente par elle-même un patrimoine et servent de nurseries à des espèces d'intérêt commercial.

Toujours d'après la charte établie, les sites à préserver ne doivent pas présenter un risque de colonisation trop élevé. Les larves de nombreuses espèces de poissons sont planctoniques et dérivent au gré des courants, probablement dans le sens de la dérive liguro-provençale. Les peuplements ichthyologiques situés en aval des zones les plus colonisées par *C. taxifolia* peuvent donc subir un impact indirect si le flux larvaire est réduit. Les décisionnaires prendront-ils en compte la biologie des espèces et préserveront-ils quelques sites en dépit de leur fort potentiel de colonisation ?

Force est de constater que cette solution n'est pas spécifique à la faune ichthyologique et que de nombreux autres enjeux entrent en ligne de compte.

La deuxième solution, très spécifique elle, serait la création de récifs artificiels sur les zones colonisées par *C. taxifolia*. L'immersion et le suivi de deux récifs artificiels expérimentaux sur une prairie de *C. taxifolia* au Cap Martin nous a permis de montrer que le récif préservé de *C. taxifolia* constituait un milieu refuge pour un certain nombre d'espèces de poissons alors que l'autre récif colonisé ne pouvait offrir le même accueil. Comme Harmelin (1996) l'avait suggéré, des récifs artificiels pourraient donc effectivement pallier la raréfaction de microhabitats convenables sur les prairies de *C. taxifolia* (du moins, en période « critique » de développement maximal de l'algue) pour les poissons ayant des affinités pour les substrats durs. L'efficacité de ces récifs impliquerait le défrichage de *C. taxifolia* et le désenvasement régulier. Par ailleurs, ces récifs devraient être immergés entre 10 et 20 m, c'est à dire dans la zone de colonisation maximale de *C. taxifolia*.

Malheureusement, aucune solution spécifique comparable n'est envisageable pour les espèces de milieux meubles si ce n'est le défrichage de *C. taxifolia* sur de grandes surfaces. Par ailleurs, le défrichage partiel d'une zone colonisée par *C. taxifolia* pourrait être envisagé pour toutes les espèces de poissons côtiers, que ce soit sur substrat meuble ou sur substrat dur. En effet, Harmelin-Vivien *et al.* (2001) ont montré qu'il existait un seuil critique de colonisation pour certaines espèces de poissons. En d'autres termes, lorsque le recouvrement de *C. taxifolia* ne dépasse pas une certaine gamme de valeur (comprise entre 30 et 40 %), la plupart des poissons arriveraient encore à réaliser leur cycle biologique sans modification de l'investissement énergétique. Le maintien du recouvrement en dessous de cette gamme pourrait donc constituer un moyen de gestion. Il serait intéressant d'expérimenter un tel défrichage *in situ* et d'en observer les répercussions à moyen terme sur les peuplements de poissons.

Quels qu'ils soient, ces moyens de gestion nécessiteraient une étude préalable pour validation. Le cas échéant, leur réalisation demanderait un investissement économique et humain importants ainsi que l'implication incontournable des pouvoirs publics et des différents acteurs de la mer.

## Annexe du chapitre VI.

### VI.3. Scénario de l'arrivée naturelle sur les côtes françaises de poissons prédateurs potentiels de *Caulerpa taxifolia* appartenant au genre *Siganus* : *S. rivulatus* (Forsskål, 1775) et *S. luridus* (Rüppell, 1829)<sup>1</sup>

#### VI.3.1. Introduction

En 1854, Ferdinand De Lesseps, diplomate et ingénieur français, consul de France en Alexandrie, proposa au vice-roi d'Égypte Saïd Pacha un projet reliant la Méditerranée à la Mer Rouge. En 1858, De Lesseps fonda la Compagnie Universelle du Canal qui pris en charge les travaux et la gestion du canal pendant près de 99 ans. Environ 121 km (dont 70 km de terre ferme) ont dû être creusés afin de relier une série de lacs et de marécages. Les eaux des deux mers ont finalement pu se rejoindre en 1869.

La création du canal de Suez a permis le passage d'organismes entre la Mer Rouge et la Méditerranée. Le terme de migration lessepsienne a été employé pour la première fois par Por (1964) pour caractériser un nouveau phénomène de migration unidirectionnelle des espèces de la Mer Rouge vers la Méditerranée. Avec l'ouverture du canal de Suez en 1869, deux zones biogéographiques distinctes ont été mises en continuité; la mer Méditerranée et la mer Rouge subtropicale (Papaconstantinou, 1990). Afin de passer d'une zone à l'autre, les espèces marines doivent faire face aux conditions extrêmes du canal puis s'établir dans le nouvel environnement. Deux cents quinze espèces ont ainsi colonisé la Méditerranée, cinquante neuf d'entre elles sont des poissons (<http://www.ciesm.org>, décembre 2001 et Golani *et al.*, 2002). La présence de fonds d'origine biogénique favorisent l'installation d'espèces, notamment par la fourniture d'abris et de ressources trophiques (Spanier *et al.*, 1989). Les courants dominants joueraient un rôle dans l'orientation de la migration des espèces. Par ailleurs, les conditions de température et de salinité élevées dans le bassin levantin (entre l'Est de la Crète, les îles Dodécanèse et le delta du Nil) favoriseraient l'installation d'espèces en provenance de la Mer Rouge (Stergiou, 1988). L'adaptation des espèces implique en particulier une redéfinition de la période de reproduction pour assurer des conditions physiques et écologiques optimales pour la survie et le développement de la progéniture dans le nouvel environnement (Papaconstantinou, 1990). Les conditions environnementales étant différentes entre les deux mers, les espèces subissent des pressions sélectives différentes de celles de leur région d'origine et les nouvelles populations ainsi créées peuvent diverger de leur population mère. La plupart des lessepsiens poissons sont caractérisés par une grande mobilité et par un taux de reproduction élevé (Golani, 1998). Le succès de la colonisation de la Méditerranée par une espèce lessepsienne réside souvent dans le fait que cette dernière va occuper de façon compétitive une niche écologique non encore saturée (Lundberg, 1989 ; Lundberg et Golani, 1995).

<sup>1</sup> Toutes les références bibliographiques citées dans ce chapitre sont rassemblées dans le sous-chapitre VI.3.12.

Notre attention s'est portée sur 2 migrants lessepsiens du genre *Siganus* : *S. rivulatus* et *S. luridus*. Ces espèces ont été signalées en Méditerranée à partir des années 30 (Ben-Tuvia, 1964) et forment à présent des populations importantes (Zaitsev et Öztürk, 2001). Les premières signalisations sont résumées dans le Tableau VI.3.1. et schématisées sur la Figure VI.3.1. L'intérêt majeur de ces poissons dans le cadre de notre thème d'étude réside dans leur capacité à consommer des *Caulerpa* spp. en région tropicale (Paul *et al.*, 1990, Lundberg et Lipkin, 1979) mais également en Méditerranée (Hadjichristophorou *et al.*, 1997; Lundberg *et al.* 1999). Les toxines élaborées par ces algues ne semblent en effet pas être répulsives pour ces poissons.

Les deux migrants lessepsiens *S. luridus* et *S. rivulatus* ont gagné des régions très éloignées du canal de Suez et leur limite ouest d'occurrence dans le bassin méditerranéen à ce jour est la Tunisie au Sud et la Grèce au Nord (Golani *et al.*, 2002). Leur progression d'est en ouest dans le bassin méditerranéen est un processus continu et l'apparition de *Siganus rivulatus* et *S. luridus* sur les côtes françaises pourrait être un événement probable d'ici quelques décennies. En effet, ces espèces tropicales qui ont montré une très bonne adaptation aux conditions des côtes méditerranéennes ont essentiellement pour facteur limitant la température. Le réchauffement global de la planète dû aux émissions de gaz d'origines diverses favorise l'extension géographique vers le nord de la répartition des espèces marines (Francour *et al.*, 1994 ; Walther *et al.*, 2002). Por (1978) explique que la température élevée de l'eau de mer dans le bassin levantin serait un des facteurs majeurs du succès des espèces lessepsiennes. Si les *Siganus* venaient à s'établir sur le littoral français, ils pourraient trouver une ressource alimentaire abondante et une niche trophique totalement libre au sein des importantes prairies de *C. taxifolia*.

Tableau VI.3.1. : Premières signalisations de *Siganus luridus* et *S. rivulatus* en Méditerranée.

Espèce	N° sur Figure VI.3.1.	Localité	Date	Référence
<i>S. luridus</i>	I	Dodécane	fin 50's	Stergiou, 1988
	II	Golfe de Tunis	1969	Ktari-Chakroun et Bouhal, 1971
	III	Golfe de Gabès	1974	Ktari et Ktari, 1974
<i>S. rivulatus</i>	1	Haïfa (Israël)	1927	Steinitz, 1927
	2	Chypre	1929	Ben-Tuvia, 1964
	3	Liban - Syrie	1932	Gruvel, 1932
	4	Rhodes	1934	Papaconstantinou, 1990
	5	Libye	1970	Tortonese, 1970
	6	Golfe de Gabès	1974	Ktari et Ktari, 1974
	7	Turquie	1974	Ktari et Ktari, 1974

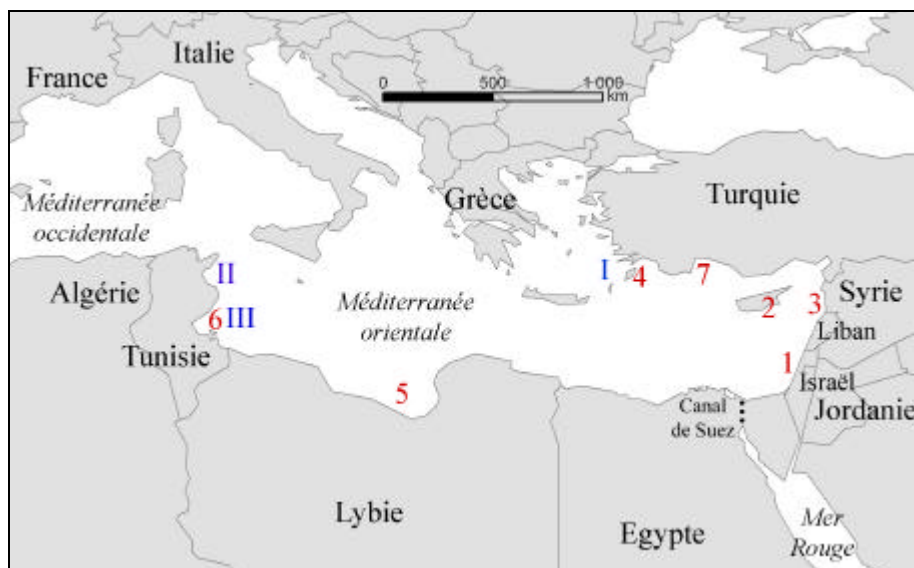


Figure VI.3.1. : Premières signalisations de *Siganus rivulatus* et *S. luridus* dans le bassin méditerranéen. Les numéros 1 à 7 et I à III correspondent aux signalisations rapportées en Méditerranée (Tableau VI.3.1.) respectivement pour *Siganus rivulatus* et *S. luridus*.

Nous avons essayé de réaliser une synthèse bibliographique sur la biologie de ces deux Siganiidae.

### VI.3.2. Description générale des cinq espèces de *Siganidae* présentes en Mer Rouge

Classe : Actinopterygii

Ordre : Perciformes

Famille : Siganiidae

Genre : *Siganus*

En Mer Rouge, le genre *Siganus* est représenté par cinq espèces : *S. rivulatus* (la plus abondante), *S. luridus*, *S. stellatus*, *S. oramin* et *S. argenteus* (Hashem, 1983 ; FishBase, 2003). Les espèces du genre *Siganus* possèdent des épines acérées et venimeuses (Woodland, 1990). Les éléments de description donnés ci dessous sont tirés de Fishbase (2003).

*Siganus argenteus* (Quoy et Gaimard, 1825) :Figure VI.3.2. : *Siganus argenteus* (Photo M. N. Trevor)

Distribution : indo-Pacifique : Mer Rouge, Côte est-africaine jusqu'aux îles Pitcairn

Habitat : Récif corallien, milieu rocheux

Éléments de détermination : Couleur bleue sur le dos, argentée sur le ventre ; présence de taches ; iris jaune argenté. Le poisson devient tacheté lorsqu'il est effrayé ou endormi. Epines fines et venimeuses. Angle préoperculaire de 85-95°. Présence d'écailles fines sur les joues, pas d'écaille au centre du thorax.

Longueur totale maximale : 40 cm

*Siganus stellatus* (Forsskål, 1775) :Figure VI.3.3. : *Siganus stellatus* (Photo J. E. Randall)

Distribution : Océan Indo-Pacifique : Mer Rouge, de la côte est-africaine à la Mer Andaman.

Habitat : Récif corallien

Éléments de détermination : Sous-espèce de l'océan indien : *S. laqueus* : couleur gris vert, présence de taches marrons sur la tête et le corps. Chez *S. stellatus* : fond de coloration jaunâtre. Bords membraneux sur les rayons de nageoire dorsaux et anaux. Contour de la nageoire caudale plus claire. Iris argenté, teinté marron ou vert, avec 10 points étalés régulièrement. Epines fortes et vigoureuses seulement chez les juvéniles. Angle préoperculaire de 92-103°. Grosses écailles recouvrant les joues. Thorax généralement écaillé, parfois absence d'écaille au niveau des nageoires pelviennes.

Longueur totale maximale : 40 cm



*Siganus oramin* ou *S. canaliculatus* (Park, 1797) :



Figure VI.3.4. : *Siganus oramin* (Photo J. E. Randall)

Distribution : Ouest Indo-Pacifique

Habitat : Herbiers de Phanérogames

Eléments de détermination : Corps gris argenté sur le dessus, argenté dessous, couleur vert olive sur la nuque et la surface supérieure de la tête. Lorsque le poisson est effrayé, il devient moucheté crème et noir. Habituellement, présence d'une tache juste au niveau du point de départ de la ligne latérale. Angle préoperculaire de 89-96°. Joux dépourvues d'écaille, parfois, présence possible en petit nombre. Partie médiane du thorax dépourvue d'écaille. Présence d'un bourrelet sur les contours de la narine antérieure avec un rabat s'étirant vers le rabat postérieur. Ce rabat raccourcit quand le poisson grandit.

Longueur totale maximale : 29 cm

*Siganus rivulatus* (Forsskål, 1775), le cordonnier marbré :



Figure VI.3.5. : *Siganus rivulatus* (Photo J. E. Randall)

Distribution : Océan Indien ouest, Mer Rouge, Mer Méditerranée.

Habitat : Récif corallien, milieux rocheux

Eléments de détermination : Partie supérieure du corps grise, verte ou brunâtre, argentée dessous. Iris argenté ou doré. Epines minces et venimeuses. Angle préoperculaire de 88-96°. Joux écaillées. Partie médiane du thorax, isthme et ligne médiane du ventre sans écaille. Lorsque le poisson est effrayé, il devient moucheté ou 6 lignes diagonales apparaissent sur le

côté. Extrémité du bourrelet de la narine antérieure atteignant au moins la moitié de la distance jusqu'à l'orifice de la narine postérieure.

Longueur totale maximale : 40 cm

*Siganus luridus* (Rüppell, 1829), le cordonnier sombre :



Figure VI.3.6. : *Siganus luridus* (Photo J. G. V. Hermosa)

Distribution : Océan Indien ouest : Mer Rouge, de la Côte est-africaine jusqu'aux îles de l'Océan Indien ouest, Mer Méditerranée.

Habitat : Récif corallien, milieux rocheux

Eléments de détermination : Variations régionales du pattern de coloration. Epines antérieures des nageoires médianes fusiformes et piquantes. Epines postérieures vigoureuses. Toutes sont venimeuses y compris celles de la nuque. Angle préoperculaire de 87-97°. La narine antérieure possède un long et large rabat couvrant la narine postérieure. Le recouvrement des écailles est variable sur les joues. Partie médiane du thorax dénuée d'écaille au niveau des pelviennes.

Longueur totale maximale : 30 cm

### **VI.3.3. Abondance de *Siganus rivulatus* et *S. luridus* dans la faune ichthyologique locale et pêche en Méditerranée**

Seules *S. rivulatus* et *S. luridus* ont réussi à passer en Méditerranée orientale et ont formé des populations importantes dans leur nouvel environnement.

L'adaptation de *S. rivulatus* a été assez rapide en Méditerranée. La population est devenue abondante au large de Rhodes 10 à 20 ans après sa première signalisation (Ktari et Ktari, 1974 ; Papaconstantinou, 1990). Sur la côte israélienne, *S. rivulatus* et *S. luridus* apportent une forte contribution à la biomasse et à l'abondance de la faune ichthyologique (Spanier *et al.*, 1989). En revanche, ces espèces restent encore rares en Tunisie (Bradai, 2000) alors que leurs premières signalisations datent du début des années 70.

Les espèces migrantes entrent en compétition avec les espèces autochtones méditerranéennes. Par exemple, sur les côtes libanaises, l'espèce herbivore *Boops boops* aurait régressé du fait

de la compétition avec *S. rivulatus* pour la même ressource trophique (Papaconstantinou, 1990). *Siganus luridus* a surpassé le premier migrant lessepsien *S. rivulatus* dans les îles Dodécanèse (Stergiou, 1988).

Les *Siganus* sont des poissons à forte valeur économique. *Siganus luridus* et *S. rivulatus* représentent 5 à 15 % de la pêcherie en Grèce et en Israël (Spanier *et al.*, 1989). *Siganus rivulatus* fait l'objet d'une pêche commerciale florissante en Libye et en Turquie (Ktari et Ktari, 1974 ; Zaitsev et Öztürk, 2001). En Egypte, *S. rivulatus* avait déjà une importance économique dans les années 60 (Aleem, 1969). Mouneimné (1978) rapporte qu'au Liban, les Siganidae représentent 0,53 % des débarquements totaux.

Bariche (2002) fait une revue des engins utilisés pour la pêche des Siganidae au Liban. La taille des individus capturés peut varier en fonction de l'engin utilisé : > 150 mm avec le trémail, entre 20 et 150 mm avec la senne de plage, entre 50 et 200 mm avec les lignes.

#### VI.3.4. Mobilité des espèces

*Siganus rivulatus* et *S. luridus* sont des poissons diurnes. Ils se reposent la nuit contre les bords verticaux des rochers ou dans les herbiers (Woodland, 1999).

En Mer Rouge, *S. rivulatus* vie sur les platiers et *S. luridus* sur les fronts des récifs coralliens, jusqu'à 5 m de profondeur (Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981).

Les adultes *S. rivulatus* forment d'importants bancs mobiles se déplaçant sur de grandes aires tandis que les *S. luridus* forment de petits groupes confinés sur une même zone pendant une longue période. Les juvéniles des deux espèces forment quant à eux des bancs de grande taille (Lundberg et Lipkin, 1979). La grande mobilité de *S. rivulatus* lui permet d'avoir accès à la végétation d'une zone plus large que *S. luridus*.

#### VI.3.5. Régime alimentaire

Les Siganidae sont herbivores. Le changement de flore d'une zone à l'autre entraîne un changement du régime alimentaire d'autant plus important que ces poissons ont une grande faculté d'adaptation trophique (Lundberg et Lipkin, 1979).

##### VI.3.5.1. En Mer Rouge

Dans le Nord de la Mer Rouge, *S. rivulatus* consomme des quantités égales d'algues rouges et brunes, alors que la part d'algues vertes ingérées est plus faible. Ce sont en tout 39 genres d'algues qui sont ingérés, dont les plus importants sont *Enteromorpha* spp., *Sphacelaria* spp., *Laurencia* spp. et *Hypnea* spp. (Lundberg et Lipkin, 1979). Notons que *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* est consommée par *S. rivulatus* en Mer Rouge (Lundberg, 1989 ; Lundberg et Golani, 1995).

*Siganus luridus* diffère de *S. rivulatus* par sa consommation très importante d'algues brunes (Lundberg et Lipkin, 1979). Ce sont en tout 27 genres ou items d'algues qui sont ingérés : *Lobophora variegata*, *Cystoseira myrica*, *Sargassum* spp. qui représentent plus de la moitié du contenu stomacal, *Ectocarpus* spp., *Hydroclathrus clathratus* et *Dictyota* spp. mais aussi *Sphacelaria* spp., *Padina* spp., *Enteromorpha* spp. et une phanérogame *Halophila stipulacea*.

Dans le Sud du Golfe d'Eilat, *Caulerpa webbiana* est consommée par les Siganiidae (Lundberg et Lipkin, 1979).

### VI.3.5.2. En Méditerranée

#### VI.3.5.2.1. En Israël

Lundberg (1980) a réalisé l'étude du régime alimentaire de *S. rivulatus* sur la côte méditerranéenne israélienne au niveau de Mikhmoret.

La majorité des algues présentes dans la végétation marine de Mikhmoret sont consommées par *S. rivulatus*. Cependant, ces poissons sont plus ou moins sélectifs et les algues ingérées peuvent être classées dans 3 catégories :

- Espèces évitées : ce sont les espèces rares dans les tubes digestifs des poissons alors qu'elles sont abondantes dans le milieu naturel
- Espèces recherchées : ce sont les espèces relativement rares dans la végétation mais présentes en grandes quantités dans les tubes digestifs des poissons.
- Espèces consommées selon leur disponibilité dans le milieu naturel.

Quatre taxons (*Jania rubens*, *Polysiphonia* spp., *Sphacelaria* spp. et *Ulva lactuca*) représentent en moyenne 49,6 % du contenu digestif (Tableau VI.3.2.).

Il existe une variabilité du régime alimentaire en fonction de la saison (Tableau VI.3.3.), la taille (Tableau VI.3.4.) et le sexe des poissons. Les petits *S. rivulatus* (< 130 mm) affectionnent les grandes macrophytes dures et branchues.

Tableau VI.3.2.: Abondances des algues dans le régime alimentaire de *Siganus rivulatus* à Mikhmoret (côte méditerranéenne israélienne). Les surfaces couvertes par ces algues *in situ* sur 3 types de substrats sont également mentionnées. Le type de sélection des espèces par les poissons est indiqué. (d'après Lundberg, 1980).

	Régime alimentaire	Abondances (%)			Sélection
		Surfaces couvertes <i>in situ</i> (%)			
		Plateformes	Murs	Fonds	
<i>Jania rubens</i>	11,3	18,6	19,7	29,6	
<i>Polysiphonia</i> spp.	13,4	2	2,1	5,9	recherchées
<i>Sphacelaria</i> spp.	12,7	0,5	0,8	2,6	recherchées
<i>Ulva lactuca</i>	12,2	19,5	2,1	1	recherchées
<i>Bryopsis</i> spp.	3,6	0,9	2,4	3,9	selon disponibilité
<i>Cladophora</i> spp.	4,4	2,2	2,1	2,3	selon disponibilité
<i>Ectocarpus</i> spp.	5,3	0,3	0,3	0,1	
<i>Enteromorpha</i> spp.	3,4	6,2	0,7	0,4	selon disponibilité
<i>Gelidiella tenuissima</i>	4,2	1,3	1,8	4,1	
<i>Halopteris scoparta</i>	3,6	0,3	2,3	3,5	
<i>Sparoglossum asperum</i>	4,0	0,4	2,7	1,3	
<i>Taonia atomaria</i>	3,0	< 0,1	0,2	0,3	
<i>Caulerpa</i> spp.	1,0	0,4	0,1	0,5	

Tableau VI.3.3. : Algues composant le régime alimentaire de *Siganus rivulatus* en fonction de la saison au Nord et au Sud de la côte méditerranéenne israélienne (d'après Lundberg, 1980 ; Lundberg et Lipkin, 1993).

	Mikhmoret (Sud)	Shiqmona (Nord)
Printemps	<i>Ulva lactuca</i>	<i>Cladophora</i> spp. <i>Enteromorpha</i> spp. <i>Cladophoropsis membranacea</i> algues rouges tendres
	<i>Sphacelaria</i> spp.	
	<i>Cladophora</i> spp.	
	<i>Taonia atomaria</i>	
	<i>Enteromorpha</i> spp.	<i>Corallina elongata</i>
	<i>Polysiphonia</i> spp. Consommation faible	<i>Jania rubens</i>
Été	<i>Spatoglossum</i> spp.	Pas de données
	<i>Polysiphonia</i> spp.	
	<i>Jania</i> spp.	
	<i>Sphacelaria</i> spp.	
	<i>Gelidiella</i> spp.	
	<i>Caulerpa</i> spp.	
	<i>Ectocarpus</i> spp.	
<i>Ulva</i> spp.		
Automne	<i>Polysiphonia</i> spp.	
	<i>Sphacelaria</i> spp.	
	<i>Jania</i> spp.	
Hiver	<i>Polysiphonia</i> spp.	
	<i>Sphacelaria</i> spp.	
	<i>Jania</i> spp.	
	<i>Bryopsis</i> spp.	
	<i>Ulva</i> spp.	

Tableau VI.3.4. : Variabilité du régime alimentaire en fonction de la taille chez *Siganus rivulatus* sur la côte méditerranéenne israélienne au niveau de Mikhmoret (d'après Lundberg et Lipkin, 1993). Les valeurs indiquent l'abondance des algues dans les tubes digestifs. Les classes de taille petits, moyens et grands sont définies comme suit : < 130 mm, 130 – 220 mm, > 220 mm.

Macrophytes consommées	Taille des individus <i>S. rivulatus</i>		
	petits	moyens	grands
<i>Spatoglossum</i> spp.	28	16	5
<i>Sargassum</i> spp.	8	1	1
<i>Polysiphonia</i> spp.	8	16	16
<i>Jania</i> spp.	6	16	25
<i>Cladophora</i> spp.	3	7	8
<i>Ulva</i> spp.	3	1	9

*Siganus rivulatus* est une espèce sélective mais dont l'alimentation est influencée par la disponibilité des taxons de macrophytes selon les saisons (Lundberg et Lipkin, 1993). Les poissons sélectionneraient prioritairement *Sphacelaria* spp., *Polysiphonia* spp., *Ulva* spp., *Jania* spp., *Halopteris* spp. et secondairement *Ectocarpus* spp., *Cladophora* spp., *Bryopsis* spp., *Cystoseira* spp., *Spatoglossum* spp. et *Taonia* spp. (Lundberg, 1980). Les algues rouges calcaires telles que *Jania rubens* ne seraient ingérer qu'accidentellement lorsque les poissons consomment les algues filamenteuses (*Polysiphonia* spp., *Sphacelaria* spp., *Cladophora* spp., *Ceranium* spp., etc). Par ailleurs, les phanérogames telles sur *Posidonia oceanica* peuvent être ingérées contrairement à *Cymodocea nodosa* ou *Halophila stipulacea* (Lundberg et Lipkin, 1979).

Lundberg (1980) a également étudié le régime alimentaire de *Siganus luridus*. *Gelidiella pannosa*, *Polysiphonia* spp. et *Sphacelaria* spp. composent 49 % des contenus digestifs (Tableau VI.3.5).

*Siganus luridus* recherche principalement *Halopteris* spp., *Padina* spp., *Sphacelaria* spp., *Polysiphonia* spp., *Ulva* spp., *Sargassum* spp. et secondairement *Cladophora* spp., *Dictyopteris* spp., *Dictyota* spp., *Gelidiella* spp., *Peysonnelia* spp. et *Posidonia oceanica* (Lundberg et Golani, 1995).

La plus faible richesse en ressources trophiques au sud de la côte méditerranéenne israélienne expliquerait que, contrairement à la région nord, les deux *Siganidae* ont des régimes alimentaires pratiquement identiques. Leurs régimes alimentaires dans la région nord sont similaires à ceux de leurs congénères de la Mer Rouge (Lundberg et Golani, 1993).

Tableau VI.3.5. : Régime alimentaire de *Siganus luridus* dans le nord (Shiqmona) et le Sud (Mikhmoret) de la côte méditerranéenne israélienne (d'après Lundberg et Golani, 1995).

Shiqmona (Nord)		Mikhmoret (Sud)			
Toutes saisons confondues	<i>Padina</i> spp.	Abondance dans les estomacs : 60%	<i>Gelidiella pannosa</i>	Abondance dans les estomacs : 49%	
	<i>Sargassum</i> spp.		<i>Polysiphonia</i> spp.		
	<i>Dictyota</i> spp.		<i>Sphacelaria</i> spp.		
	<i>Dilophus</i> spp.		espèces abondantes	<i>Peyssonellia squamaria</i>	espèces abondantes
	<i>Dictyopteris</i> spp.			<i>Halopteris scoparia</i>	
	<i>Taonia</i> spp.			<i>Ulva</i> spp.	
	<i>Spatoglossum</i> spp.		espèces communes	<i>Spatoglossum asperum</i>	Pas de données
	<i>Polysiphonia</i> spp.			<i>Colpomenia sinuosa</i>	
	<i>Sphacelaria</i> spp.			<i>Taonia atomaria</i>	
	<i>Ulva</i> spp.				
<i>Gelidiella pannosa</i>	espèce commune				
<i>Laurencia</i> spp.					
Printemps et Eté	<i>Sargassum</i> spp.	Algues sélectionnées	Pas de données		
	<i>Padina</i> spp.				
	<i>Ulva</i> spp.				
Algues rouges tendres					
	<i>Corallina elongata</i>	Algues évitées			
	<i>Jania rubens</i>				
Automne	<i>Sargassum</i> spp.	Algues sélectionnées			
	<i>Padina</i> spp.				
	<i>Sphacelaria</i> spp.				

### VI.3.5.2.2. En Grèce

Les régimes alimentaires des deux Siganidae sont identiques au printemps et en été mais changent en automne (Stergiou, 1988).

L'intensité de l'activité trophique (inversement proportionnelle au nombre d'estomacs vides) diminue pendant la période de reproduction estivale (Stergiou, 1988). Ainsi, les tubes digestifs présentent un indice de remplissage maximum au printemps mais minimum en été.

Le régime alimentaire de *S. luridus* diffère significativement en Mer Rouge et en Méditerranée. Cette différence pourrait être attribuée à la différence de disponibilité du phytobenthos entre les deux régions (Stergiou, 1988). Cette espèce semble adapter son régime alimentaire à la disponibilité de la flore dans son nouvel environnement. Le coefficient d'efficacité est voisin de 20% chez cet herbivore (20% de l'énergie ingérée est gardée par l'organisme). Cette caractéristique ajoutée à la nature non-sélective euryphage de *S. luridus*, pourrait expliquer l'abondance de cette espèce comparée à des poissons carnivores comme *Pagrus pagrus* ou *Phycis phycis* qui se nourrissent d'autres poissons ou de zoobenthos (Stergiou, 1988).

Tableau VI.3.6. : Régime alimentaire de *Siganus luridus* à Kastellorizo en Grèce (d'après Stergiou, 1988).

		% des tubes digestifs qui en contiennent
Toutes saisons confondues	<i>Dictyota</i> spp.	95,0
	<i>Cystoseira</i> spp.	72,0
	<i>Sphacelaria</i> spp.	68,0
	<i>Dictyopteris membranacea</i>	35,0
	<i>Rytiphlaea tinctoria</i>	35,0
	<i>Padina pavonica</i>	30,0
	<i>Kallymenia</i> spp.	23,1
	<i>Dilophus</i> spp.	15,0
	<i>Gelidium</i> spp.	13,0
	<i>Posidonia oceanica</i>	4,2
Printemps et Été	<i>Dictyota</i> spp.	Espèces abondantes
	<i>Cystoseira</i> spp.	
	<i>Sphacelaria</i> spp.	
Automne	<i>Gelidium</i> spp.	Espèces abondantes
	<i>Kuckuckia spinosa</i>	
	<i>Padina pavonica</i>	Espèces présentes
	<i>Dictyota</i> spp.	
	<i>Cystoseira</i> spp.	
<i>Sphacelaria</i> spp.		

## VI.3.5.2.3. A Chypre

Tableau VI.3.7. : Régime alimentaire de *Siganus rivulatus* à Chypre (d'après Lundberg *et al.*, 1999).

Toutes saisons confondues	<i>Cystoseira</i> spp.	Espèces abondantes
	<i>Polysiphonia</i> spp.	
	<i>Dilophus mediterraneus</i>	
	<i>Gelidium</i> spp.	
	<i>Halopteris filicina</i>	
	algues rouges filamenteuses	
	<i>Codium</i> spp.	Espèces présentes
	<i>Ulva</i> spp.	
	<i>Padina</i> spp.	
	<i>Sargassum</i> spp.	
<i>Jania</i> spp.		
<i>Rytiphlaea tinctoria</i>		
<i>Posidonia oceanica</i>		
Septembre	<i>Sargassum</i> spp.	Espèces abondantes
	<i>Padina</i> spp.	
	<i>Sphacelaria</i> spp.	



A Chypre, l'algue toxique *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea*, abondante *in situ*, a été trouvée en quantités importantes dans les estomacs de *S. luridus* (Hadjichristophorou *et al.*, 1997 ; Lundberg *et al.*, 1999; Tableau VI.3.8.).

Tableau VI.3.8. : Régime alimentaire de *Siganus luridus* à Chypre (d'après Lundberg *et al.*, 1999).

<i>Polysiphonia</i> spp.	
<i>Dilophus mediterraneus</i>	
<i>Sphaerococcus</i> spp.	
<i>Halopteris filicina</i>	
<i>Sphacelaria</i> spp.	espèces abondantes
<i>Padina</i> spp.	
<i>Anadyomene stellata</i>	
<i>Cladophora</i> spp.	
algues rouges filamenteuses	
<i>Ulva</i> spp.	
<i>Ectocarpus</i> spp.	
<i>Sargassum</i> spp.	espèces présentes
<i>Posidonia oceanica</i>	
<i>Caulerpa racemosa</i> var. <i>cylindracea</i>	

Chez *S. rivulatus* comme pour *S. luridus*, il est possible de trouver dans les tubes digestifs des diatomées, des hydrozoaires, des copépodes, des euphausiacaes, des polychètes et des gastéropodes mais également du sable (Karagiston *et al.*, 1986 ; Stergiou, 1988 ; Lundberg *et al.*, 1999). La consommation de ces taxons animaux serait en fait accidentelle, du fait de leur localisation sur les macrophytes en épibionte.

Les Siganidae du bassin levantin semblent donc adapter leur alimentation au nouvel environnement par rapport aux populations de la Mer Rouge (Lundberg 1981, 1989; Lundberg et Golani, 1995). Par ailleurs, leur sélectivité semble plus grande en Méditerranée sans doute en raison d'une plus grande diversité végétale.

Nous avons synthétisé dans le Tableau VI.3.9. le régime alimentaire des deux Siganidae rapporté en différentes localités.

Tableau VI.3.9. : Récapitulatif des principales macrophytes ingérées par *Siganus rivulatus* et *S. luridus* en Mer Rouge (Lundberg et Lipkin, 1979) et en Méditerranée : en Israël (Lundberg, 1980 ; Lundberg et Lipkin, 1993, Lundberg et Golani, 1995), en Grèce (Stergiou, 1988) et à Chypre (Lundberg *et al.*, 1999). Bien qu'elles ne soient pas majoritaires dans le régime alimentaire des Siganidae, les espèces du genre *Caulerpa* sont mentionnées lorsqu'elles sont consommées. Les noms des végétaux sont classés par ordre alphabétique, la nomenclature est celle adoptée par les différents auteurs.

	<i>Siganus rivulatus</i>			<i>Siganus luridus</i>				
	Mer Rouge	Israël Sud	Chypre	Mer Rouge	Israël Sud	Israël Nord	Grèce	Chypre
Algues rouges filamenteuses			X					X
<i>Anadyomene stellata</i>								X
<i>Bryopsis</i> spp.		X						
<i>Caulerpa racemosa</i> var. <i>cylindracea</i>	X							X
<i>Caulerpa serrulata</i>	X							
<i>Caulerpa</i> spp.		X						
<i>Caulerpa webbiana</i>	X			X				
<i>Cladophora</i> spp.		X						X
<i>Codium</i> spp.			X					
<i>Colpomenia sinuosa</i>					X			
<i>Cystoseira myrica</i>				X				
<i>Cystoseira</i> spp.			X				X	
<i>Dictyopteris membranacea</i>							X	
<i>Dictyopteris</i> spp.						X		
<i>Dictyota</i> spp.				X		X	X	
<i>Dilophus mediterraneus</i>			X					X
<i>Dilophus</i> spp.						X	X	
<i>Ectocarpus</i> spp.		X		X				X
<i>Enteromorpha</i> spp.	X	X		X				
<i>Gelidiella pannosa</i>					X	X		
<i>Gelidiella tenuissima</i>		X						
<i>Gelidium</i> spp.			X				X	
<i>Halopteris filicina</i>			X					X
<i>Halopteris scoparia</i>		X			X			
<i>Hydroclathrus clathratus</i>				X				
<i>Hypnea</i> spp.	X							
<i>Jania rubens</i>		X	X					
<i>Kallymenia</i> spp.							X	
<i>Laurencia</i> spp.	X					X		
<i>Lobophora variega</i>				X				
<i>Padina pavonica</i>							X	
<i>Padina</i> spp.			X	X		X		X
<i>Peyssonellia squamaria</i>					X			
<i>Polysiphonia</i> spp.		X	X		X	X		X
<i>Rytiphlaea tinctoria</i>			X				X	
<i>Sargassum</i> spp.			X	X		X		X
<i>Spatoglossum asperum</i>		X			X	X		
<i>Sphacelaria</i> spp.	X	X		X	X	X	X	X
<i>Sphaerococcus</i> spp.								X
<i>Taonia atomaria</i>		X			X	X		
<i>Ulva lactuca</i>		X						
<i>Ulva</i> spp.			X		X	X		X
<i>Halophila stipulacea</i>				X				
<i>Posidonia oceanica</i>			X				X	X

#### VI.3.5.2.4. Consommation des algues du genre *Caulerpa*

Les préférences alimentaires de *Siganus argenteus* en relation avec les défenses chimiques des algues tropicales ont été étudiées (Paul *et al.*, 1990). Les résultats montrent que tous les métabolites secondaires n'ont pas forcément d'effets répulsifs sur cette espèce. *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* qui produit d'importantes quantités de métabolites secondaires est consommée préférentiellement. *Caulerpa webbiana* est également consommée en quantité importante dans le nord de la Mer Rouge (Lundberg et Lipkin, 1979). Sachant qu'il existe des différences dans les préférences alimentaires des espèces de *Siganus*, nous ne pouvons dire si *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* de même que *Caulerpa taxifolia*- qui élabore les mêmes familles de toxines- représenteraient une nourriture pour les deux migrants lessepsiens *S. luridus* et *S. rivulatus*. Toutefois, notons que *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* dans le sud du Golfe d'Eilat (Lundberg et Golani, 1995) et *Caulerpa serrulata* (Forsskål) dans toute la Mer Rouge (Lundberg et Lipkin, 1979) sont consommées par *S. rivulatus*.

En Méditerranée à Chypre, Hadjichristophorou *et al.* (1997) et Lundberg *et al.* (1999) ont pu constater que *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea*- par ailleurs abondante *in situ*- était trouvée en quantité importante dans les estomacs de *S. luridus*.

#### VI.3.6. Reproduction

La maturité sexuelle semble être atteinte pour une taille supérieure à 130 mm, c'est à dire à la troisième année de vie du poisson (Hashem, 1983). La ponte des gamètes est supposée se produire entre 2 et 5 m de profondeur (Georges, 1972). Popper *et al.* (1979) rapporte que *S. rivulatus* pondraient tôt le matin et *S. luridus* en fin d'après midi. La présence d'un seul groupe d'ovocytes en maturation montre que les deux espèces de Siganidae pondent en une seule fois chaque année et sont donc monocycles (Amin, 1985a ; Hussein, 1986b ; Bariche, 2002). Les œufs sont sphériques, adhésifs, démersaux et contiennent plusieurs gouttelettes lipidiques.

En Mer Rouge et en Méditerranée, la reproduction des deux Siganidae durerait d'avril à août selon Popper et Gundermann (1975) et Lahnsteiner et Patzner (1999) et se prolongerait en septembre / novembre en Méditerranée selon Georges (1972), Mouneimné (1978) et Hussein (1986b). La saison de reproduction serait en fait écourtée dans le bassin levantin et serait limitée à la période où l'eau atteint 27°C. La ponte des *Siganus* spp. serait synchrone avec le cycle lunaire (Bariche, 2002). Le développement embryonnaire dure 30 h à 25 – 27°C. A l'éclosion, les larves mesurent entre 1,9 et 2,3 mm (Popper *et al.*, 1973 ; 1979).

### VI.3.6.1. Au Liban

Bariche (2002) et Bariche *et al.* (2003) ont observé que les tailles (longueur totale) des femelles *S. rivulatus* matures étaient comprises entre 126 et 252 mm et celles des mâles matures comprises entre 127 et 232 mm. Chez *S. luridus*, ces tailles variaient entre 135 et 238 mm pour les femelles matures et entre 125 et 226 mm pour les mâles matures. Bariche (2002) a pu observer un sex-ratio moyen (F : M) de 1 : 0,82 pendant les périodes mai / juin 1999 et 2000.

L'auteur a observé des fécondités absolues comprises entre 51 120 et 646 153 ovocytes mûrs pour *S. rivulatus* (n = 25) et 89 741 et 836 739 ovocytes mûrs pour *S. luridus* (n = 32). La taille moyenne des ovocytes en maturation est de 472 µm et 478 µm respectivement chez *S. rivulatus* et *S. luridus*.

Le rapport gonado-somatique (RGS) commence à augmenter en avril chez les deux espèces. La ponte des *S. rivulatus* commence en juin avec un RGS maximal de  $9,30 \pm 7,62$  (à une température de l'eau égale à 26,3°C en 1999 – 2000) et s'achève en juillet (à 28,3°C). Les femelles *S. luridus* pondent de mai (avec un RGS de  $5,81 \pm 5,77$ ) à juillet (correspondant à une température de l'eau comprise entre 23,8 et 28,3°C).

### VI.3.6.2. En Egypte

Le RGS des femelles *S. rivulatus* commence à augmenter au mois de mars et atteint un maximum en août. Ce RGS s'effondre d'octobre à février. La reproduction a lieu de juin à septembre (Hussein, 1986b)

### VI.3.6.3. En Mer Rouge (Jeddah)

Dans la totalité de la Mer Rouge, la reproduction s'étale de mars à septembre. Pendant cette période, la température de l'eau varie entre 25,3 et 30,9°C (Amin, 1985b).

*Siganus rivulatus* arrive à maturité sexuelle à l'âge de 3 ans (pour une longueur standard de 13 cm). La fécondité augmente avec la taille jusqu'à ce que le poisson atteigne 15 - 17 cm puis cette fécondité diminue. *Siganus rivulatus* produit un nombre très important d'œufs par individu (entre 40 000 et 300 000) (Hashem, 1983). Les gonades arrivent à maturité en février. L'expulsion des spermatozoïdes par les mâles matures commence en mars, elle concerne 90% des mâles matures en août, et se termine en novembre.

L'indice hépato-somatique (IHS) diminue d'août à septembre puis augmente d'octobre à décembre où il atteint un maximum. Un stockage de graisse est réalisé dans le foie en hiver avant la saison de ponte. Le rapport gonado-somatique (RGS) quant à lui, augmente de janvier à août. Ce RGS s'effondre en avril et en août, il garde un niveau minimum d'août à décembre

La maturité sexuelle est atteinte à l'âge de 4 - 5 ans (Amin, 1985 b). Le diamètre moyen des ovocytes matures est de 480  $\mu\text{m}$ . La synchronisation des émissions de spermatozoïdes et d'ovules est obtenue grâce à la sécrétion d'hormones sexuelles au début et à la fin de la période de ponte par les mâles.

### VI.3.7. Larve et Recrutement

La phase larvaire dure environ 20 jours chez *S. rivulatus*. Les larves, regroupées par milliers au sein de bancs (Popper *et al.*, 1979), évoluent près de la surface. Dans un premier temps, elles consomment du phyto- et du zooplancton (au bout de 3 jours), ensuite, les larves consomment les algues épiphytes vivant sur les feuilles des halophytes. Lorsqu'elles atteignent un poids de 2 – 3 g, elles effectuent une migration vers les eaux plus profondes (4 - 10 m) (Popper et Gunderman, 1975).

Bariche (2002) estime la durée de la phase larvaire pélagique de *S. rivulatus* et *S. luridus* à 30 – 45 jours sur les côtes libanaises. Cette durée est estimée à 3 – 4 semaines chez l'ensemble des Siganidae (May *et al.*, 1974 ; Popper *et al.*, 1979 ; Gundermann *et al.*, 1983).

Les zones de nurseries où recrutent les *Siganus* spp. peuvent être des flaques, des petites baies rocheuses ou sablonneuses ou des ports très peu profonds., Popper et Gundermann (1975) ont observé les recrues entre 3 et 6 m sur un herbier à *Halophila* spp. en Mer Rouge et sur du sable et des rochers et Méditerranée.

Les recrues *S. rivulatus* et *S. luridus* semblent préférer les habitats constitués de rochers (Bariche, 2002). Les recrues *S. rivulatus* fréquentent les habitats recouverts de gazons raz (essentiellement dans les ports) et de macrophytes érigées hautes mais également les herbiers de *Cymodocea nodosa* (Bariche, 2002).

Sur les côtes libanaises, les juvéniles *S. luridus* ont été essentiellement observés sur des fonds rocheux et dans des ports mais de façon peu abondante. La taille minimale des recrues *S. rivulatus* a été observée mi-juillet au Liban et était de 29,8 mm (n = 23). Bariche (2002) a estimé la densité des recrues *S. rivulatus* à 87 – 127 individus. 100 m<sup>-2</sup> dans des zones ouvertes, à 541 - 2233 individus. 100 m<sup>-2</sup> dans les zones portuaires et à 333 – 493 individus. 100 m<sup>-2</sup> dans des flaques. Les juvéniles *S. rivulatus* qui dominent à 99 % (numériquement) les recrues de poissons herbivores (comprenant *S. luridus*, *Sarpa salpa* et *Sparisoma cretense*) semblent affectionner les zones en mode calme. Le temps de résidence des recrues *S. rivulatus* dans les zones de nurseries est de 1 à 2 mois (Bariche, 2002).

### VI.3.8. Croissance

*Siganus rivulatus* et *S. luridus* auraient une longévité réduite, voisine de 6 ans en Méditerranée orientale d'après Mouneimné (1978), Hashem (1983) et Bariche (2002). En Turquie, Bilecenoglu et Kaya (2002) ont estimé l'âge de spécimens *S. rivulatus* à 8 ans.

En Mer Rouge, El-Gammal (1988) a trouvé chez *S. rivulatus* un âge maximal de 5 ans pour les femelles et de 4 ans pour les mâles.

Au Liban, Bariche (2002) a établi la relation Taille (longueur totale Lt) / Poids (W) :

- chez *S. rivulatus* :  $W = 1. 10^{-5} Lt^{3,0373}$
- chez *S. luridus* :  $W = 6. 10^{-6} Lt^{3,2032}$

En Turquie, Bilecenoglu et Kaya (2002) ont établi la relation Taille (longueur totale Lt) / Poids (W) chez *S. rivulatus* :

- pour les mâles :  $W = 0,0079 Lt^{3,135}$
- pour les femelles :  $W = 0,0064 Lt^{3,221}$

Les écailles de forme cycloïde sont minuscules et ne permettaient pas de déterminer l'âge du poisson selon Hashem (1983). Mais Hussein (1986a) a ultérieurement utilisé une méthode de sclérométrie (Tableau IV.3.10.). Seules les écailles de la partie postérieure du corps du poisson (au début de la nageoire caudale) portent toutes les marques annuelles de croissance (Tableau VI.3.10.). Tel n'est pas le cas des écailles de la partie antérieure et moyenne du corps du poisson sur lesquelles toutes les sclérites annuelles ne sont pas apparentes. La croissance du poisson est maximale durant sa première année de vie puis elle décroît au fil des années.

Bilecenoglu et Kaya (2002) ont également étudié la relation taille / âge chez *S. rivulatus* l'aide de la méthode de sclérométrie.

Tableau VI.3.10. : Relation entre l'âge et la taille chez *Siganus rivulatus* établie à partir d'une méthode de sclérométrie (d'après Hussein, 1986a).

Age du poisson	Nombre de sclérites annuelles maximum	Taille mesurée du poisson en cm	Taille théorique calculée en cm (selon Hussein, 1986 a)
1 an	1		8,9 à 11,7
2 ans	2	15 à 19	15,2 à 16,7
3 ans	3	20 à 23	19,3 à 20,8
4 ans	4	24 à 26	22,3 à 23,4
5 ans	5	27 à 28	25,5 à 25,9

Bariche (2002) a analysé les otolithes (sagittae) des deux Siganidae sur les côtes libanaises (Tableau VI.3.11.). L'auteur trouve une relation presque linéaire entre le poids des sagittae et l'âge des poissons mais la détermination de l'âge à partir de cette relation linéaire reste imprécise. Chez *S. rivulatus*, une zone opaque peut être observée sur les otolithes entre mai et janvier sur les côtes libanaises et une zone translucide entre février et avril. Ces deux zones correspondent respectivement à une période de croissance rapide durant 9 mois et à une période de croissance lente, lorsque la température de l'eau de mer avoisine son minimum de 17°C. Chez *S. luridus*, aucune alternance saisonnière de zone n'a pu être constatée (Bariche, 2002).

Tableau VI.3.11 : Classes de tailles (longueur totale Lt) et de poids correspondant à l'âge déterminé par l'étude des otolithes (sagittae) chez *Siganus rivulatus* et *S. luridus* (Bariche, 2002).

Ages (années)	<i>Siganus rivulatus</i>		<i>Siganus luridus</i>	
	Lt (mm)	Poids (g)	Lt (mm)	Poids (g)
0+	25 – 72	0,16 – 4,50	80,9 – 114	8,36 – 22,6
1+	68 – 109	3,35 – 19,00	113 – 133	23,3 – 38,64
2+	107 – 176	15,20 – 77,15	137 – 179	39,2 – 123,3
3+	178 – 219	62,10 – 137,56	165 – 212	63,68 – 167,40
4+	218 – 232	144,00 – 166,20	196 – 230	124,22 – 258,04
5+	238 – 253	160,04 – 222,96	230 – 238	217,66 – 271,16
6+	254 – 267	207,50 – 222,40	239 – 245	241,5 – 287,71

### VI.3.9. Parasitologie et infections

*Siganus luridus* et *S. rivulatus* sont parasités respectivement par *Pseudohaliotrematodides polymorphus eilaticus* et *P. polymorphus suezicus* (monogènes, Monopisthocotylea) (Ktari et Ktari, 1974). Les individus capturés sur les côtes tunisiennes portaient ces mêmes monogènes au niveau des branchies. Ces parasites sont spécifiques des Siganidae et ont également été signalés chez ces espèces en Mer Rouge (Ktari et Ktari, 1974).

Dans la région de la Mer Rouge, les adultes de *S. argenteus*, *S. rivulatus* et *S. luridus* fréquentent les récifs coralliens alors que leurs juvéniles vivent sur les fonds sableux peu profonds ou mènent une vie pélagique (Diamant, 1989). Ces espèces sont parasitées au niveau de leur tube digestif par un helminthe *Sclerocollum rubrimaris* spécifique des hôtes herbivores. L'infestation est très forte chez *S. rivulatus*, modérée chez *S. argenteus* et très faible chez *S. luridus*. L'abondance des vers parasites augmente avec la taille chez *S. rivulatus* alors que chez *S. argenteus*, l'abondance des parasites est maximale au sein des petites classes de taille. En broutant les végétaux, les poissons ingèrent des invertébrés eux même porteurs des stades dispersifs de *Sclerocollum rubrimaris*. Les *Siganus* juvéniles semblent épargnés par cette infestation par le fait qu'ils se nourrissent de plancton et non encore d'algues benthiques. La période d'infestation maximale par les juvéniles s'étale de février à juillet (c'est à cette période que l'activité trophique des *Siganus* spp. est maximale et que les juvéniles gagnent l'habitat des adultes : le récif), elle s'effondre d'août à novembre et garde un niveau de base non nul jusqu'en janvier. Il semble exister une localisation préférentielle de ces acanthocéphales dans la partie antérieure de l'intestin. Toutefois, la présence de parasites chez un individu ne semble pas causer de changement pathologique (la relation taille / poids reste constante, même en cas d'infestation intensive) car l'acanthocéphale s'accroche dans la muqueuse superficielle de la paroi intestinale où les processus de régénération de l'épithélium sont importants.

Un vers hématophage *Allobivagina* spp. peut être à l'origine d'une anémie chez *S. luridus* en Mer Rouge mais également en Méditerranée (Paperna *et al.*, 1984).

Les *S. rivulatus* sont susceptibles d'être infectés par une bactérie *Mycobacterium marinum* (Diamant *et al.*, 2000). L'intensité de cette infection semble augmenter avec l'âge du poisson. Une forte prévalence a été décelée chez *S. rivulatus* élevés en cage dans le Golfe d'Eilat. Cette bactérie se propage aisément des cages d'élevage vers le milieu naturel et se transmet donc aux poissons environnants. Une autre espèce de bactérie *Pseudomonas putrefaciens* est susceptible d'infecter des *S. rivulatus* élevés en cage, mais celle-ci ne semble pas virulente et sa dispersion dans le milieu naturel semble faible (Saeed *et al.*, 1987).

#### VI.3.10. Aquaculture

La biologie de ces espèces se prête bien à l'aquaculture qui a été pratiquée en Mer Rouge (Hashem, 1983). Des expériences d'élevage en cage ont été réalisées par Lichatowich *et al.* (1984) et Pitt *et al.* (1977) dans le Golfe d'Aqaba. Elles ont montré que la croissance de juvéniles de *S. rivulatus* était un succès quelle que soit la densité des individus dans les cages et que le type de culture soit mono ou polyspécifique (présence de *Crenibus crenibus*). Un individu *S. rivulatus* pèse 200 à 300 mg après 9 mois d'élevage en cage (Amin et Hussein, 1985). Par contre, *S. luridus* montrait une forte mortalité liée à une maladie non déterminée (Pitt *et al.*, 1977). En effet, la forte densité de poissons qui existe au sein des cages d'élevage favorise le développement de vers parasites et d'infections bactériennes (voir le chapitre VI.3.9.).

#### VI.3.11. Bioaccumulation

Des métaux lourds tels que le cadmium et le plomb peuvent être trouvés en quantité importante dans les tissus de *S. rivulatus* (Tayel et Shriadah, 1996).

#### VI.3.12. Références

- Aleem A., 1969. Marine resources of the United Arab Republic. Studies and review. *General Fisheries Council for the Mediterranean (FAO)*, 43: 22 p.
- Amin E. M., 1985a. Reproductive cycle of male *Siganus rivulatus* Forsk. with indication to gonosomatic and hepatosomatic indices. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 11: 149 – 164.
- Amin E. M., 1985b. Seasonal developmental changes in the ovaries of *Siganus rivulatus* from the red sea. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 11: 131 – 147.
- Amin E. M., Hussein K. A., 1985. Identification of family *Siganidae* in the Red Sea. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 11: 173 – 182.
- Bariche M., 2002. *Biologie et Ecologie de deux espèces lessepsiennes (Siganus rivulatus et Siganus luridus, Téléostéens Siganidae) sur les côtes du Liban*. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II. 223 p.



- Bariche M., Harmelin-Vivien M., Quignard J. P., 2003. Reproductive cycles and spawning periods of two Lessepsian siganid fishes on the Lebanese coast. *Journal of Fish Biology*, 62: 129 – 142.
- Ben-Tuvia A., 1964. Two siganid fishes of the Red Sea origin in the eastern Mediterranean. *Bulletin of the Sea Fisheries Research Station*, 37: 3 – 9.
- Bilecenoglu M., Kaya M., 2002. Growth of marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskål, 1775 (Teleostei: Siganidae) introduced to Antalya Bay, eastern Mediterranean Sea (Turkey). *Fisheries Research*, 54: 279 – 285.
- Bouchon-Navaro Y., Harmelin-Vivien M. L., 1981. Quantitative distribution of herbivorous reef fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Marine Biology*, 63 : 79 – 86.
- Bradai M. N., 2000. *Diversité du peuplement ichtyologique et contribution à la connaissance des Sparidés du Golfe de Gabès*. Thèse de la Faculté des Sciences de Sfax. 600 p.
- Chevaldonné P., 1990. Ciguatera and the saupe, *Sarpa salpa* (L.) in the Mediterranean: a possible misinterpretation. *Journal of Fish Biology*, 37: 503 – 504.
- Diamant A., 1989. Ecology of the acanthocephalan *Sclerocollum rubrimaris* Schmidt and Paperna, 1978 (Rhadinorhynchidae: Gorgorhynchinae) from wild populations of rabbitfish (genus *Siganus*) in the northern Red Sea. *Journal of Fish Biology*, 34: 387 – 397.
- Diamant A., Banet A., Ucko M., Colorni A., Knibb W., Kvitt H., 2000. Mycobacteriosis in wild rabbitfish *Siganus rivulatus* associated with cage farming in Gulf of Eilat, Red Sea. *Diseases of aquatic Organisms*, 39: 211-219.
- El-Gammal, 1988. Age, growth and mortality of the rabbit fish *Siganus rivulatus* (Forsk., 1775) from the Red Sea. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 14 (1): 13 – 21.
- FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 12 Novembre 2003. Froese R., Pauly D. (eds).
- Francour P., Boudouresque C. F., Harmelin J. G., Harmelin-Vivien M. L., Quignard J. P., 1994. Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin*, 28 (9): 523 – 526.
- Georges C. J., 1972. Notes on the breeding and movements of the rabbitfishes *Siganus rivulatus* (Forsskål) and *S. luridus* (Rüppell), in the coastal waters of the Lebanon. *Annali del Museo civico di Storia naturale de Genova*, 79: 32 – 44.
- Golani D., 1998. Impact of Red Sea fish migrants through the Suez Canal on the aquatic environment of the eastern Mediterranean. *Bulletin of Yale School of the Forest and environmental Studies*, 103: 375 – 387.
- Golani D., Orsi-Relini L., Massutí E., Quignard J. P., 2002. *CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean*. Vol. 1. Fishes (F. Briand, Ed). CIESM Publishers, Monaco. 256 p.
- Gruvel A., 1932. Les Etats de Syrie. *Richesses marines et fluviales. Exploitation actuelle et avenir. Bibliothèque de la Faune des Colonies Françaises*. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales publ., Paris, 453 p.
- Gundermann N., Popper D. M., Lichatowich T., 1983. Biology and life cycle of *Siganus vermiculatus* (Siganidae, Pisces). *Pacific Science*, 37 (2): 165 – 180.
- Hadjichristophorou M., Argyrou M., Demetropoulos A., Bianchi T. S., 1997. A species list of the sublittoral soft-bottom macrobenthos of Cyprus. *Acta Adriatica*, 38: 3 – 32.
- Hashem M. T., 1983. Biological studies on *Siganus rivulatus* (Forsk.) in the Red Sea. *Journal of the Faculty of Marine Science*, 3: 119 – 127.

- Hussein K. A., 1986a. The use of minute embedded scales for age determination of the Mediterranean Sea Siganid: *Siganus rivulatus* Forsskål. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 12: 187 – 198.
- Hussein K. A., 1986b. Timing of spawning and fecundity of mediterranean *Siganus rivulatus* Forsskål. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 12: 175 – 186.
- Karagitson E., Stergiou K., Papaconstantinou C., 1986. Preliminary study on the diet of *Pagrus pagrus*, *Phycis phycis* and *Siganus rivulatus* in the Kastellorizo waters, Eastern Mediterranean Greece. *FAO Fisheries report*, 361: 125 – 131.
- Ktari F., Ktari M. H., 1974. Présence dans le Golfe de Gabès de *Siganus luridus* (Rüppel, 1829) et de *Siganus rivulatus* (Forsskål, 1775) (poissons, Siganidés) parasités par *Pseudohaliotrematodides polymorphus*. *Bulletin de l'Institut national scientifique et technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô*, 3 : 1-4.
- Ktari-Chakroun F., Bouhlal M., 1971. Capture de *Siganus luridus* (Rüppel) dans le Golfe de Tunis. *Bulletin de l'Institut national scientifique et technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô*, 2 : 49 – 52.
- Lahnsteiner F., Patzner R. A., 1999. Characterization of spermatozoa and eggs of the rabbitfish. *Journal of Fish Biology*, 55: 820 – 835.
- Langar H., Djellouli A., Ben Mustapha K. et El Abed A., 2000. Première signalisation de *Caulerpa taxifolia* en Tunisie. *Bulletin de l'Institut national scientifique et technique de la Mer*, 27 (1) : 1 - 8.
- Langar H., Djellouli A., Sellem F., El-Abed A., 2002. Extension of two *Caulerpa* species along the Tunisian coast. *Journal of coastal Conservation*, 8: 163 – 167.
- Lichatowich T., Al-Thobaity S., Arada M., 1984. Growth of *Siganus rivulatus* reared in sea cages in the Red Sea. *Aquaculture*, 40: 273 – 275.
- Lundberg B., 1980. *Selectivity of food algae by the herbivorous fish Siganus rivulatus in the marine vegetation at Mikhmoret (the Mediterranean coast of Israël)*. Thèse Hebrew University. 176 p.
- Lundberg B., 1981. A preliminary study of the algal food selectivity by the rabbitfish *Siganus rivulatus* in the Gulf of Eilat and at the Mediterranean coast of Israel. In: *Developments in arid zone ecology and environmental quality*, Balaban ISS., Philadelphia. Shuval H. (ed.). pp 157 – 166.
- Lundberg B., 1989. Food habits of *Siganus rivulatus*, a lessepsian migrant, as adapted to algal resources at the coast of Israel. In: *Environmental quality and ecosystem stability*. Spanier E., Steinberger Y. et Luria M. (eds)., Vol 4 (B). Environmental Quality, ISSEQS Publ., Jerusalem. pp 113 – 124.
- Lundberg B., Golani D., 1993. Algal diet of *Siganus luridus*, a lessepsian migrant, as adapted to algal resources at the Mediterranean coast of Israël-a preliminary study. *Israel Journal of Zoology*, 39: 69.
- Lundberg B., Golani, D., 1995. Diet adaptations of lessepsian migrant rabbitfishes, *Siganus luridus* and *S. rivulatus*, to the Algal Resources of the Mediterranean Coast of Israel. *Marine Ecology*, 16 (1): 73-89.
- Lundberg B., Lipkin Y., 1979. Natural food of Herbivorous Rabbitfish (*Siganus* spp.) in Northern Red Sea. *Botanica Marina*, 22: 173 – 181.
- Lundberg B., Lipkin Y., 1993. Seasonal, grazing site and fish size effects on patterns of algal consumption by the herbivorous fish, *Siganus rivulatus*, at Mikhmoret (Mediterranean, Israel). *Water Science and Technology*, 27 (7): 413 – 419.
- Lundberg B., Payiatis G., Argyrou M., 1999. Notes on the diet of the lessepsian migrant herbivorous fishes, *Siganus luridus* et *S. rivulatus* , in Cyprus. *Israel Journal of Zoology*, 45: 127 – 134.
- May R. C., Popper D., Mc Vey P., 1974. Rearing and larval development of *Siganus canaliculatus* (Park) (Pisces: Siganidae). *Micronesia*, 10 (2): 285 – 298.

- Mouneimné N., 1978. *Poissons des côtes du Liban (Méditerranée orientale), biologie et pêche*. Thèse de l'Université Paris VI. 490 p.
- Papaconstantinou C., 1990. The spreading of lessepsian fish migrants into the Aegean Sea (Greece). *Scientia Marina*, 54 (4): 313 – 316.
- Paperna I., Diamant A., Overstreet R. M., 1984. Monogenean infestations and mortality in wild and cultured Red Sea Fish. *Helgoländer Meeresunters*, 37: 445 – 462.
- Paul V. J., Nelson S. G., Sanger H. R., 1990. Feeding preferences of adult and juvenile rabbitfish *Siganus argenteus* in relation to chemical defenses of tropical seaweeds. *Marine Ecology Progress Series*, 60 : 23 – 34.
- Pitt R., Tsur O., Gordin H., 1977. Cage culture of *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 11: 285 – 296.
- Popper D. Gordin H., Kissil G. W., 1973. Fertilization and hatching of rabbitfish *Siganus rivulatus*. *Aquaculture*, 2: 37 – 44.
- Popper D., Gundermann N., 1975. Some ecological and behavioural aspects of Siganid populations in the Red Sea and Mediterranean coasts of Israel in relation of their suitability for aquaculture. *Aquaculture*, 6: 127 – 141.
- Popper D., Pitt R., Zohar Y., 1979. Experiments on the propagation of the Red Sea siganids and some notes on their reproduction in nature. *Aquaculture*, 16: 177 – 181.
- Por F. D., 1978. Lessepsian Migration. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez canal. *Ecological Studies* 23. Springer Verlag publ., Berlin. 228 p.
- Saeed M. O., Alamoudi M. M., Al-Harbi A. H., 1987. A *Pseudomonas* associated with disease in cultured rabbitfish *Siganus rivulatus* in the Red Sea. *Diseases of aquatic Organisms*, 3 : 177-180.
- Spanier E., Pisanty S., Tom M., Almog-Shtayer G., 1989. The fish assemblage on a coralligenous shallow shelf off the Mediterranean coast of the northern Israel. *Journal of Fish Biology*, 35: 641 – 649.
- Steinitz W., 1927. Beitrage zur Kenntnis der Küstenfauna Palästinas. I. *Pubblicazioni della Stazione zoologica di Napoli*, 8 (3 – 4): 311 – 353.
- Stergiou K. I., 1988. Feeding habits of the lessepsian migrant *Siganus luridus* in the eastern Mediterranean, its new environment. *Journal of Fish Biology*, 33: 531 – 543.
- Tayel F. T. R., Shriadah M. M. A., 1996. Fe, Cu, Mn, Pb, and Cd in some fish species from western harbour of Alexandria, Egypt. *Bulletin of the national Institute of Oceanography and Fisheries ARE*, 22: 85 – 96.
- Tortonese E., 1970. On the occurrence of *Siganus* (Pisces) along the coast of North-Africa. *Doriana*, 4 (191): 1 – 12.
- Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389 – 395.
- Woodland D. J., 1990. Revision of the fish family Siganidae with descriptions of two new species and comments on distribution and biology. *Indo-Pacific Fish*, 19: 136 p.
- Woodland D. J., 1999. An examination of the effect of ecological factors, especially competitive exclusion, on the distributions of species of an inshore, tropical, marine family of Indo-Pacific fishes (Siganidae). In: *Proceedings of the 5<sup>th</sup> Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 1997*. Société Française d'Ichtyologie publ., Paris. Séret B. et Sire J. Y. (eds). pp 553 – 562.
- Zaitsev Y., Öztürk B., 2001. *Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas*. Turkish Marine Research Foundation publ., Istanbul, Turkey. pp 44 – 47.



## **VII. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- Alcorn<sup>1</sup> S. W., Pascho R. J., Murray A. L., Shearer K. D., 2003. Effects of ration level on immune functions in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Aquaculture*, 217: 529 – 545.
- Amade P., Joncheray L., Loru F., Pesando D., 2001. Caulerpenyne behaviour in seawater: by-product investigations. *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G., Verlaque M. (eds.), GIS Posidonie publ. : 158 – 167.
- Amade P., Lemée R., Pesando D., Valis R., Meinesz A., 1996. Variations de la production de caulerpénine dans *Caulerpa taxifolia* de Méditerranée. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 223 – 231.
- Amade P., Valls R., Bouaicha N., Lemée R., Artaud J., 1994. Méthodes de dosages de la caulerpénine produite par *Caulerpa taxifolia*. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A & Gravez V. édit., GIS Posidonie publ. : 163 – 167.
- Anderson O., 1984. Optimal foraging by largemouth bass in structured environments. *Ecology*, 65: 851 – 861.
- Arcuelo M., Pipitone C., Riggio S., 1989. Aspetti del regime alimentare di *Mullus surmuletus* L. (Pisces, Mullidae) nel golfo di Palermo. *Oebalia*, 15 : 67 – 77.
- Arias A., 1980. Crecimiento, régimen alimentario y reproducción de la dorada (*Sparus aurata* L.) y del robalo (*Dicentrarchus labrax* L.) en los esteros de Cadiz. *Investigaciones Pesqueras*, 44 : 59 – 83.
- Arigoni S., 2002. *Le peuplement de poissons d'une zone colonisée par Caulerpa taxifolia en Méditerranée nord-occidentale : adaptations phénotypiques de certains Labridés et répartition génétique des populations de Symphodus ocellatus (Poisson: Labridés)*. Thèse de l'Université de Genève. 143 p.
- Arigoni S., Francour P., Harmelin-Vivien M., Zaninetti L., 2002. Adaptive colouration of the Mediterranean labrid fishes to the new habitat provided by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*. *Journal of Fish Biology*, 60: 1486 – 1497.
- Arndt S. K. A., Benfey T. J., Cunjak R. A., 1996. Effect of temporary reductions in feeding on protein synthesis and energy storage of juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 49 : 257 – 276.
- Atema J., Kingsford M. J., Gerlach G., 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 241: 151 – 160.
- Barnabe G., Barnabe-Quet R., 1997. Interfaces, substrats, récifs, DCP. *Ecologie et Aménagement des eaux côtières*. Techniques et Documentation Lavoisier publ. : 295 – 337.
- Bartfai E., Vicente N., 1996. Effets d'une alimentation à base de *Caulerpa taxifolia* sur l'hystophysologie de l'appareil digestif de *Liza aurata* (Risso, 1810): poisson téléostéen de Méditerranée. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 329 – 335.
- Bartoli P., Boudouresque C. F., 1997. Transmission failure of parasites (Digenea) in sites colonized by the recently introduced invasive alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series*, 154: 253 – 260.
- Bartoli P., Boudouresque C. F., 1998. Dysfonctionnement de la transmission des parasites (Digènes) dans les sites colonisés par *Caulerpa taxifolia*. *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Gravez, V., Meinesz, A. & Palluy, F. (eds), GIS Posidonie publ. : 161 – 174.
- Bauchot M. L., Hureau J. C., 1986. Sparidae. In : Whitehead P. J. P., Bauchot M. L., Hureau J. C., Nielsen J., Tortonese E. (eds). *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris, 883 – 907.

---

<sup>1</sup> Les références bibliographiques sont classées : en 1<sup>er</sup> par ordre alphabétique du premier auteur, en 2<sup>nd</sup> par ordre alphabétique des coauteurs, en 3<sup>ème</sup> par ordre chronologique.

- Bell J. D., 1983. Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the north-western Mediterranean sea. *Journal of applied Ecology*, 20: 357 – 369
- Bell J. D., Harmelin-Vivien M., 1982. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 1. Community structure. *Tethys*, 10 (4): 337 – 347.
- Bell J. D., Harmelin-Vivien M., 1983. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys*, 11: 1 – 14.
- Bell J. D., Westoby M., Steffe A. S., 1987. Fish larvae settling in seagrass: do they discriminate between beds of different leaf density? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 111: 133 – 144.
- Bell J. G., Castell J. D., Tocher D. R., Mac Donald F. M., Sargent J. R., 1995. Effects of different dietary arachidonic acid : docosahexaenoic acid ratios on phospholipid fatty acid compositions and prostaglandin production in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 14: 139 – 151.
- Bell M. G., Batty R. S., Dick J. R., Fretwell K., Navarro J. C., Sargent J. R., 1995. Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs vision at low-light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.). *Lipids*, 30 (5) : 443 – 449.
- Bellan-Santini D., 1995. Faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia*. Données préliminaires pour les côtes de Provence (Méditerranée nord- occidentale). *Biologia Marina Mediterranea*, 2 (2): 635 – 643.
- Bellan-Santini D., Arnaud P. M., Bellan G., Verlaque M., 1994. Résultats préliminaires sur la faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia* des côtes de Provence (Méditerranée nord- occidentale). *First international Workshop on Caulerpa taxifolia*, Boudouresque, C. F., Meinesz, A. & Gravez, V., GIS Posidonie publ. : 365 – 369.
- Bellan-Santini D., Arnaud P. M., Bellan G., 1996. Affinités entre peuplements méditerranéens benthiques avec et sans *Caulerpa taxifolia*. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 387 – 390.
- Belsher T., Meinesz A., 1995. Deep-water dispersal of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *Aquatic Botany*, 51: 163 – 169.
- Black D., Love R. M., 1986. The sequential mobilisation and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *Journal of comparative Physiology B- Biochemical Systemic and environmental*, 156: 469 – 479.
- Bodiou J. Y., 1998. Harpacticoid copepods as food for young marine fishes. *Mémoire de l'Institut océanographique P. Ricard*, 109 – 115.
- Bodiou J. Y., Villiers L., 1979. La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Téléostéen, Gobiidae). *Vie Milieu*, 28 – 29 (1) : 143 – 156.
- Bolger T., Connolly P. L., 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*, 34: 171 – 182.
- Bonnal L., Sandeaux R., Sandeaux J., Gavach C., Uchimura M., Baccou J. C., Combes J. F., Gravez V., Palluy F., 2001. Destruction of *Caulerpa taxifolia* by copper diffusion from textile covers, study of copper toxicity and results in situ. *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G. & Verlaque M. éd.s., GIS Posidonies publ.: 281 – 288.
- Bortone S. A., Samoilys M. A., Francour P., 2000. Fish and macroinvertebrate evaluation methods. *Artificial Reef Evaluation with application to natural marine habitats*. Seaman W. Jr. Ed. CRC Press publ.: 127 – 164.
- Bouchereau J. L., Tomasini J. A., Fernez J. L., Miniconi R., 1989. Inventaire ichtyologique et évaluation quantitative de quelques espèces cibles de Labridés, Serranidés et Sparidés des îles Lavezzi. *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et Réserves naturelles de Corse*, 24 : 1 – 34.

- Bouchereau J. L., Tomasini J. A., Russ C., Jouvenel J. Y., 1992. Etude quantitative de quelques espèces de Labridés, Serranidés et Sparidés des îles Lavezzi (octobre 1989 et 1990 – mai 1991) et comparaisons saisonnières. *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et Réserves naturelles de Corse*, 39 : 29 – 57.
- Boudouresque C. F., Lemée R., Mari X., Meinesz A., 1996. The invasive alga *Caulerpa taxifolia* is not a suitable diet for the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquatic Botany*, 53: 245 – 250.
- Boudouresque C. F., Verlaque M., 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 32 – 38.
- Bougis P., 1948. *Sur la croissance différente des deux rougets de la Méditerranée (Mullus barbatus L. et M. surmuletus)*. Thèse de l'Université Pierre et Marie Curie. 174 p.
- Bradford M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248 – 254.
- Brunelli M., Mozzachiodi R., Scuri R. Zaccardi M. L., 2001. Effects of caulerpenyne on the nervous system of the leech *Hirudo medicinalis*: electrophysiological and neuroethological results. *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G. & Verlaque M. édés., GIS Posidonies publ.: 150 – 157.
- Bryden C. A., Heath D. D., 2000. Heritability of fluctuating asymmetry for multiple traits in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 2186 – 2192.
- Bussotti S., Guidetti P., 1996. Preliminary data on the fish fauna associated to a *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. and *Zostera noltii* Hornem. mixed meadow in the gulf of Olbia (Sardinia-Thyrrhenian sea), *Mésogée*, 55: 9 – 14.
- Ceccherelli G., Cinelli F., 1998. Habitat effect on spatio-temporal variability in size and density of the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series*, 163: 289 – 294.
- Ceccherelli G., Cinelli F., 1999. The role of the vegetative fragmentation in dispersal of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 182: 299 – 303.
- Ceccherelli G., Piazzini L., Cinelli F., 2001. The role of vegetative fragments in the recruitment process of *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G. & Verlaque M. édés., GIS Posidonies publ., Fr: 111 – 117.
- Chambers P. A., 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. *In situ* observations. *Journal of Ecology*, 75: 621 – 628.
- Chambers P. A., Kalff J., 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. *In situ* experiments. *Journal of Ecology*, 75: 611 – 620.
- Charbonnel E., 1990. Les peuplements ichthyologiques des récifs artificiels dans le département des Alpes-Maritimes (France). *Bulletin de la Société zoologique française*, 115 (1) : 123 – 136.
- Chapin F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack M. C., Díaz S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405 : 234 – 242.
- Charrin J. P., Emery E., Gravez V., 2001. Procédé d'éradication de *Caulerpa taxifolia* par diffusion d'algicide au contact de l'algue: développements, évaluations et perspectives. *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G. & Verlaque M. édés., GIS Posidonies publ. : 289 – 294.
- Chick J. H., McIvor C. C., 1997. Habitat selection by three littoral zone fishes: effects of predation pressure, plant density, and macrophyte type. *Ecology of freshwater Fishes*, 6: 27 – 37.

- Cimino G., Crispino A., Di Marzo V., Gavagnin M., Ros J. D., 1990. Oxytoxins, bioactive molecules produced by the marine opisthobranch mollusc *Oxynoe olivacea* from a diet –derived precursor. *Experimentia*, 46 : 767 – 770.
- Coquillard P., Thibaut T., Hill D. R. C., Gueugnot J., Mazel C., Coquillard Y., 2000. Simulation of the mollusc *Ascoglossa Elysia subornata* population dynamics: application to the potential biocontrol of *Caulerpa taxifolia* growth in the Mediterranean Sea. *Ecological Modelling*, 135: 1 – 16.
- Cooks W. L., Streams W. E., 1984. Fish predation on Notonecta (Hemiptera) : relationship between prey risk and habitat utilization. *Oecologia*, 64: 177 – 183.
- Costopoulos C. G., Fonds M., 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to condition factor. *Netherlands Journal of Sea Research*, 24: 45 – 55.
- Coull B. C., Wells J. B. J., 1983. Refuges from a fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology*, 64: 1599 – 1609.
- Crowder L. B., Cooper W. E., 1979. Structural complexity and fish-prey interactions in ponds : a point of view. In : D.L. Johnson and R.A Stein (ed.), *Response of fish to habitat structure in standing water*. Special publication number 6. North Central Division, American Fisheries Society, Bethesda. pp 2 – 10.
- Crowder L. B., Cooper W. E., 1982. Habitat structure complexity and the interactions between bluegills and their prey. *Ecology*, 63 : 1802 – 1813.
- Culioli J. M., 1995. La pêche professionnelle dans le réserve naturelle des îles Lavezzi (Corse). Effort de productions (Août 1992 – Juillet 1993). *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et Réserves naturelles de Corse*. 52. 106 p.
- Cuny P., Serve H., Jupin H., Boudouresque C. F., 1994. Les composés phénoliques hydrosolubles de *Posidonia oceanica* (Phanérogame marine) dans une zone colonisée par la Chlorophyte introduite *Caulerpa taxifolia* (Alpes-Maritimes, France, Méditerranée). *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 355 – 364.
- Cyr H., Downing J. A., 1988. The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Freshwater Biology*, 20: 365 – 374.
- Diehl S., 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes : effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53 : 207 – 214.
- Dini F., Rosati G., Erra F., Verni F., Pietra F., 1994. The environmental toxicity of secondary metabolites produced by the mediterranean-adapted seaweed *Caulerpa taxifolia* using marine ciliate protists as a model. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A & Gravez V. édit., GIS Posidonie publ.: 203 – 207.
- Dionne M., Folt C. L., 1991. An experimental analysis of macrophytes growth forms as fish foraging habitats. *Canadian Journal of Fisheries aquatic Science* 48, 123 – 131.
- Divanach P., 1985. *Contribution à la connaissance de la biologie et de l'élevage de 6 sparidés méditerranéens: Sparus aurata, Diplodus sargus, Diplodus vulgaris, Diplodus annularis, Lithognathus mormyrus, Diplodus puntazzo (Poissons Téléostéens)*. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Laguedoc. 479 p.
- Dufour V., Jouvenel J. Y., Galzin R., 1995. Study of a mediterranean reef fish assemblage. Comparisons of population distribution between depths in protected and unprotected areas over one decade. *Aquatic living Resources*, 8: 17 – 25.
- Dumay O., Pergent G., Pergent-Martini C., Amade P., 2002. Variations in caulerpenyne contents in *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racamosa*. *Journal of chemical Ecology*, 28 (2): 343 – 352.
- Elliot J. M., 1976. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology*, 45: 923 – 948.



- Escoubet P., Brun V., 1994. Utilisation de la carboglace et des ultra-sons comme source d'éradication de *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 333 – 337.
- Ferrer E., Gomez-Garreta A., Ribera A., 1996. Effect of *Caulerpa taxifolia* on two mediterranean macrophytes. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 271 – 276.
- Fiedler K., 1964. Etude du comportement des labridés du genre *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21 (5) : 521 – 591.
- Finzer P., Poizat C., 1996. Influence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur la sédimentation au Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 365 – 373.
- Fischer W., Bauchot M. L., Schneider M., 1987. Fiches FAO d'identification des espèces pour le besoin de la pêche. Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37.II. Vertébrés FAO publ., Rome, 761 – 1530.
- Francour P., 1990. *Dynamique de l'écosystème à Posidonia oceanica dans le parc national de Port-Cros. Analyse des compartiments matte, litière, faune vagile, échinodermes et poissons*. Thèse de l'Université Pierre et Marie Curie.
- Francour P., 1991. The effect of protection level on a coastal fish community at Scandola, Corsica. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 46: 65 – 81.
- Francour P., 1997. Fish assemblages of *Posidonia oceanica* beds at Port-Cros (France, N-W Mediterranean) : assessment of composition and long-term fluctuations by visual census. *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, 18 (2): 157 – 173.
- Francour P., Ganteaume A., Poulain M., 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation: marine and freshwater Ecosystems*, 9: 391 – 400.
- Francour P., Harmelin-Vivien M., Harmelin J. G., Duclerc J., 1995. Impact of *Caulerpa taxifolia* colonization on the littoral ichthyofauna of North-Western Mediterranean sea: preliminary results. *Hydrobiologia*: 345 – 353.
- Francour P., Le Direac'h L., 1998. Recrutement de *Diplodus annularis* (Sparidae) dans les herbiers de Posidonies de la Réserve naturelle de Scandola (Corse). *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et Réserves naturelles de Corse*, 57 : 42 – 75.
- Francour P., Levi F., Meier P., Turck S., Ward P., 2002. *Recrutement des peuplements de poissons dans les prairies de Caulerpa taxifolia: intensité et devenir*. Rapport final du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement / Programme de recherche CAULERPE. 85 p.
- Franquinet R., Foucrier J., 1998. Développement d'un poisson *Danio rerio*. *Atlas d'embryologie descriptive*. Dunod publ. pp 61 – 71.
- Gacia E., Rodriguez-Prieto C., Delgado O., Ballesteros E., 1996. Seasonal light and temperature responses of *Caulerpa taxifolia* from the northwestern Mediterranean. *Aquatic Botany*, 53: 215 – 225.
- Gadomski D. M., Caddell S. M., 1996. Effects of temperature on the development and survival of eggs of four coastal California fishes. *Fishery Bulletin*, 94 (1): 41 – 48.
- Ganteaume A., Gobert J., Malestroit P., Ménager V., Francour P., Boudouresque C. F., 1998. *In vitro* consumption of *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) by accustomed and non-accustomed *Paracentrotus lividus* (Echinoid) : Seasonal variations. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, 78: 239 – 248.
- Galvez F., Hogstrand C., McGeer J. C., Wood C. M., 2001. The physiological effects of a biologically incorporated silver diet on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Toxicology*, 55: 95 – 112.

- García-Charton J. A., Pérez-Ruzafa A., 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology*, 138: 917 – 934.
- García-Rubies A., Macpherson E., 1995. Substrate use and temporal pattern of recruitment in juvenile fishes of the Mediterranean littoral. *Marine Biology*. 124: 35 – 42.
- Gavach C., Sandeaux R., Sandeaux J., Souard R., Uchimura M., Escoubet P., 1996. Technique de destruction de *Caulerpa taxifolia* par émission d'ions cuivrique au moyen d'un panneau à membrane permselective. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 139 – 144.
- Gelin A., 1996. *Influence de la colonisation du littoral méditerranéen par Caulerpa taxifolia sur les populations de quelques espèces de poissons (Labridae et Serranidae), et sur la croissance de Symphodus ocellatus (Forskäl, 1775)*. Mémoire de d'études approfondies. Université Aix-Marseille II. 40 p.
- Gelin A., Arigoni S., Francour P., Harmelin J. G., Harmelin-Vivien M., 1998. Réponse des populations de certains poissons Serranidae et Labridae à la colonisation des fonds par *C. taxifolia* en Méditerranée. *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Gravez, V., Meinesz, A. & Palluy, F. (eds), GIS Posidonie publ. : 197 – 208.
- Georges K., 1998. *Influence de la colonisation des fonds par Caulerpa taxifolia sur la biologie de Symphodus ocellatus (Poisson, Téléostéen) : détermination de la durée de vie larvaire, étude de la croissance*. Mémoire de DEA. Université Aix-Marseille II. 37 p.
- Gharbi H., Ktari M. H., 1979. Régime alimentaire des rougets (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758 et *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758) du golfe de Tunis. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammo*, 6 : 41 – 52.
- Giannotti A., Ghelardi E., Dini F., Pietra F., Senesi S., 1996. Progressive modification of Mediterranean bacterial communities along with the spreading of *Caulerpa taxifolia*. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 255 – 260.
- Giannotti A., Ghelardi E., Senesi S., 1994. Characterization of seawater bacterial communities within environments colonized by the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia*. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A & Gravez V. édit., GIS Posidonie publ.: 197 – 201.
- Gili J. M., 2000. Frontline view of an invasion. *Science*, 287: 1762.
- Gordoa A., Molí B. 1997. Age and growth of sparids *Diplodus vulgaris*, *D. sargus* and *D. annularis* in adult populations and the differences in their juvenile growth patterns in the north-western Mediterranean sea. *Fisheries Research*, 33: 123 – 129.
- Gorham J. C., Alevizon W. S., 1989. Habitat complexity and the abundance of juveniles fishes residing on small scale artificial reefs. *Bulletin of marine Science*, 44: 662 – 665.
- Gotceitas V., Colgan P., 1989. Predator foraging success and habitat complexity : quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia*, 80: 158 – 166.
- Grassé P. P., 1958. Agnathes et poissons. Anatomie, Ethologie, Systématique. *Traité de zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Masson et C<sup>ie</sup> publ.. XIII (II) : 1710 – 1724.
- Guerriero A., Marchetti F., D'Ambrosio M., Senesi S., Dini F., Pietra F., 1993. New ecotoxicologically and biogenetically relevant terpenes of the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia* which is invading the Mediterranean. *Helvetica Chimica Acta*, 76: 855 – 864.
- Guerriero A., Meinesz A., D'Ambrosia M., Pietra F., 1992. Isolation of toxic and potentially toxic sesqui- and monoterpenes from tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia* which has invaded the region of Cap Martin and Monaco. *Helvetica Chimica Acta*, 75: 689 – 695.

- Guidetti P., 2000. Differences among fish assemblage associated with nearshore *Posidonia oceanica* seagrass beds, rocky-algal reefs and unvegetated sands habitats in the Adriatic Sea. *Estuarine, coastal and Shelf Science*, 50: 515 – 529.
- Guidetti P., Bussotti S., 1997. Recruitment of *Diplodus annularis* and *Spondyllosoma cantharus* (Sparidae) in shallow seagrass beds along the Italian coasts (Mediterranean Sea). *Marine Life*, 7 (1 – 2): 47 – 52.
- Guidetti P., Bussotti S., 2002. Effects of seagrass canopy removal on fish in shallow Mediterranean seagrass (*Cymodocea nodosa* and *Zostera noltii*) meadows : a local-scale approach. *Marine Biology*, 140 : 445 – 453.
- Guidetti P., Bussotti S., Conti M., 1998. *Fish fauna of the Genoa-Quinto Posidonia oceanica bed (Ligurian sea, north – western Mediterranean)*. Rapport de la Commission internationale sur la Mer Méditerranée, 35: 546 – 547.
- Harmelin J. G., 1987. Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc national de Port-Cros, France). *P. S. Z. N. I. Marine Ecology*, 8 (3): 263 – 284.
- Harmelin J. G., 1996. Des habitats artificiels pour réhabiliter les fonds colonisés par *Caulerpa taxifolia* ? In : *Second international workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V. (eds), Publication Universitat Barcelona publ. : 163 – 168.
- Harmelin-Vivien M. L., 1982. Ichtyofaune des herbiers de posidonies du Parc national de Port-Cros. I. Composition et variations spatio-temporelles. *Travaux scientifiques du Parc national de Port-Cros*, 8 : 69 – 92.
- Harmelin-Vivien M. L., 1984. Ichtyofaune des herbiers de posidonies du Parc naturel régional de Corse. *The First International Workshop on Posidonia oceanica Beds*. Boudouresque C. F., Jeudy de Grissac A., Olivier J., eds, GIS Posidonies publ. : 1 : 291 – 301.
- Harmelin-Vivien M., Francour P., Harmelin J. G., 1999. Impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean fish assemblages: a six year study. *UNEP: Proceedings of the Workshop on Invasive Caulerpa species in the Mediterranean, Heraklion, Crete, Greece*, 18 – 20 March 1998, MTS 125, UNEP ed, Athens. pp 127 – 138.
- Harmelin-Vivien M., Francour P., Harmelin J. G., Le Direac'h L., 2001. Dynamics of fish assemblage alterations caused by the introduced alga *Caulerpa taxifolia* near Menton (France). *Fourth international workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G. and Verlaque M. (eds). GIS Posidonie publ.: 236 – 245.
- Harmelin-Vivien M. L., Harmelin J. G., Chauvet C., Duval C., Galzin R., Lejeune P., Barnabe G., Blanc F., Chevalier R., Duclerc J., Lasserre G., 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons. Méthodes et problèmes. *Terre Vie*, 40 : 467 – 539.
- Harmelin-Vivien M., Harmelin J. G., Francour P., 1994. Influence de quelques facteurs du milieu sur le peuplement de poissons des prairies à *Caulerpa taxifolia* à Monaco. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A & Gravez V. édité., GIS Posidonie publ. : 385 – 391.
- Harmelin-Vivien M., Harmelin J. G., Francour P., 1996. A 3-year study of the littoral fish fauna of sites colonized by *Caulerpa taxifolia* in the N. W. Mediterranean (Menton, France). *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 391-397.
- Harmelin-Vivien M. L., Harmelin J. G., Leboulleux V., 1995. Microhabitat requirements for the settlement of juvenile sparid fishes on Mediterranean shores. *Hydrobiologia*, 309 – 320.
- Helfman G. S., 1994. Adaptive variability and mode choice in foraging fishes. In: *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*. Stouder D. J., Fresh K. L., Feller R. J. (eds). University of South Carolina, Columbia. pp 3 – 17.
- Heck K. L. Jr, Crowder L. B., 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. In: *Habitat structure, the physical arrangement of objects in space*. Bell S. S., McCoy E. D., Mushinsky H. R., (eds). Chapman and Hall, New-York. pp 281 – 299.

- Heck K. L. Jr, Wetstone G. S., 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *Journal of Biogeography*, 4: 135 – 142.
- Hicks G. R. F., 1985. Meiofauna associated with rocky shore algae. In: Moore P. G., Seed R. (eds). *The ecology of rocky coasts*. Hoder and Stoughton, London, pp 36 – 64.
- Hill D., Coquillard P., Aussem A., De Vaugelas J., Thibaut T., Meinesz A., 2001. Modelling the ultimate seaweed expansion. In: *Simulation in the Service of Society*. McLeod J., McLeod S. (eds). pp 126 – 134.
- Hill D., Coquillard P., De Vaugelas J., Meinesz A., 1995. A stochastic model with spatial constraints : simulation of *Caulerpa taxifolia* development in the North Mediterranean Sea. In: *Eurosim 95*. Breiteneker F., Husinsky (eds). Elsevier Science B. V. publ. pp 999 – 1004.
- Hill D., Coquillard P., De Vaugelas J., Meinesz A., 1998. An algorithmic model for invasive species : Application to *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agargh development in the North-Western Mediterranean Sea. *Ecological Modelling*, 109 : 251 – 265.
- Hodgson L. M., 1984. Antimicrobial and antineoplastic activity in some South Florida seaweeds. *Botanica Marina*, 27: 387.
- Hutchinson G. E., 1975. A treatise on Limnology, Vol. III. *Limnological Botany*. New York: John Wiley.
- Hyslop D., 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17 : 411 – 429.
- Iglesias J., Rodriguez-Ojea G., Peleteiro J. B., 1995. Effect of light and temperature on the development of turbot eggs (*Scophthalmus maximus* L.). *Mass Rearing of Juvenile Fish. ICES marine science symposia*, 201 : 40 – 44.
- Jaffrenou B., Odonne L., 1994. Procédé de maîtrise et de réduction du développement de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 339 – 340.
- Jeffries M., 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos*, 67 : 142 – 148.
- Jouhaud R., Valls R., Fourcault B., Brusle J., 1996. Expériences préliminaires d'intoxication alimentaire du *Serranus cabrilla* par *Caulerpa taxifolia*: induction de modifications hépatiques. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 323 – 328.
- Jousson O., Pawlowski J., Zaninetti L., Meinesz A., Boudouresque C. F., 1998. Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 172: 275 – 280.
- Jousson O., Pawlowski J., Zaninetti L., Zechman F. W., Dini F., Di Guiseppe G., Woodfield R., Millar A., Meinesz A., 2000. Invasive alga reaches California. *Nature*, 408: 157 – 158.
- Keckeis H., Bauer-Nemeschkal E., Kamler E., 1996. Effects of reduced oxygen level on the mortality and hatching rate of *Chondrostoma nasus* embryos. *Journal of Fish Biology*, 49 (3): 430 – 440.
- Killgore K. J., Morgan II R. P., Rybicki N. B., 1989. Distribution and abundance of fishes associated with submerged aquatic plants in Potomac River. *North american Journal of Fisheries Management*, 9: 101 – 111.
- Komatsu T., Ishikawa T., Yamaguchi N., Hori Y., Ohba H., 2003. But next time ? : unsuccessful establishment of the Mediterranean strain of the green seaweed *Caulerpa taxifolia* in the Sea of Japan. *Biological Invasions*, 5: 275 – 277.
- Komatsu T., Molenaar H., Blachier J., Buckles D. Lemée R., Meinesz A., 1994. Premières données sur la croissance saisonnière des stolons de *Caulerpa taxifolia*. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A & Gravez V. édit., GIS Posidonie publ. : 279 – 283.

- Khoury C., 1987. *Ichtyofaune des herbiers de Posidonies du Parc National de Port-Cros : Composition, éthologie alimentaire et rôle dans le réseau trophique*. Thèse de l'Université Aix-Marseille II. 230 p.
- Lecoix E., Vicente N., 1994. Effets d'une alimentation à base de *Caulerpa taxifolia* chez *Liza aurata* (poisson téléostéen de Méditerranée). *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 257 – 264.
- Lejeune P., 1984. *Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres Symphodus Rafinesque, 1810 et Coris Lacepede, 1802*. Thèse de l'Université des Sciences de Liège. 231 p.
- Lejeune P., 1985. Comportement social des Labridae européens. *Cahier d'Ethologie appliquée*, 5 : 1 – 208.
- Lejeune P., Boveroux J. M., Voss J., 1980. Observation du comportement reproducteur de *Serranus scriba* Linné (Pisces, Serranidae), poisson hermaphrodite synchrone. *Cybium*, 3 (10) : 73 – 80.
- Lejeune P., Michel C., 1986. L'éclosion synchrone et nocturne des œufs de *Symphodus ocellatus* (Pisces : Labridae). *Biology of Behaviour*, 11 : 36 – 43.
- Lemée R., Boudouresque C. F., Mari X., Meinesz A., 1994a. Comportement alimentaire de *Paracentrotus lividus* vis-à-vis de *Caulerpa taxifolia* introduite en Méditerranée occidentale (Etude *in vitro*). *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 239 – 243.
- Lemée R., Boudouresque C. F., Mari X., Meinesz A., 1994b. Influence d'une nourriture exclusive à base de *Caulerpa taxifolia* sur la physiologie de *Paracentrotus lividus*. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 245 – 249.
- Lemée R., Pesando D., Durand-Clement M., Dubreuil A., Meinesz A., Guerriero A., Pietra F., 1993. Preliminary survey of toxicity of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *Journal of applied Phycology*, 5: 485 – 493.
- Lemée R., Pesando D., Issanchou C., Amade P., 1997. Microalgae : a model to investigate the ecotoxicity of the green alga *Caulerpa taxifolia* from the Mediterranean Sea. *Marine environmental Research*, 44 (1): 13 – 25.
- Lemée R., Pesando D., Issanchou C., Amade P., Meinesz A., 1996. Toxicité et mode d'action de la caulerpéenne sur deux modèles marins. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 281 – 286.
- Lemée R., Suissa A., Thomas M., Amade P., Meinesz A., Pesando D., 1994. Les microalgues: un nouveau modèle pour suivre l'écotoxicité de *Caulerpa taxifolia*. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 209 – 212.
- Levi F., Francour P., 2001. Etude comparée de la nutrition du crénilabre *Symphodus ocellatus* sur une prairie de *Caulerpa taxifolia* et sur un herbier de *Posidonia oceanica*. *Ichthyophysiological Acta*, 23 : 87 – 103.
- Li H. W., Brocksen R. W., 1977. Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Fish Biology*, 11: 329 – 341.
- Lipcius R. N., Eggleston D. B., Miller D. L., Luhrs T. C., 1998. The habitat-survival function for Caribbean spiny lobster: an inverted size effect and non-linearity in algal and seagrass habitats. *Marine and freshwater Research*, 149: 807 – 816.
- Lombarte A., Recasens L., Gonzalez M., Gil de Sola L., 2000. Spatial segregation of two species of Mullidae (*Mullus surmuletus* and *M. barbatus*) in relation to habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 206 : 239 – 249.
- Louisy P., 2002. Guide d'identification des poissons marins d'Europe et de Méditerranée. (Ed) Ulmer. Paris. 430 p.
- Lövel G. L., 1997. Global change through invasion. *Nature*, 338: 627 – 628.

- Mac Connel O. J., Hugues P. A., Targett N. M., Daley J., 1982. Effect of secondary metabolites from marine algae on feeding by the sea urchin, *Litochinus variegatus*. *Journal of chemical Ecology*, 8 (12): 1437 – 1453.
- Machias A., Somarakis S., Tsimenides N., 1998. Bathymetric distribution and movements of red mullet *Mullus surmuletus*. *Marine Ecology Progress Serie*, 166: 247 – 257.
- Macpherson E., Duarte C. M., 1991. Bathymetric trends in demersal fish size : is there a general relationship ?. *Marine Ecology Progress Series*, 71: 103 – 112.
- Manatunge J., Asaeda T., Priyadarshana T., 2000. The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions : a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 425 – 438.
- Marais J. F. K., 1990. Body composition of ten marine migrants and one freshwater fish species caught in estuaries of the Eastern Cape, South Africa. *South african Journal of marine Sciences*, 9: 135 – 140.
- McCoy E. D., Bell S. S., 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: Bell S. S., McCoy E. D., Mushinsky H. R. (eds). *Habitat structure, the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, New-York. pp 3 – 27.
- McKinney M. L., 1998. On predicting biotic homogenization: species-area patterns in marine biota. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7 (4): 297 – 301.
- Meier P., 2001. Does *spatial complexity influence the habitat preference of newly recruited benthic fishes?* Diplôme de l'Université de Zurich. 26 p.
- Meinesz A., Belsher T., Thibault T., Antolic B., Ben Mustapha B. Boudouresque C. F., Chiavérini D., Cinelli F., Cottalorda J. M., Djellouli A., El Abed A., Orestano C., M. Grau A., Ivesa L., Jaklin A., Langar H., Masutti-Pascual E., Peirano A., Tunesi L., De Vaugelas J., Zavodnik N., Zuljevic A., 2001. The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological Invasions*, 3 : 201 – 210.
- Meinesz A., Benichou L., Blachier J., Komatsu T., Lemee R., Molenaar H., Mari X., 1995. Variations in the structure, morphology and biomass of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean sea. *Botanica Marina*, 38: 499 – 508.
- Meinesz A., Cottalorda J. M., Chiaverini D., Cassar N., De Vaugelas J., 1998. Suivi de l'invasion de l'algue *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée : situation au 31 décembre 1997. Laboratoire Environnement Marin Littoral de l'Université de Nice-Sophia Antipolis publ. 237 p.
- Meinesz A., Hesse B., 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord- occidentale. *Oceanologica Acta*, 14 : 415 – 426.
- Meinesz A., Javel F., Cottalorda G., Garcia D., 2003. Suivi de l'invasion des algues tropicales *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa racemosa* en Méditerranée : situation au 31 décembre 2002. Rapport final. Laboratoire Environnement Marin Littoral, Université de Nice- Sophia Antipolis, LEML publ. 115 p.
- Meinesz A., Melnyk J., Blachier J., Charrier S., 1996. Etude préliminaire, en aquarium, de deux ascoglosses tropicaux consommant *Caulerpa taxifolia*: une voie de recherche pour la lutte biologique. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 157 – 161.
- Meinesz A., Pietkiewicz D, Komatsu T., Caye G., Blachier J., Lemée R., Renoux-Meunier A., 1994. Notes taxonomiques préliminaires sur *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa mexicana*. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 105 – 114.
- Merino V., Clavero E., Hernandez-Mariné M., 1994. The effect of *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh on the growth of marine microalgae. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 213 – 217.

- Merino V., Clavero E., Hernandez-Mariné M., 1996. Seasonal variations in the effect of *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh on the growth of marine microalgae. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 265 – 270.
- Metcalfe N. B., 1986. Intraspecific variation in competitive ability and food intake in salmonids: consequences for energy budgets and growth rates. *Journal of Fish Biology*, 28: 525 – 531.
- Meusnier I., Valero M., Destombe C., Godé C., Desmarais E., Bonhomme F., 2002. Polymerase chain reaction-single strand conformation polymorphism analyses of nuclear and chloroplast DNA provide evidence for recombination, multiple introductions and nascent speciation in the *Caulerpa taxifolia* complex. *Molecular Ecology*, 11: 2317 – 2325.
- Michel C., Lejeune P., Voss J., 1984. Introduction à l'étude du comportement de communication intraspécifique des poissons Labridés méditerranéens. *Oceanis*, 10 (5) : 539 – 549.
- Michel C., Lejeune P., Voss J., 1987. Biologie et comportement des Labridés européens (Labres, Crénilabres, Rouquiers, Vieilles et Girelles). *Revue française d'Aquariologie Herpétologie*. 1 – 2. 80 p.
- Mills C. A., Eloranta A., 1985. Reproductive strategies in the stone loach, *Noemacheilus barbatulus*. *Oikos*, 44: 341 – 349.
- Morgan I. J., Henry R. P., Wood C. M., 1997. The mechanism of acute silver toxicity in freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) is inhibition of gill Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> transport. *Aquatic Toxicology*. 38, 145 – 163.
- Navas J. M., Bruce M., Thrush M., Farndale B. M., Bromage N., Zanuy S., Carrillo M., Bell J. G., Ramos J., 1997. The impact of seasonal alteration in the lipid composition of broodstock diets on egg quality in the European sea bass. *Journal of Fish Biology*, 51 : 760 – 773.
- Nyström P., Pérez, J. R., 1998. Crayfish predation on the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*) : the effect of habitat complexity and snail size on foraging efficiency. *Hydrobiologia*, 368: 201 – 208.
- O'Connor N. A., 1991. The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonising wood substrates in a low-land stream. *Oecologia*, 85 : 504 – 512.
- Oehman M. C., Munday P. L., Jones G. P., Caley M. J., 1998. Settlement strategies and distribution patterns of coral-reef fishes. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 225 (2): 219 – 238.
- Orth R. J., Heck K. L. Jr, Van Montfrans J., 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries*, 7: 339 – 350.
- Palmer R. A., 1996. Waltzing with asymmetry. *BioScience*, 46 : 518 – 532.
- Palmer R. A., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 391 – 421.
- Panella G., 1971. Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173 : 1124 – 1126.
- Paterson M., 1993. The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake. *Hydrobiologia*, 263: 173 – 183.
- Paul V. J., Fenical W., 1982. Toxic feeding deterrents from the marine alga *Caulerpa bikiniensis* (Chlorophyta). *Tetrahedron*, 40 (15): 2913 – 2918.
- Paul V. J., Fenical W., 1983. Isolation of halimetric acid: chemical defense adaptation in calcareous reef-building alga Halimeda. *Science*, 221: 747 – 749.
- Paul V. J., Fenical W., 1986. Chemical defense in tropical green alga, order Caulerpales. *Marine Ecology Progress Series*, 34: 157 – 169.

- Paul V. J., Fenical W., 1987. Natural product chemistry and chemical defense in tropical marine algae of the phylum Chlorophyta. In: Scheuer P. J. (ed). *Bioorganic Marine Chemistry*. Springer Verlag, Berlin. 1.
- Paul V. J., Littler M. M., Littler D. S., Fenical W., 1987. Evidence for chemical defense in tropical green alga *Caulerpa ashmeadii* (Caulerpaceae: Chlorophyta): Isolation of new bioactive sesquiterpenoids. *Journal of chemical Ecology*, 13 (5): 1171 – 1185.
- Pedrotti M. L., Fenaux L., Marchi B., Corre A. M., Lemée R., Amade P., Pesando D., 1996. Effets des métabolites secondaires de l'algue verte *Caulerpa taxifolia* sur l'embryogenèse, la phase larvaire et la métamorphose de l'oursin *Paracentrotus lividus*. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V., (eds), Publications Universitat Barcelona publ. : 287 – 296.
- Pelaprat C., 2000. *Le cantonnement de pêche, un véritable outil de gestion ? Exemple du cantonnement de pêche de Calvi (Corse, Méditerranée nord-occidentale)*. Thèse de l'Université de Corse, Faculté des Sciences et Techniques. 284 p.
- Pesando D., Huitorel P., Dolcini V., Amade P. Girard J. P., 1998. Effets de la caulerpényne, toxine majoritaire de l'algue *Caulerpa taxifolia*, sur les événements mitotiques chez les œufs d'oursins. *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Gravez V., Meinesz A., Palluy F. (eds), GIS Posidonie publ. : 149 – 160.
- Pesando D., Lemée R., Durand-Clement M., Dubreuil A., Amade P., Valls R., Berhaud J., Pedrotti M. L., Fenaux L., Guerriero A., Pietra F., Meinesz A., 1994. Risques liés à la toxicité de *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. . *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édité., GIS Posidonies publ. : 265 – 269.
- Pesando D., Lemée R., Ferrua C., Amade P., Girard J. P., 1996. Effects of caulerpenyne, the major toxin from *Caulerpa taxifolia* on mechanisms related to sea urchin egg cleavage. *Aquatic Toxicology*, 35: 139 – 155.
- Pesci-Bardon C., Pesando D., Huitorel P., Amade P., Joncheray L., Girard J. P., 2001. Antiproliferase potency of caulerpenyne is related to its interference with metaphasic processes. *Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C. F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scabbia G., Verlaque M. (eds.), GIS Posidonie publ. : 138 – 149.
- Phillips J. A., Price I. R., 2002. How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpaceae: Chlorophyta) to other populations of the species? *Marine Ecology Progress Series*, 238: 61 – 71.
- Poizat C., Boudouresque C. F., 1996. Méiofaune du sédiment dans les peuplements à *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). *Second international workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. & Gravez, V. (eds), Publication Universitat Barcelona publ. : 375 – 386.
- Pulliaainen E., Korhonen K., 1990. Seasonal changes in condition indices in adult mature and non-maturing burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian Bay, northern Finland. *Journal of Fish Biology*, 36: 251 – 259.
- Quignard J. P., 1966. *Recherche sur les Labridae (Poissons Téléostéens Perciformes) des côtes européennes*. Thèse de l'Université de Montpellier. 247 p.
- Quignard J. P., Pras A., 1986. Pomacentridae. In : Whitehead P. J. P., Bauchot M. L., Hureau J. C., Nielsen J., Tortonese E. (eds). *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris. pp 916 – 918.
- Raventos N., Macpherson E., 2001. Planktonic larval duration and settlement marks on the otoliths of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology*, 138: 1115 – 1120.
- Relini G., Relini M., Torchia G., 1998. Fish and epiphytic fauna on *Caulerpa taxifolia* and *Cymodocea nodosa* at Imperia (Ligurian Sea). *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Gravez V., Meinesz, A. & Palluy, F. (eds), GIS Posidonie publ. : 185 – 195.



- Relini G., Relini M., Torchia G., 2000. The role of fishing gear in the spreading of allochthonous species : the case of *Caulerpa taxifolia* in the Ligurian Sea. *Journal of marine Science*, 57 : 1421 – 1427.
- Relini M., Torchia G., Relini G., 1996. A comparison between fish and macrobenthos in an area colonized by the alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh and a control area of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson. *Second international workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gomez A. & Gravez V. (eds), Publication Universitat Barcelona publ. : 399 – 404.
- Ribera M. A., Boudouresque C. F., 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae : mechanisms and impact. In: *Progress in Phycological Research*, Round F. E. and Chapman D. J. (eds), 11: 187 – 268.
- Riera F., Pou S., Grau A. M., Delgado O., Weitzmann B., Ballesteros E., 1994. Eradication of a population of the tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in the Cala d'Or (Mallorca, western mediterranean): Methods and results. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ.: 327 – 331.
- Riutort J. J., 1994. *La pêche en Corse: le rouget de roche, espèce cible*. Rapport de la Communauté Economique Européenne : Contrat STARESO s. a. / C. E. E. XIV – 1/MED/91/006. 167 p.
- Robert P., Gravez V., 1998. Contrôle de l'algue *Caulerpa taxifolia* dans le Parc National de Port-Cros (Var, France). *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Gravez, V., Meinesz, A. & Palluy, F. (eds), GIS Posidonie publ. : 79 – 87.
- Rosecchi E., 1985. *Ethologie alimentaire des Sparidae du Golfe du Lion et des étangs palavasiens*. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 282 p.
- Rozas L. P., Odum W. E., 1988. Occupation of submerged aquatic végétation by fishes : testing the roles of food and refuge. *Oecologia*, 77: 101 – 106.
- Ruitton S., Boudouresque C. F., 1994. Impact de *Caulerpa taxifolia* sur une population de l'oursin *Paracentrotus lividus* à Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 371 – 378.
- Russell F. S., 1976. *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. Academic Press, London, UK. 524 p.
- Sant N., Delgado O., Rodriguez-Pietro C., Ballesteros E., 1996. The spreading of the introduced seaweed *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh in the Mediterranean sea: testing in boat transportation hypothesis. *Botanica Marina*, 39: 427 – 430.
- Sargent J. R., Bell J. G., Bell M. V., Henderson R. J., Tocher D. R., 1995. Requirement criteria for essential fatty acids. *Journal of applied Ichthyology*, 11 : 183 – 198.
- Schaffelke B., Murphy N., Uthicke S., 2002. Using genetic techniques to investigate the sources of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* in the three new locations in Australia. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 204 – 210.
- Soofiani N. W., Hawkins A. D., 1982. Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *Journal of Fish Biology*, 21: 577 – 592.
- Stadelmann B., 2000. *Impact de l'invasion des herbiers de Posidonia oceanica par l'algue tropicale C. taxifolia sur la faune vagile invertébrée de l'infralittoral méditerranéen français (Arthropodes Crustacés et Annélides Polychètes)*. Travail de diplôme. Université de Genève. 211 p.
- Suquet M., Person-Le Ruyet J., 2001. Les rougets barbets (*Mullus barbatus*, *Mullus surmuletus*). In : *Biologie, pêche, marché et potentiel aquacole*. Ifremer publ.. 47 p.
- Thake B., Herfort L., Randone M., Hill G., 2003. Susceptibility of the invasive seaweed *Caulerpa taxifolia* to ionic aluminium. *Botanica Marina*, 46: 17 – 23.

- Thibaut T., 2001. *Etude fonctionnelle, contrôle et modélisation de l'invasion d'une algue introduite en Méditerranée : Caulerpa taxifolia*. Thèse de l'Université Paris VI. 272 p.
- Thibaut T., Meinesz A., 2000. Are the Mediterranean ascoglossan molluscs *Oxynoe olivacea* and *Lobiger serradifalci* suitable agents for a biological control against the invading tropical alga *Caulerpa taxifolia* ? *Comptes rendus de l'académie des Sciences, Paris, série III, Sciences de la Vie / Life Sciences*, 323 : 477 – 488.
- Thibaut T., Meinesz A., Amade P., Charrier S., De Angelis K., Ierardi S., Mangialajo L., Melnick J., Vidal V., 2001. *Elysia subornata* (Mollusca): a potential control agent of the alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of the marine biological Association, UK*, 81: 497 – 504.
- Thibaut T., Meinesz A., Burtaire L., Charrier S., Mangialajo L., Ierardi S., Vidal V., 1998. Biological control of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea : use of the tropical and Mediterranean ascoglossans. *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Gravez, V., Meinesz, A. & Palluy, F. (eds), GIS Posidonie publ. : 105 – 111.
- Tocher D. R., Fraser A. J., Sargent J. R., Gamble J. C., 1985. Fatty acid composition of phospholipids and neutral lipids during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *Lipids*, 20 : 69 – 74.
- Tolimieri N., 1995. Effects of microhabitat characteristics on the settlement and recruitment of a coral reef fish at two spatial scales. *Oecologia*, 102 (1): 52 – 63.
- Tomasini J. A., Bouchereau J. L., Russ C., 1991. Etude qualitative et quantitative et variations saisonnières (juillet 1987 et 1988 – octobre 1989) de l'ichtyofaune des îles Lavezzi. *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et Réserves naturelles de Corse*, 32 : 1 – 37.
- Tomasini J. A., Culioli J. M., Bouchereau J. L., 1993. Evaluations des densités et des biomasses de quelques espèces de Labridés, Serranidés et Sparidés des îles Lavezzi et comparaisons interannuelles (juillet 1988 – juillet 1992). *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et réserves naturelles de Corse*, 45 : 67 – 104.
- Vacchi M., Bussotti S., Gentile G., Guidetti P., 1997. Notes on the fish fauna of the Gorgona island (Ligurian, sea, north-western Mediterranean). *Doriana*, 6 (298) : 1 – 10.
- Veillard N., 2000. *Impact de la colonisation de C. taxifolia dans les herbiers de Posidonies sur la faune vagile invertébrée de l'infralittoral méditerranéen français (Mollusques et Echinodermes)*. Travail de diplôme. Université de Genève. 159 p.
- Verdegem M. C. J., Hilbrands A. D., Bonn J. H., 1997. Influence of salinity and dietary composition on blood parameter values of hybrid red tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus). *Aquaculture Research*, 28 (6): 453 – 459.
- Verlaque M., Durand C., Huisman J. M., Boudouresque C. F., Le Praco Y., 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chloropyta). *European Journal of Phycology*, 38 (4): 325 – 339.
- Verlaque M., Fritayre P., 1994. Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *Oceanologica Acta*, 17 : 659 – 672.
- Villele X. de, Verlaque M., 1994. Incidence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur le phytobenthos de Méditerranée occidentale- 1. L'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C. F., Meinesz A. & Gravez V. édit., GIS Posidonies publ. : 343 – 347.
- Villiers L., 1979. *Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez des formes juvéniles de Deltentosteus quadrimaculatus*. Thèse de l'Université Pierre et Marie Curie.
- Volk E. C., Wissmar R. C., Simenstad C. A., Eggers D. M., 1984. Relationship between otolith microstructure and the growth of juvenile Chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different prey rations. *Canadian Journal of Fish aquatic Science*, 41 : 126 – 133.

- Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389 – 395.
- Warner R. R., Lejeune P., 1985. Sex change limited by paternal care : a test using four Mediterranean labrid fishes, genus *Symphodus*. *Marine Biology*, 87: 89 – 99.
- Wennhage H., Gibson R. N., 1998. Influence of food supply and a potential predator (*Crangon crangon*) on the settling behaviour of plaice (*Pleuronectes platessa*). *Journal of Sea Research*, 39: 1 – 2.
- Werner E. E., Hall D. J., Laughlin D. R., Wagner D. J., Wilsmann L. A., Funk F. C., 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. *Journal of the Fishery Research Board of Canada*, 34: 360 – 370.
- Wiedenmann J., Baumstarck A., Pillen T. L., Meinesz A., Vogel W., 2001. DNA fingerprints of *Caulerpa taxifolia* provide evidence for the introduction of an aquarium strain into the Mediterranean Sea and its close relationship to an Australian population. *Marine Biology*, 138: 229 – 234.
- Williams S. L., Grosholz E. D., 2002. Preliminary reports from the *Caulerpa taxifolia* invasion in the southern California. *Marine Ecology Progress Series*, 233: 307 – 310.
- Williamson M., 1996. *Biological Invasions*. New York. Chapman and Hall publ.
- Wilson O., 1997. Foreword. In: *Strangers in Paradise. Impact of Management of Nonindigenous species in Florida*. Simberloff D., Smitz D. C., Brown T. C. (eds). Island Press publ., Washington D. C.
- Whitehead P. J. P., Bauchot M. L., Hureau J. C., Nielsen J., Tortonese E., 1986. Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris. 1473 p.
- Yildiz H. Y., 1998. Effects of experimental infection with *Pseudomonas fluorescens* on different blood parameters in carp (*Cyprinus carpio* L.). *Israeli Journal of Aquaculture*, 50 (2): 82 – 85.
- Zar J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. International Edition: 663 p.
- Zohar Y., Harel M., Hassin S., Tandler A., 1995. Gilt-head sea bream (*Sparus aurata*). In : Bromage, N.R., Roberts R.J., (Eds), *Broodstock Management and Egg and Larval Quality*. Blackwell, Oxford. pp 94 – 117.
- Zuljevic A., Antolic B., 2000. Synchronous release of male gametes of *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Phycologia*, 39: 157 – 159.
- Zuljevic A., Thibaut T., Elloukal H., Meinesz A., 2001. Sea slug disperses the invasive *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean. *Journal of the marine biological Association, UK*, 81 (2): 343 – 344.