

RELATIONS TROPHIQUES ENTRE LES OURSINS *ARBACIA LIXULA* ET *PARACENTROTUS LIVIDUS* (ECHINOIDEA REGULARIA) ET LE PHYTOBENTHOS INFRALITTORAL SUPERFICIEL DANS LA BAIE DE PORT-CROS (VAR, FRANCE)

A. FRANTZIS *, J.-F. BERTHON *, F. MAGGIORE *

Résumé : Dans le but d'étudier le comportement alimentaire des deux principales espèces d'oursins de l'infralittoral superficiel des côtes françaises méditerranéennes, *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoidea, Regularia), nous avons d'abord analysé de façon critique une partie des méthodes d'études des préférences alimentaires des oursins réguliers. A l'aide de la « méthode des pelotes » (qui débouche sur une approche du volume), nous avons analysé les contenus digestifs des oursins prélevés à Port-Cros (Var, France) sur substrat rocheux, en octobre, en mars et en juillet. Par comparaison de la composition des contenus digestifs et du peuplement phytobenthique, nous avons classé les algues en « préférées », « évitées », ou « indifférentes » aux oursins. Les deux espèces d'oursins étudiées sont herbivores. Chacune a une stratégie alimentaire différente et ce n'est qu'en octobre qu'une compétition pourrait exister entre elles sur le plan trophique. *Arbacia lixula* est apparu comme un racleur sélectif qui s'attaque principalement aux strates gazonnante et encroûtante et montre une grande affinité pour les Corallinaceae encroûtantes. *Paracentrotus lividus* est apparu comme un brouteur qui s'attaque principalement aux strates arbustive et arborescente et spécialement à *Padina pavonica* et *Cystoseira sp. plur.*; il a présenté le comportement d'un « apostatic generalist » (sensu HARPER, 1969). *Arbacia lixula* dépend probablement du « nettoyage » préalable des strates dressées, effectué par *P. lividus*. Ces deux espèces, ainsi que *Patella caerulea* (mollusque) et *Sarpa salpa* (poisson), sont à l'origine du maintien du peuplement algal dans un état très ras (surpâturage).

Abstract : *Arbacia lixula* and *Paracentrotus lividus* (Echinoidea, Regularia) are the two principal species of sea-urchins inhabiting the superficial sublittoral zone of the French Mediterranean coast. In order to study their feeding behaviour, existing methods concerning regular sea-urchins' food preferences were analysed critically. Using the « pellets method » (which results in a volumic approach), gut contents of the sea-urchins sampled (in October, March and

* Laboratoire d'Ecologie du Benthos, Faculté de sciences de Luminy, Université d'Aix-Marseille II, 13288 Marseille Cédex 9, France.

July) on rocky substrate in Port-Cros island (Var, France) were analysed. Comparing sea-urchins' diet with the phytobenthic community's composition, the constituent algae have been separated into « preferred », « avoided » and « indifferent ». The two sea-urchin species studied, appeared to be herbivorous. They displayed different feeding strategies and it was only in October that competition for food between them could take place. *Arbacia lixula* is a browser which appeared to be selective, attacking mainly the fleshy algal turfs and the encrusting strata. *Paracentrotus lividus* is a grazer, attacking mainly the erect algae strata and particularly *Padina pavonica* and *Cystoseira* sp. plur.; illustrating an « apostatic generalist » behavior (*sensu* HARPER, 1969). *Arbacia lixula* probably depends on prior « cleaning » of the erect strata which is done by *P. lividus*. These two species, as well as, *Patella caerulea* (mollusc) and *Sarpa salpa* (fish), appeared able to maintain the algal community in an overgrazed state.

INTRODUCTION

Depuis plusieurs dizaines d'années, l'importance accordée au rôle des échinodermes, et en particulier des oursins réguliers (Echinoidea, Regularia), dans la structure et l'évolution des phytocénoses benthiques est grandissante. Les premières études ont décrit simplement des associations ou des « faciès » algues-oursins caractéristiques de différents biotopes (MOLINIER et PICARD, 1954 ; MOLINIER, 1955 ; PERES, 1961). Peu à peu, les oursins ont été étudiés pour leur rôle et surtout leur impact sur l'établissement et la structure des biocénoses (KIT-CHING et EBLING, 1961 ; KEMPF, 1962 ; LAWRENCE, 1975 ; VERLAQUE, 1987 entre autres).

Ainsi, l'activité trophique des oursins a-t-elle fait l'objet de nombreuses études, en particulier aux Etats-Unis. Ces études ont principalement traité l'aspect « contrôle des peuplements végétaux » par les échinodermes et leur broutage, que ce soit dans les herbiers de phanérogames, *Thalassia testudinum* (CAMP *et al.*, 1973), *Zostera marina* (BAK et NOJIMA, 1980), dans les prairies de Laminaires géantes (« Kelp ») (LEIGHTON, 1960 ; LANG et MANN, 1976 ; BREEN et MANN, 1976 ; BERNSTEIN *et al.*, 1981 ; WHARTON et MANN, 1981 ; MANN, 1982 ; DEAN *et al.*, 1984 entre autres) ou dans les autres peuplements alguaux (CARPENTIER, 1981 ; FORSTER, 1987).

D'autres études, basées sur les choix alimentaires des oursins réguliers (PAINE et VADAS, 1969 ; OGDEN, 1976 ; VADAS, 1977 ; OGDEN et LOBEL, 1978) et des poissons (IVLEV, 1961 ; OGDEN, 1976 ; OGDEN et LOBEL, 1978, LUNDBERG, 1980) herbivores ont conduit à l'établissement des théories de stratégie alimentaire liées au broutage et à la gestion du milieu. Ces théories mettent en jeu, les phénomènes de co-évolution des proies et des prédateurs, avec en particulier les mécanismes défensifs développés par les proies (algues), phénomènes susceptibles d'expliquer les choix alimentaires.

Basées sur l'étude des conséquences d'événements naturels : tempêtes, houles (EBELING *et al.*, 1985 ; FORSTER, 1987), maladies (MILLER et COLODEY, 1973 ; MOORE et MILLER, 1983 ; MILLER, 1985) ; ou artificiels (KITCHING et EBLING, 1961 ; LANG et MANN, 1976) conduisant dans tous les cas à une diminution, voire une disparition, des populations d'oursins, de nombreuses études débouchent sur la conclusion que ces populations contrôlent le peuplement benthique

en limitant par leur broutage la régénération des phytocénoses ou de certaines de leurs composantes. Cette activité peut maintenir la communauté dans un état d'équilibre stable, régulant la densité de la végétation climacique (FRICKE, 1979 ; BERNSTEIN *et al.*, 1981) ou bien entraîner une destruction difficilement réversible de ces peuplements végétaux, bouleversant alors totalement la structure de l'écosystème (CAMP *et al.*, 1973 ; BAK et NOJIMA, 1980 ; CHAPMAN, 1981 ; WHARTON et MANN, 1981 ; MONTEIRO-MARQUES, 1984).

De telles études, montrant ainsi l'importance des relations algues-oursins dans le déterminisme de la structure des écosystèmes, sont encore peu nombreuses en Méditerranée, que ce soit dans les peuplements algaux dans les herbiers à *Posidonia oceanica* (KEMPF, 1962 ; NEDELEC, 1981 ; VERLAQUE et NEDELEC, 1983 ; VERLAQUE, 1984 ; VERLAQUE, 1987 ; BERTHON, 1987).

Pour notre part, nous avons voulu approcher le régime des deux principaux oursins réguliers de l'infralittoral superficiel des côtes françaises méditerranéennes : *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus*. En même temps, nous avons essayé d'analyser de façon critique une partie des méthodes d'étude des préférences alimentaires des oursins réguliers, parfois mal utilisées dans la littérature existante. En essayant d'expliquer le choix alimentaire de ces oursins, nous nous sommes largement basés sur des théories générales de stratégie alimentaire et de compétition inter-spécifique (HARPER, 1969 ; SCHOENNER, 1969, 1971, 1982 ; AYALA et CAMPBELL, 1974 ; MURDOCH et OATEN, 1975). Le fruit de cette démarche a été la définition de la partie trophique de la niche éco'ogique des deux espèces dans le biotope étudié.

La baie de Port-Cros, abondamment étudiée, se prêtait parfaitement bien à ce travail, qui fait partie d'une étude globale du fonctionnement des écosystèmes infralittoraux méditerranéens. L'île est ceinturée par un herbier à *Posidonia oceanica* (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970, 1976) qui occupe également la plus grande partie de la baie et par des peuplements d'algues photophiles sur roche. Grâce à son statut de Parc national, l'île, et en particulier la baie de Port-Cros, ont fait et font toujours l'objet d'un grand nombre d'études constituant un réservoir de données auxquelles il est possible de faire appel. Citons entre autres :

- cartographie (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970)
- température (AUGIER *et al.*), 1980)
- hydrodynamisme (JEUDY DE GRISSAC, 1982)
- sédimentologie (CLAIREFOND et JEUDY DE GRISSAC, 1979)
- peuplements algaux (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970)
- étude des populations de *Paracentrotus lividus* (BOUDOURESQUE *et al.*, 1980, 1981 ; AZZOLINA *et al.*, 1985 ; DANCE, 1985 ; DANCE et SAVY, 1987, AZZOLINA, 1988).

Cette étude s'appuie, pour un certain nombre de données (déplacements et dynamique de la population de *P. lividus*, densité des oursins), sur les études déjà effectuées dans la baie de Port-Cros.

MATERIEL ET METHODES

LA STATION ETUDIEE

L'étude du comportement alimentaire des oursins *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* a été réalisée sur des prélèvements effectués à Port-Cros (Var, France). La station étudiée est située à l'entrée de la baie de Port-Cros, sous le fort du Moulin, entre le transect ZX (qui est évité afin de ne pas perturber les dénombrements qui y sont régulièrement effectués) et le deuxième canon en partant du port (fig. 1 C). La profondeur se situe entre 0.5 et 2.0 m ; la pente moyenne est estimée à 30 degrés. Le substrat (rocheux) est composé de micaschiste avec des lentilles de quartz. Vers le bas, la roche est couverte de sable grossier ou, le plus souvent, de mattes mortes ou d'herbiers à *Posidonia oceanica*. L'herbier à *Posidonia oceanica* y est tondu très ras (+ 10 à + 20 cm au-dessus des rhizomes) par le broutage du poisson *Sarpa salpa*.

Les prélèvements ont été effectués aux trois périodes suivantes :

- 20-23 octobre 1986
- 16-19 mars 1986
- 6-12 juillet 1987.

L'échantillonnage, effectué entièrement en scaphandre autonome, a été réalisé de façon identique pour ces trois périodes. Des prélèvements supplémentaires ont été effectués les 5-8 avril 1988 et le 10 juin 1988.

LES DIFFERENTS COMPARTIMENTS

Algues sur roche

Les prélèvements d'algues sur roche (4 pour chaque période étudiée) ont été effectués par grattage intégral, au marteau et au burin, sur des surfaces homogènes (pente de 0 à 30°, exposition S-W) de 20 cm × 20 cm. Les relevés ont été effectués tous les 5 m (en partant du point le plus proche du port), le long d'un ruban gradué déroulé sur le fond, à 4 profondeurs différentes (0.75, 1.00, 1.25 et 1.75 m), ordre prédéterminé par tirage au sort. La frange supérieure de l'infralittoral, qui présente une végétation tout à fait différente (PERES, 1961), et à laquelle les oursins n'ont accès qu'incidemment, a été exclue de cette étude. Chaque relevé a été conservé dans de l'eau de mer formolée à 5 %.

Au laboratoire, les algues dominantes ont été séparées sous la loupe binoculaire afin d'évaluer leur biomasse. Celle-ci a été exprimée en g de poids sec après séchage à l'étuve à 70 °C jusqu'à poids constant. Dans le cas des Corallinaceae encroûtantes sur la roche, leur poids a été mesuré par deux méthodes différentes. Les fragments détachés de la roche et bien débarrassés de tout reste de substrat ont été traités comme toutes les autres algues. Pour le reste des Corallinaceae encroûtantes, le poids a été mesuré par différence entre un poids initial (fragments de roche et Corallinaceae) et un poids final (roche seule) obtenu par passage au four à 650 °C pendant 5 heures, puis grattage à la lame de rasoir du calcaire encore présent.

Oursins

Certaines données concernant les densités des oursins proviennent d'études en cours (SHEPHERD et BOUDOURESQUE, inédit.). Des mesures supplémentaires de la densité des oursins ont été effectuées en avril 1988 à l'aide d'un cadre métallique de 1 m² : quatre répliques de 6 m² chacune (24 m² au total) ont été effectuées, en posant le cadre le long d'axes perpendiculaires à la côte, de 0.5 m jusqu'à environ 2 m de profondeur, à la hauteur de chaque relevé du peuplement phytobenthique.

ANALYSE DES CONTENUS DIGESTIFS

Les individus destinés à l'analyse des contenus digestifs ont été conservés dans de l'eau de mer formolée à 10 %. Le choix du nombre d'individus à prélever pour une analyse représentative est justifié plus loin.

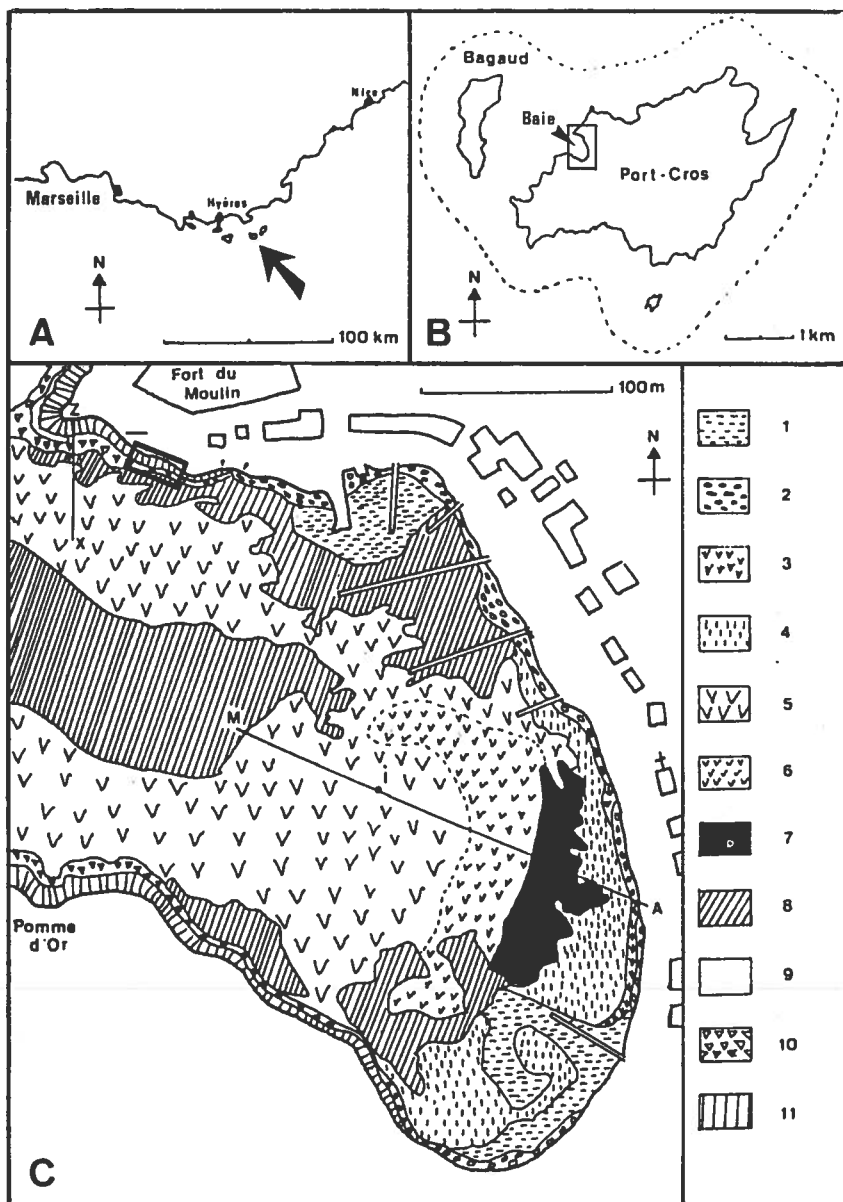


Fig. 1. — A. Localisation de l'île de Port-Cros (flèche). B. L'île de Port-Cros, localisation de la baie de Port-Cros et limites du Parc national sous-marin (pointillés). C. Cartographie des peuplements végétaux de la baie (simplifiée d'après AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970) et localisation de la station étudiée (rectangle). Légende : 1. Vase ; 2. Blocs et galets ; 3. Prairie à *Zostera noltii* ; 4. Prairie à *Cymodocea nodosa* ; 5. Herbier à *Posidonia oceanica* ; 6. Pré-récif occupé par un herbier dégradé à *P. oceanica* ; 7. Récif-barrière de *P. oceanica* ; 8. Matte morte de *P. oceanica* ; 9. Peuplements photophiles de mode battu sur roche ; 10. Peuplements photophiles de mode calme sur roche ; 11. Peuplements du sprallittoral et du médiolittoral de substrat dur ; A-M. et Z-X : transects permanents AM et ZX.

La profondeur et les particularités des points précis où les oursins ont été prélevés (p.e. un faciès de surpâturage ou un « jardin » à *Paracentrotus lividus*) n'ont pas été notés lors de l'échantillonnage. Les prélèvements ont été effectués en principe au hasard, mais sans procédure particulière validant ce terme.

La taille (diamètre horizontal du test à l'ambitus, sans les piquants) des individus prélevés (*P. lividus* 40-63 mm, *A. lixula* 49-62 mm, cf. tabl. XI-XVI) est celle de la classe de taille dominante. L'âge d'individus de cette taille, au moins pour *P. lividus*, est en général supérieur à 4 ans suivant ALLAIN (1975) et AZZOLINA (1988). Le régime alimentaire de *P. lividus* change significativement en fonction de l'âge mais se stabilise à partir de 10 mm environ (VERLAQUE, 1984).

Les oursins sont ouverts selon l'ambitus (cercle équatorial). Le tube digestif a la même disposition chez les deux espèces étudiées : en partant de la bouche, l'estomac (qui prolonge un court œsophage) fait un tour complet en passant sur les gonades jusqu'à la zone du radius primaire où l'intestin repart en sens inverse jusqu'à l'anus, diamétralement opposé à la bouche (KOEHLER, 1921 ; CHERBONNIER, 1954 ; TORTONESE, 1965). Nous n'avons pas séparé le contenu de l'intestin de celui de l'estomac (voir PAUL, 1983). Le contenu digestif est constitué de petites pelotes de forme et de taille diverses (fig. 4a, 4b et tabl. I).

Les items distingués dans les contenus digestifs sont les suivants :

— (i) Les algues ; elles ont été déterminées avec le maximum de précision possible, le plus souvent jusqu'au niveau spécifique.

— (ii) Les Cyanobacteria.

— (iii) *Posidonia oceanica* ; on a distingué les fragments de « feuilles vertes » (limbes avec contenus cellulaires présents et colorés en vert) ; les fragments de « feuilles brunes » (limbes avec contenus cellulaires encore présents, mais de couleur jaune à brun foncé ; ils proviennent de feuilles, ou de parties de feuilles, mortes ou non photosynthétiquement actives), les fragments de « feuilles blanches » (limbes avec contenus cellulaires absents), les fragments d'écailles brunes (écailles avec contenus cellulaires encore présents), les fragments d'écailles blanches (écailles à contenus cellulaires absents) et les « fibres » (faisceaux de longues cellules provenant du sclérenchyme des feuilles ou des écailles). La densité des « cellules à tannins », beaucoup plus faible dans les limbes des feuilles que dans leur base (pétiole) ou dans les écailles (bases des feuilles persistant sur les rhizomes après la chute des limbes), permet de distinguer les « feuilles » (limbes) des « écailles » (bases).

— (iv) La faune ; compte tenu de sa rareté, les déterminations ne vont pas au-delà des grands groupes systématiques. Les tronçons de piquants d'oursins parfois rencontrés constituent plutôt un artéfact lié à l'ouverture et à la dissection de l'oursin.

— (v) Le sable ; ce terme désigne des fragments de roche ou du sédiment d'origine biogène ou minérale, sans que celle-ci puisse être distinguée sous le microscope optique.

Le problème de l'analyse d'un contenu digestif

Le problème de l'analyse du contenu digestif d'une espèce se pose de façon différente selon la nature des résultats qu'on veut obtenir. Une étude qualitative ne nécessite que l'identification des items présents, sans descripteur particulier. En revanche, pour une étude quantitative, on est obligé de préciser un descripteur de l'abondance des différents items (nombre absolu, surface ou volume occupé, masse etc.) dans les contenus digestifs. Quand la taille des proies ingérées est suffisamment grande, on peut les quantifier directement (séparation, dénombrement, pesée, etc.) (voir KHOURY, 1984). Mais souvent, et surtout quand on étudie des espèces animales de taille relativement petite, les résultats ne peuvent être qu'approximatifs. Les faibles dimensions (microscopiques) des différents items du contenu digestif ne permettent pas leur séparation, puis la mesure directe du descripteur choisi. Donc, les méthodes utilisées ne peuvent donner qu'une estimation indirecte de la fréquence relative des items dans le contenu digestif.

Les méthodes utilisées varient donc, selon les auteurs. KITCHING et EBLING (1961) signalent simplement que les algues dominent presque complètement les contenus digestifs de *Paracentrotus lividus*. D'autres auteurs citent une liste de genres ou d'espèces trouvés dans les contenus digestifs sans préciser leur importance relative (KEMPF, 1962; NEIL et LARKUM, 1965). HIMMELMAN et STEELE (1971), comme aussi CHAPMAN (1981), donnent les pourcentages des individus qui ont ingérés un taxon donné. Cette méthode fut critiquée par JONE (1968) car un taxon qui apparaît dans la totalité des individus, peut être représenté par une faible biomasse sans signification nutritive. CARPENTER (1981) examine de l'extérieur les bouchées encore présentes entre les dents de la lanterne d'Aristote des individus qui sont en train de se nourrir dans leur milieu et cite les fréquences relatives. ODILE et BOUDOU-RESQUE (comm. verb.) ont observé que cette méthode peut aboutir à des résultats tout à fait inverses par rapport à l'analyse des contenus digestifs. Enfin, ZUPI et FRESI (1984) codent arbitrairement de 1 à 4, sans autres précisions, l'abondance de chaque item tandis que MONTEIRO MARQUES (1984) cite les pourcentages du volume occupé par chaque item sans préciser la méthode de quantification utilisée.

Les deux méthodes utilisées au cours de cette étude sont décrites ci-dessous, et un essai en vue de leur amélioration est discuté plus loin.

La « méthode des pelotes »

Les contenus digestifs ont été quantifiés de la façon suivante : la totalité d'un contenu digestif est placée dans une cuvette à sédimentation (cuve de « Doflus ») dont le fond est divisé en 200 petits carrés. Les pelotes (4-6) contenues dans un ou plusieurs carrés, déterminés au hasard (tables de nombres aléatoires), sont prélevées et chacune d'entre elles est étalée entre lame et lamelle. Chaque lame est examinée au microscope et la ou les espèces ou éléments dominants (items) dans les pelotes sont déterminés. Lorsqu'une pelote comporte un, deux, trois ou quatre items dominants, on affecte respectivement 1, 1/2, 1/3 ou 1/4 de présence (Pi) à chacun des items. Un ou plusieurs nouveaux carrés sont ensuite analysés, et ainsi de suite.

Cette méthode, la principale utilisée dans ce travail, a été adoptée par VANCE et SCHMITT (1979) chez *Centrostephanus coronatus* sous une forme plus simple (ils ne considèrent que l'espèce dominante), et modifiée par BERTHON (1987).

Pour les deux espèces d'oursins, 100 pelotes ont été analysées. La représentativité de ce nombre de pelotes a été déterminée en comparant des sous-échantillons indépendants de taille égale (même nombre de pelotes) au moyen du coefficient de similarité quantitative de STEINHAUS (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984). Pour *P. lividus*, la similarité entre sous-échantillons de 100 pelotes atteint 0.70-0.90 en octobre (fig. 2a) et 0.78-0.81 en juillet (fig. 2b). Pour *A. lixula*, les valeurs correspondantes se situent entre 0.70 et 0.85 en octobre (fig. 2c). L'amélioration éventuelle apportée par la prise en compte d'un plus grand nombre de pelotes serait extrêmement faible par rapport au travail supplémentaire qu'elle impliquerait.

Pour *Paracentrotus lividus*, NEDELEC (1982) considère que l'étude d'un petit nombre d'individus permet d'aboutir à une estimation satisfaisante du régime alimentaire : les similarités moyennes de STEINHAUS entre les contenus digestifs moyens obtenues pour des groupes de 1 à 4 individus se situent entre 0.66 et 0.72. Une étude similaire pour des groupes de 1 à 2 individus (pour 100 pelotes) nous a donné respectivement des similarités de 0.71 et 0.78 en juillet. Les 5 individus étudiés paraissent donc largement suffisants.

En ce qui concerne *Arbacia lixula*, nous avons observé des similarités de 0.66 pour des groupes de 2 et 3 individus en octobre et de 0.64 et 0.71 (pour 100 pelotes) pour des groupes de 1 et 2 individus en juillet. Cinq individus ont été étudiés.

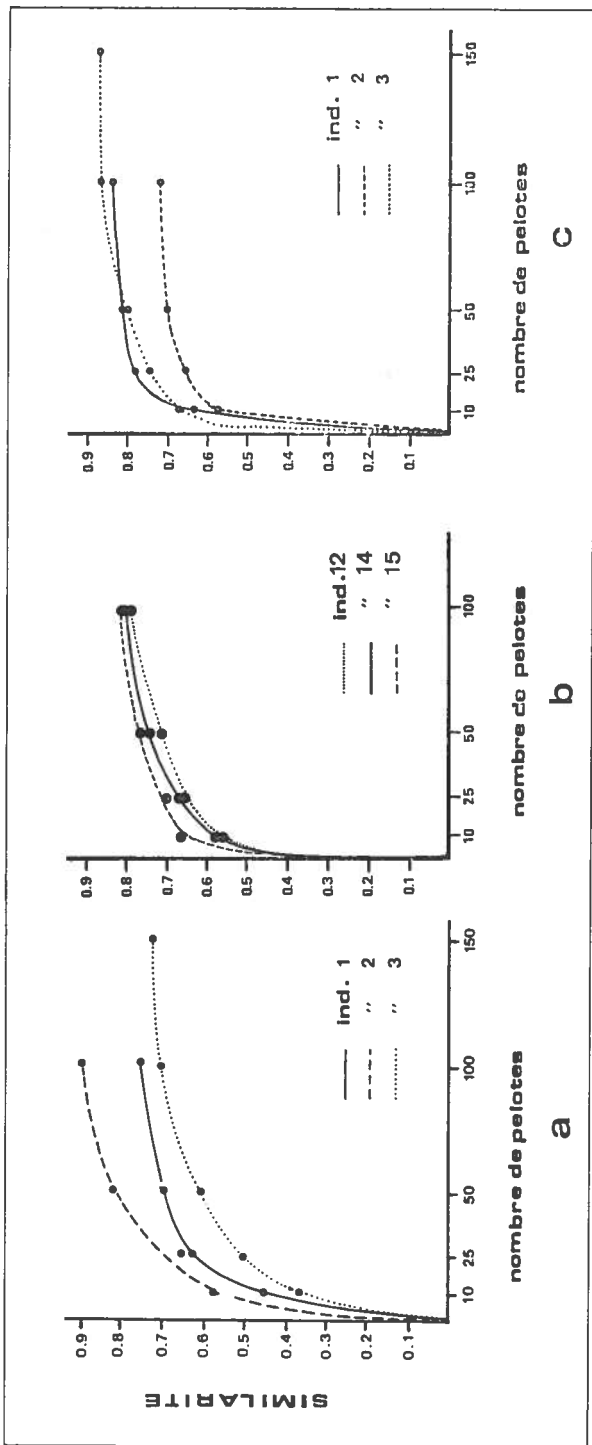


Figure 2. — Similarité quantitative moyenne entre des couples de sous-échantillons de contenus digestifs (pelotes) de taille croissante, chez trois individus de *Paracentrotus lividus* en octobre (a) et en juillet (b) et d'*Arbacia lixula* en octobre (c). Les moyennes proviennent de 15 couples pour 10 pelotes, 10 pour 25, 6 pour 50 et 1 pour 100 pelotes.

Problèmes posés par l'application de la « méthode des pelotes »

Pour trois individus de *P. lividus* et cinq individus d'*A. lixula* (prélevés en juillet), la forme et la taille de 100 pelotes ont été notées sous une loupe binoculaire équipée d'un objectif gradué, avant l'analyse de leur contenu.

Pour la forme des pelotes, nous avons distingué 5 catégories : (i) sphérique (sp), (ii) ovoïde ou ellipsoïde (ov), (iii) longiforme (lg), (iv) irrégulière (ir) et (v) gros morceau d'algue constituant à lui seul la pelote (ma).

Pour les pelotes sp, ov et lg, nous avons mesuré le grand (d_{max}) et petit (d_{min}) diamètres qui permettent le calcul de leur volume (fig. 3). Ces pelotes sont en effet assimilées à des ellipsoïdes parfaits. Pour les pelotes ir et ma (parfois aussi pour certaines pelotes lg) les valeurs d_{max} et d_{min} mesurées ne sont pas forcément les plus grandes dimensions mais des dimensions se coupant à angle droit et positionnées subjectivement de telle façon qu'elles permettent de calculer le volume d'une ellipsoïde d'un volume aussi proche que possible de celui de la pelote (fig. 3).

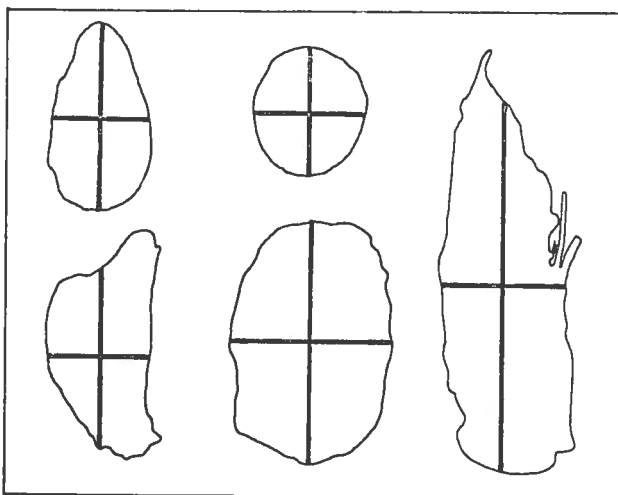


Figure 3. — Les dimensions d_{min} et d_{max} mesurées sur des pelotes des différentes formes.

Nous sommes bien conscients dans ce cas de la valeur approximative de notre estimation.

Afin de transformer les biomasses des algues du peuplement phyto-benthique en volumes, nous avons estimé leurs « masses volumiques ». Les espèces algales dominantes dans la station étudiée ont été récoltées (juin 1988). Sur une quantité de 1 à 5 g en général (poids sec), nous avons mesuré le rapport : poids sec/volume frais. Le volume des algues, essorées entre deux papiers filtre, a été mesuré à l'aide d'une burette et d'une éprouvette. Le coefficient de variation d'une mesure (5 à 6 répliques) se situe aux environs de 5 %. La précision de la mesure du volume est à 0.1 ml près et celle du poids sec à 0.01 g près.

La « méthode des contacts »

Cette méthode, proposée par JONES (1968) et utilisée avec quelques modifications par NEDELEC (1982), VERLAQUE et NEDELEC (1983), VERLAQUE (1987) et BERTHON (1987), n'a été appliquée que sur un individu de *P. lividus* (ind. 14) dans un but de comparaison avec la méthode des pelotes. Le matériel (lames), déjà analysé par la méthode des pelotes (100 pelotes), a fait l'objet d'une deuxième analyse par la « méthode des contacts ». Chaque

lame est déplacée de façon aléatoire sous l'objectif du microscope et, dans chaque position, l'item situé exactement sous le centre de la mire cruciforme (placée dans l'oculaire) est noté : ceci constitue un « contact ». Lorsque plusieurs items sont superposés sous la mire (*Myrionema orbiculare* épiphyte sur une feuille de *Posidonia oceanica* par exemple), nous considérons autant de contacts qu'il y a d'items superposés. Les contacts « vides », c'est-à-dire lorsqu'aucun élément figuré (faune, flore, sable, indéterminé) ne se trouve sous la mire, ne sont pas pris en compte. Chaque lame a permis d'établir autant de contacts que le quadruple des pelotes qu'elle comportait. Ainsi, nous sommes arrivés à 400 contacts, nombre pour lequel le coefficient de similarité quantitative de STEINHAUS entre sous-échantillons se stabilise, selon NEDELEC (1982).

INDICES UTILISES

Avec la méthode des plotes, la contribution (C_{Pi}) d'un élément (ou item) i est le rapport, exprimé en pourcentage, entre le nombre de présences (P_i) de cet item et le nombre total de pelotes étudiées (P_t) :

$$C_{Pi} = (P_i/P_t) \times 100$$

Avec la méthode des contacts, la contribution (C_{Ci}) d'un item i est le rapport, exprimé en pourcentage, entre le nombre de contacts obtenus avec cet item (C_i) et le nombre total de contacts réalisés (C_t) dans le contenu digestif :

$$C_{Ci} = (C_i/C_t) \times 100$$

Pour comparer les contenus digestifs, nous avons utilisé le coefficient de similarité de STEINHAUS (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984), souvent nommé également « de CZEKANOWSKI » (GOODALL 1978) :

$$S = \frac{2 \times \sum_{i=1}^n \min(p_i, q_i)}{\sum_{i=1}^n (p_i + q_i)}, \text{ compris entre 0 et 1.}$$

p_i est la contribution de l'item i dans le contenu digestif de l'oursin p ; q_i sa contribution pour l'oursin q ; n le nombre total d'items rencontrés dans les contenus digestifs et min (p_i, q_i) la plus petite contribution de l'item i dans les contenus digestifs des oursins p et q. La somme des contributions de tous les items (p_i + q_i), dans le cas de la méthode des pelotes, est égale au nombre de pelotes étudiées (200) pour les oursins p et q.

Pour le calcul du volume des pelotes (supposées être des ellipsoïdes parfaits), la formule utilisée a été :

$$V = \frac{4}{3} \times \pi \times (d_{\max}/2) \times (d_{\min}/2)^2$$

d_{max} et d_{min} sont les deux dimensions mesurées sur les pelotes (fig. 3).

L'indice d'électivité de IVLEV (1961) a été appliqué afin de comparer le contenu digestif des oursins et le peuplement algal. Il permet de savoir si certaines espèces sont « préférées » ou « évitées ». Pour les besoins de cette comparaison, la contribution de chaque espèce d'algue i dans les contenus digestifs a été recalculée (C_{Pi'}) après élimination des items non algaux, puisque ceux-ci ne sont pas pris en considération dans le peuplement phyto-benthique. La somme des contributions des algues est ainsi portée à 100 %. L'indice de IVLEV (E_i) compare la contribution moyenne d'une espèce d'algue i (C_{Pi'}), dans les contenus digestifs et la Dominance en fonction du volume de cette espèce sur le terrain (D_{V_i}).

$$E_i = \frac{(C_{Pi}' - D_{Vi})}{(C_{Pi}' + D_{Vi})}$$

Il prend des valeurs comprises entre -1 et +1 : les espèces sont dites évitées si E_i se rapproche de -1, préférées si E_i se rapproche de +1 et indifférentes si E_i est voisin de 0.

RESULTATS ET DISCUSSION

CRITIQUE DES METHODES UTILISEES

L'échantillonnage du peuplement phytobenthique

La surface de chaque relevé (400 cm²) est considérée comme représentative par les auteurs qui ont étudié l'aire minimale qualitative (BOUDOURESQUE, 1974; CINELLI *et al.*, 1977; BOUDOURESQUE et BELSHER, 1979; DHONDT et COPPEJANS, 1977 à Port-Cros) ou quantitative des peuplements photophiles infralittoraux de Méditerranée (COPPEJANS, 1977 à Port-Cros). La relative hétérogénéité du peuplement phytobenthique de notre station pose toutefois le problème de son étude comme un peuplement unique. Les divers relevés d'un échantillonnage aléatoire simple (E.A.S.) (ce qui est le cas ici) pour une même saison présentent en effet une variance très élevée qui masque les variations saisonnières. La solution de ce problème ne serait peut-être pas une augmentation de la surface des relevés mais plutôt une stratégie d'échantillonnage différentes (échantillonnage stratifié dans les différentes zones du peuplement).

La collecte des oursins

En ce qui concerne le prélèvement des oursins, on peut se demander si l'échantillonnage au hasard s'avère la meilleure méthode.

NEDELEC (1982) signale que, dans le cas des « jardins » à *P. lividus* situés au sein d'un peuplement dressé à *Cystoseira sp.*, l'emplacement précis des oursins au moment de leur récolte ne semble pas être relié à des différences quantitatives entre leurs contenus digestifs. Dans ce cas précis, la densité des frondes dressées d'une part, qui gênent le déplacement des oursins et les risques d'empatement des oursins par l'hydrodynamisme en cas de montée au sommet des *Cystoseira sp.* rendent ces individus « prisonniers » des « jardins » et en conséquence limitent le spectre de leur régime alimentaire (VERLAQUE, comm. verb.). En revanche, au niveau de l'ensemble d'une station étudiée, le même auteur prélève plusieurs individus pour *chaque faciès rencontré*. Cette méthode d'échantillonnage semble être la plus adaptée aux biotopes relativement hétérogènes comme celui que nous avons étudié. Elle débouche à un contenu digestif moyen représentatif et comparable avec les relevés du peuplement phytobenthique.

L'absence totale de *Cystoseira sp.* dans les relevés phytobenthiques étudiés, en même temps que sa forte contribution dans les contenus digestifs de *P. lividus* (32.4 %) en mars, reflètent l'imperfection de la stratégie d'échantillonnage utilisée.

La méthode des pelotes

La forme des pelotes alimentaires

L'organe principal de la nutrition d'un oursin régulier, organe particulièrement complexe, est la « lanterne d'Aristote ». Au point de vue de sa fonction, cet organe pourrait être comparé à une benne (DE RIDDER et LAWRENCE, 1982). Le résultat de son action est une bou-

chée d'un ou de plusieurs fragments végétaux, animaux ou inorganiques à la fois. Dès la partie antérieure du tube digestif, ce matériel, provenant d'une bouchée (ou rarement de deux : fig. 4c), forme par compression des pelotes alimentaires. L'organe responsable, dans lequel débute cette formation, est l'œsophage. Ce dernier a un rôle essentiel dans la sécrétion de mucus, mucus qui enrobe les particules alimentaires, facilitant ainsi leur déplacement au sein du tube digestif (POWIS de TEN-BOSSCHE, 1978). Le film organique de ce mucus, enrobant les pelotes, est nettement visible sous la loupe binoculaire (fig. 4b).

La forme des pelotes peut être très variable et dépend surtout de leur contenu (fig. 4a, 4b). C'est pourquoi nous avons observé une différence très marquée entre les pourcentages de chaque catégorie de forme de pelote, pour les deux espèces d'oursins (fig. 4d).

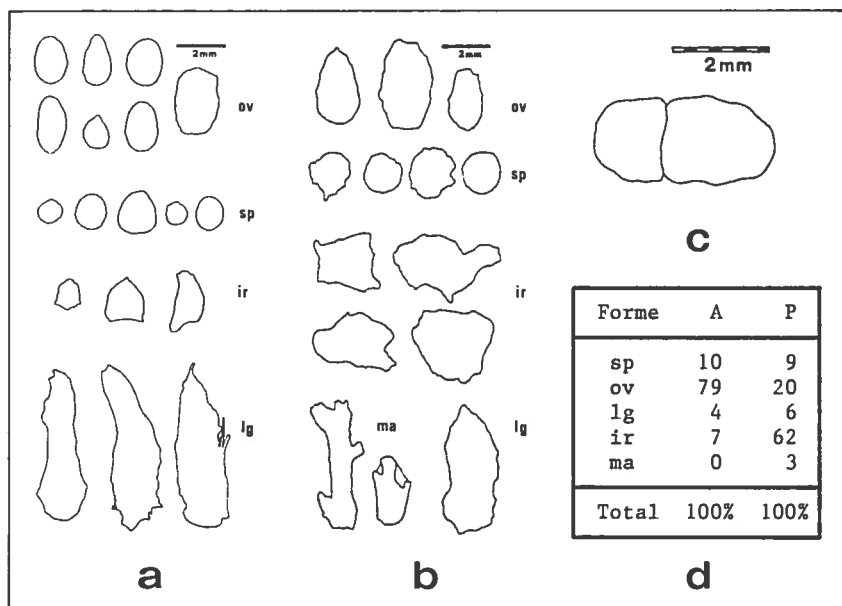


Figure 4. — La forme des pelotes alimentaires des oursins. a. *A. lixula* (A). b. *P. lividus* (P). c. Pelote provenant de deux bouchées (?). d. Pourcentages de chaque catégorie de forme chez les deux espèces. sp : sphérique, ov : ovoïde ou ellipsoïde, lg : longiforme, ir : irrégulière et ma : morceau d'algue.

Il apparaît que *P. lividus* maîtrise beaucoup moins bien la forme de ses pelotes alimentaires qu'*A. lixula* : des morceaux de *Padina pavonica* ou de grands morceaux d'algues molles mais non déformables (*Cystoseira* sp. par exemple), y déterminent des pourcentages élevés des catégories ir et ma. En revanche, chez *A. lixula*, qui a à sa disposition un matériel beaucoup plus fin (petits fragments de Corallinaceae encroûtantes ou de sable, algues gazonnantes, etc.), les formes ov et sp dominant. Ces remarques sont tout à fait cohérentes et confirment la différenciation des deux espèces en ce qui concerne leur stratégie alimentaire en brouteur (« browser » sensu OGDEN, 1976) pour *P. lividus* et racleur (« grazer » sensu OGDEN, 1976) pour *A. lixula* (KEMPF,

1962). Sur ce problème POWIS de TENBOSCHE (1978) pense que la structure des dents a également des conséquences au niveau du régime alimentaire. Ainsi, en partant du principe que des dents plus solides permettent aux oursins de s'attaquer à des aliments plus durs, il explique le régime alimentaire d'*A. lixula* dont l'appareil masticateur est particulièrement robuste. Par contre, DE RIDDER et LAWRENCE (1982) indiquent que les différences morphofonctionnelles de la « lanterne d'Aristote » ne paraissent pas être corrélées avec le régime alimentaire des oursins. Ils admettent toutefois que l'efficacité d'un « browser » (brouteur) est influencée par les capacités de sa lanterne d'Aristote.

La taille des pelotes alimentaires

Les mesures des deux dimensions des pelotes (tabl. I) montrent que la largeur (dmin) des pelotes, fonction du diamètre de l'œsophage semble-t-il, varie beaucoup moins (coefficient de variation 17-21 % et 17-22 % pour *P. lividus* et *A. lixula* respectivement) que leur longueur (dmax, coefficient de variation 26-35 % et 26-40 %).

Tableau I. — Taille des pelotes alimentaires des oursins : moyenne et valeurs extrêmes (en mm). Pour les paramètres min et max cf. fig. 3. n : nombre d'individus étudiés.

| | dimension minimale (dmin) | | dimension maximale (dmax) | | n |
|------------------------------|------------------------------|----------|------------------------------|----------|---|
| | moyenne | extrêmes | moyenne | extrêmes | |
| <i>Paracentrotus lividus</i> | 1.7 | 0.5-2.9 | 2.7 | 1.1-6.9 | 3 |
| <i>Arbacia lixula</i> | 1.4 | 0.5-2.7 | 2.3 | 0.9-5.9 | 5 |

Comparaison taille-contenu des pelotes

La méthode des pelotes considère la contribution des items dans chaque pelote, sans tenir compte de leur volume. Si un item occupe le 1/2 du volume d'une pelote, on lui attribue la valeur de présence (1/2), que la pelote ait un volume minimum ou maximum. Donc, on peut introduire un biais, car le volume absolu peut être significativement différent dans ces deux cas (fig. 5A). Pourtant cette erreur disparaît si chaque item se rencontre avec la même abondance relative dans les pelotes de différentes tailles (fig. 5B). Pour tester l'hypothèse nulle : « L'abondance de chaque item est identique dans les différentes classes de taille des pelotes », nous n'avons pas pu trouver un test statistique convenable. Les obstacles sont : (i) le grand nombre de zéros, (ii) l'absence de fréquences absolues et (iii) l'inadéquation pour notre cas des tests de rang. Nous nous sommes donc limités à une comparaison des contributions obtenues de deux manières différentes : l'une ignorant le facteur volume des pelotes (méthode des pelotes *sensu stricto*), l'autre en tenant compte. Pour la deuxième, nous avons calculé le volume de chaque pelote à partir de ses dimensions dmin et dmax. Ensuite, nous avons calculé le volume absolu occupé par chaque item dans la pelote, à l'aide des présences (1, 1/2, 1/3 et 1/4) ; enfin, nous avons de nouveau ramené ces valeurs à 100 %. Ces comparaisons ont été effectuées sur deux individus d'*A. lixula* (chez qui la forme de

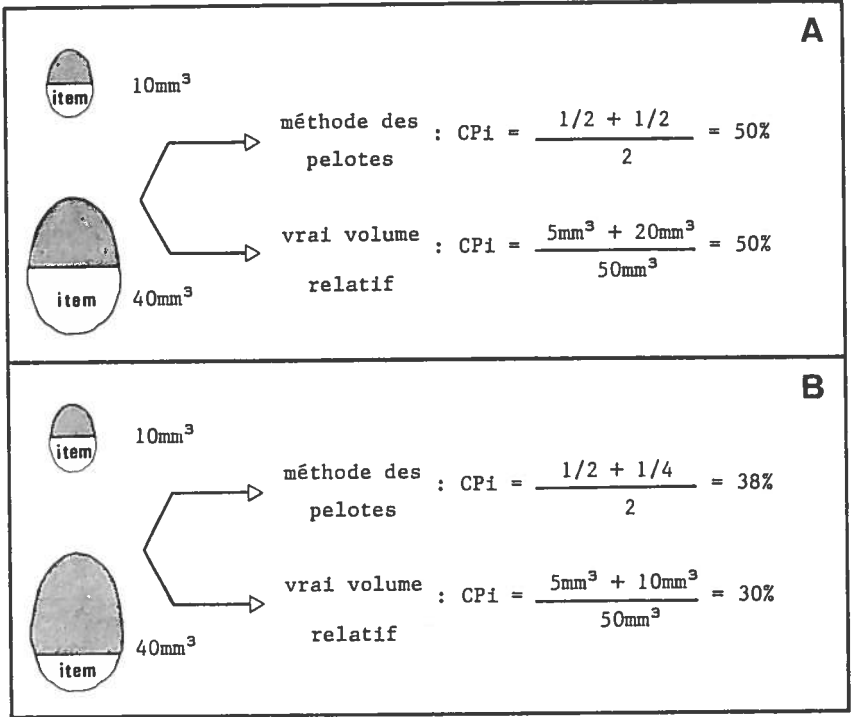


Figure 5. — Exemple hypothétique du rôle du facteur volume de la pelote sur la contribution d'un item donné. A. Abondance relative identique (1/2). B. Abondance relative inégale (1/2 et 1/4).

pelotes est plus régulière). La comparaison des deux séries de contributions (tabl. II) montre que, même si on néglige le facteur volume : (i) l'ordre de l'importance relative est en général respecté (cf. coefficient de SPEARMAN r_s), (ii) les contributions des items sont très proches dans la grande majorité des cas (cf. similarité de STEINHAUS). Donc, à notre avis, la méthode des pelotes *sensu stricto*, bien qu'assez simple et approximative, est un outil sûr pour aboutir à une approximation suffisante du contenu digestif d'un oursin régulier. Si la méthode des pelotes débouche donc sur une approximation du volume relatif de chaque item dans le contenu digestif, il n'est toutefois pas possible d'en extrapoler le volume absolu : en effet, cela suppose que l'on puisse mesurer le volume total du contenu digestif, par déplacement d'eau par exemple. Néanmoins, les pelotes sont trop fragiles pour se prêter à cette manipulation et la précision nécessaire du volume total est impossible à atteindre.

Comparaison des méthodes des pelotes et des contacts

Les deux méthodes partent du même principe. Les pelotes alimentaires, une fois étalées entre lame et lamelle, font l'objet d'une estimation des parts relatives occupées par les différents items. Ce sont donc en fait des surfaces relatives que l'on mesure.

Tableau II. — Comparaison des contributions (en %) dues aux présences chez deux individus d'*Arbacia lixula*, sans tenir compte du facteur volume des pelotes (A) et en tenant compte (B).

| Items | INDIVIDU 4 | | INDIVIDU 5 | |
|------------------------------------|--------------------|-------|--------------------|-------|
| | A | B | A | B |
| Corallinaceae encroûtantes | 53.09 | 49.04 | 29.79 | 27.98 |
| <i>Titanoderma</i> sp. | 3.66 | 5.65 | 0.50 | 1.14 |
| <i>Fosliella farinosa</i> | 0.50 | 0.58 | 1.33 | 1.34 |
| <i>Corallina granifera</i> | 0.83 | 1.25 | 10.24 | 9.96 |
| <i>Amphiroa rigida</i> | 2.00 | 0.93 | — | — |
| <i>Laurencia pinnatifida</i> | 0.83 | 1.73 | — | — |
| <i>Ceramium ciliatum</i> | 0.33 | 0.29 | — | — |
| <i>Ceramium diaphanum</i> | — | — | 4.48 | 4.46 |
| <i>Polysiphonia</i> sp. | — | — | 0.25 | 0.45 |
| <i>Herposiphonia</i> sp. | 0.33 | 0.24 | — | — |
| <i>Dipterosiphonia rigens</i> | 0.50 | 0.81 | — | — |
| <i>Gelidium</i> sp. | — | — | 5.49 | 7.39 |
| <i>Gelidiella</i> sp. | 3.15 | 5.54 | 2.08 | 2.85 |
| Dictyotales | 1.99 | 5.34 | — | — |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> | 0.66 | 0.64 | 9.14 | 13.61 |
| <i>Sphacelaria tribuloides</i> | 3.81 | 3.75 | 3.91 | 3.90 |
| Ectocarpaceae | — | — | 14.72 | 13.01 |
| <i>Myrionema orbiculare</i> | — | — | 0.33 | 0.11 |
| <i>Nemoderma tingitanum</i> | 0.50 | 0.27 | 1.83 | 1.15 |
| Phaeophyta indéterminées | 0.50 | 0.68 | — | — |
| <i>Acetabularia acetabulum</i> | 0.50 | 1.50 | — | — |
| <i>Phaeophila dendroides</i> et/ou | | | | |
| <i>Blastophysa polymorpha</i> | 12.62 | 9.08 | 6.31 | 5.27 |
| <i>Pedobesia lamourouxii</i> | 0.83 | 0.91 | — | — |
| Algues indéterminées | 6.31 | 5.67 | 3.16 | 1.81 |
| Cyanobacteria | 0.50 | 0.55 | 0.33 | 0.30 |
| Crustacea | 0.50 | 0.44 | — | — |
| Spongiaires | 0.50 | 0.68 | 0.83 | 0.30 |
| Hydrozoaires | 0.50 | 0.53 | — | — |
| Faune indéterminée | — | — | 0.50 | 0.34 |
| Sable | 4.81 | 3.90 | 4.57 | 4.62 |
| <i>rs</i> de SPEARMAN | 0.908 | | 0.960 | |
| Valeur critique de <i>rs</i> | 0.05(2),24 = 0.406 | | 0.05(2),19 = 0.460 | |
| Indice de similarité | 0.88 | | 0.92 | |

BERTHON (1987) considère néanmoins que la méthode des pelotes aboutit à l'approximation la plus acceptable de la biomasse. D'autre part, NEDELEC (1982), à la suite de POISSONNET et POISSONNET (1969), considère que la méthode des contacts, sans tenir compte du volume occupé par les items, aboutit à une approche de la « Dominance en fonction du Recouvrement », au sens phytosociologique et non pas de la biomasse.

Nous avons voulu comparer les résultats obtenus par ces deux méthodes (tabl. III), si on les appliquait sur le même matériel. Bien que cette comparaison ne porte que sur un seul individu, il apparaît une très forte ressemblance (indice de similarité de STEINHAUS $S = 0.90$). Ce résultat doit être considéré avec prudence. En effet, un fort épiphytisme par des algues encroûtantes (p.e. *Fosliella* sp.) ou gazonnantes de structure et de taille fine (p.e. *Myrionema orbiculare*), aboutirait à

Tableau III. — Comparaison de contributions (en %) dues aux présences (CPI) obtenues par la méthode des pelotes et des contributions dues aux contacts (CCi) obtenues par la méthode des contacts. Les méthodes ont été appliquées au contenu digestif d'un même individu de *Paracentrotus lividus*.

| Items | « pelotes » CPI | « contacts » CCI |
|---------------------------------------------------------------------|-----------------|------------------|
| <i>Padina pavonica</i> | 55.57 | 55.75 |
| <i>Dictyota</i> et/ou <i>Dilophus</i> | 14.75 | 15.50 |
| <i>Colpomenia sinuosa</i> | 6.00 | 4.25 |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> | 3.08 | 1.75 |
| <i>Giraudia sphacelarioides</i> | 1.25 | 1.75 |
| <i>Myrionema orbiculare</i> | 1.00 | 2.75 |
| <i>Liebmannia leveillei</i> | 1.00 | 1.25 |
| <i>Castagnea</i> sp. | 0.50 | — |
| <i>Stypocaulon scoparium</i> | 0.25 | 0.25 |
| Ectocarpaceae | — | 0.50 |
| <i>Nemacystus ramulosus</i> ? | — | 0.50 |
| <i>Myriotrichia claviformis</i> | — | 0.25 |
| Phaeophyta indéterminées | 5.33 | 2.50 |
| <i>Ceramium diaphanum</i> | 2.66 | 1.50 |
| <i>Laurencia pinnatifida</i> | 1.83 | 0.50 |
| <i>Laurencia microcladia</i> | 0.83 | 0.50 |
| <i>Gelidium</i> sp. | 0.25 | 0.25 |
| <i>Ceramium ciliatum</i> | 0.25 | 1.00 |
| <i>Ceramium flaccidum</i> | — | 0.25 |
| Rhodomelaceae indéterminées | 1.00 | 0.75 |
| <i>Titanoderma</i> sp. | 0.50 | 0.75 |
| <i>Fosliella farinosa</i> | 0.33 | 1.00 |
| <i>Corallina granifera</i> | 0.25 | 0.25 |
| <i>Phaeophila dendroides</i> et/ou <i>Blastophysa polymorpha</i> | — | 0.25 |
| <i>Cladophora</i> sp. | — | 0.25 |
| <i>Enteromorpha</i> sp. | — | 0.25 |
| Algues indéterminées | 0.83 | 1.25 |
| Cyanobacteria | — | 0.50 |
| <i>Posidonia oceanica</i> : | | |
| feuilles brunes | 1.00 | 1.00 |
| écailles brunes | 1.00 | 1.25 |
| Crustacea | 0.50 | 0.75 |
| Foraminifères | — | 0.25 |
| Sable | — | 0.50 |
| Indice de similarité | 0.90 | |

de nombreux contacts doubles qui pourraient modifier les contributions. Par ailleurs la méthode des pelotes, se limitant aux items dominants (23), néglige les items présents en faibles quantité. Néanmoins, ces derniers conservent entière la probabilité de faire l'objet d'un contact. Ainsi, la méthode des contacts (32 items) pourrait être plus précise. La précision de la méthode des pelotes pourrait être améliorée si l'on hiérarchisait également les présence : $1/3 + 2/3$, $1/4 + 3/4$ et $1/4 + 1/4 + 1/2$. Cela ne compliquerait pas la méthode et n'augmenterait pas le temps de tri. On peut toutefois se demander quel en serait l'intérêt pratique puisque l'information supplémentaire apportée ne porterait que sur des espèces rares dans les contenus digestifs.

En résumé, nous considérons que la méthode des pelotes, aussi bien que celle des contacts, sont basées sur une approche bidimensionnelle de l'importance relative de chaque item présent dans les contenus digestifs. Le matériel étant bien étalé et en conséquence ayant

presque toujours la même épaisseur, les résultats constituent néanmoins également une approche du volume. Dans le cas de la méthode des contacts, ce dernier point n'est sans doute valable qu'en l'absence d'un épiphytisme important par des algues encroûtantes.

Conversion poids sec-volume des algues

Comme nous l'avons montré plus haut, la méthode des pelotes et souvent la méthode de contacts aboutissent à une approche du volume des items dans le contenu digestif. Or, pour le peuplement phytobenthique, nos résultats sont exprimés en biomasse. Une comparaison entre les deux (utilisation de l'indice d'IVLEV p.e.) n'est donc pas possible directement, bien que de nombreux auteurs aient procédé à cette comparaison. La conversion nécessaire ne peut aller que dans le sens poids sec → volume, car la biomasse des espèces dans le contenu digestif est très faible et rend les extrapolations incertaines. En conséquence, le rapport qui doit être mesuré est une sorte de « masse volumique » : poids sec sur volume frais de chaque espèce d'algue dominante dans le peuplement phytobenthique.

Tableau IV. — Les « masses volumiques » des espèces algales dominantes dans le peuplement phytobenthique. Mesures effectuées sur des prélèvements de juin 1988. La rubrique « Autres algues » correspond à la même rubrique du tableau V.

| Espèces algales | Mas. vol. | Espèces algales | Mas. vol. |
|----------------------------|-----------|-------------------------|-----------|
| Corallinaceae encroûtantes | 1.34 | Rhodomenia ardissoni | 0.34 |
| Amphiroa rigida | 1.27 | Cystoseira stricta | 0.31 |
| Amphiroa cryptarthrodia | 1.26 | Acetabularia acetabulum | 0.29 |
| Corallina elongata | 1.15 | Padina pavonica | 0.25 |
| Corallina granifera | 0.68 | Dictyota et/ou Dilophus | 0.22 |
| Cladophora sp. | 0.55 | Cystoseira compressa | 0.18 |
| Sphacelaria cirrosa | 0.47 | Laurencia microcladia | 0.13 |
| Stypocaulon scoparium | 0.43 | Codium bursa | 0.11 |
| Liagora viscida | 0.41 | | |
| Polysiphonia sp. | 0.35 | Autres algues | 0.47 |

Les résultats (tabl. IV) montrent que les « masses volumiques » peuvent s'éloigner fortement de l'unité (0.11 à 1.34), ce qui souligne l'importance de cette conversion pour une comparaison éventuelle. La mesure de la « masse volumique » n'alourdit pas significativement la méthode puisque le tri des algues et la mesure du poids sec doivent être faits de toutes façons.

LE PEUPEMENT PHYTOBENTHIQUE

Analyse pour le mois de juillet 1987

Le peuplement végétal pour le mois de juillet (la frange infralittorale exclue) est constitué par une mosaïque de taches à strate gazonnante très rase, alternant avec des taches à strate arbustive bien développée et représentée par les espèces :

- *Amphiroa rigida*
- *Codium bursa*
- *Cystoseira balearica*
- *Cystoseira compressa*
- *Dilophus fasciola* et/ou
Dictyota dichotoma
- *Liagora viscida*
- *Padina pavonica*
- *Stypocaulon scoparium*

Tableau VI. — Variation saisonnière du peuplement photophile superficiel (0.75 à 1.75 m de profondeur) sur substrat rocheux et strate à laquelle appartient chaque espèce d'algue (entre parenthèses). Biomasse moyenne des algues (en g de poids sec) et pourcentage. La rubrique « Gazon », distinguée uniquement pour le mois de mars, comporte un mélange d'algues difficiles à séparer car complètement intriquées. Les principales de ces algues sont désignées par la lettre « G » sur les lignes correspondantes (*). En conséquence, les biomasses totales des Rhodophyta et Phaeophyta sont sous-estimées pour ce mois. La rubrique « Autres algues » contient toutes les espèces algales à très faible biomasse.

(a) : arbustive, (g) : gazonnante, (e) : encroûtante.

— : Absence ou biomasse très faible.

| Saison | octobre | | mars | | juillet | |
|---------------------------------------|------------------|------|------------------|-------|------------------|------|
| | 1 m ² | % | 1 m ² | % | 1 m ² | % |
| <i>Rhodophyta</i> | | | | | | |
| <i>Amphiroa cryptarthrodia</i> (a) | 28.8 | 5.9 | — | — | — | — |
| <i>Amphiroa rigida</i> (a) | — | — | 11.9 | 1.9 | 5.4 | 0.7 |
| <i>Ceramium</i> sp. plur. (g) | — | — | G | G | — | — |
| <i>Corallina elongata</i> (a) | 133.1 | 27.1 | 91.9 | 14.4 | 32.0 | 4.1 |
| <i>Corallina granifera</i> (a) | 18.1 | 3.7 | 2.5 | 0.4 | 11.0 | 1.4 |
| <i>Corallinaceae</i> encroûtantes (e) | 91.3 | 18.6 | 331.3 | 51.8 | 477.5 | 61.6 |
| <i>Gelidium crinale</i> (g) | 48.1 | 9.8 | G | G | 2.6 | 0.3 |
| <i>Gelidium pulchellum</i> (g) | — | — | 1.3 | 0.1 | — | — |
| <i>Jania rubens</i> (a) | 17.5 | 3.6 | 4.4 | 0.7 | — | — |
| <i>Laurencia microcladia</i> (a) | 1.3 | 0.3 | 3.1 | 0.5 | 3.7 | 0.5 |
| <i>Laurencia pinnatifida</i> (a) | 0.6 | 0.1 | 2.5 | 0.4 | 0.6 | 0.1 |
| <i>Liagora viscida</i> (a) | — | — | — | — | 0.9 | 0.1 |
| <i>Polysiphonia</i> sp. plur. (g) | 65.0 | 3.2 | — | — | — | — |
| <i>Rhodymenia ardissoni</i> (g) | — | — | — | — | 2.1 | 0.3 |
| Total Rhodophyta | 403.8 | 82.2 | >448.9 | >70.2 | 535.8 | 69.1 |
| <i>Phaeophyta</i> | | | | | | |
| <i>Cystoseira balearica</i> (a) | 6.3 | 1.3 | — | — | 14.1 | 1.8 |
| <i>Cystoseira compressa</i> (a) | 4.4 | 0.9 | — | — | 7.8 | 1.0 |
| <i>Cystoseira stricta</i> ? (a) | — | — | — | — | 0.6 | 0.1 |
| <i>Dictyota dichotoma</i> et/ou | | | | | | |
| <i>Dilophus fasciola</i> (a) | — | — | — | — | 5.1 | 0.7 |
| <i>Feldmannia</i> sp. plur. (g) | — | — | G | G | — | — |
| <i>Padina pavonica</i> (a) | 9.4 | 1.9 | 18.8 | 2.9 | 81.6 | 10.5 |
| <i>Sphacelaria</i> sp. plur. (g) | 13.1 | 2.7 | G | G | 2.1 | 0.3 |
| <i>Stypocaulon scoparium</i> (a) | 25.0 | 5.1 | 5.0 | 0.8 | 95.2 | 12.3 |
| Total Phaeophyta | 58.2 | 11.8 | >23.8 | >3.7 | 206.5 | 26.7 |
| Gazon | | | 147.5 | 23.1 | | |
| <i>Chlorophycophyta</i> | | | | | | |
| <i>Acetabularia acetabulum</i> (a) | — | — | — | — | 1.5 | 0.2 |
| <i>Codium bursa</i> (a) | — | — | — | — | 26.3 | 3.4 |
| <i>Cladophora</i> sp. plur. (g) | — | — | — | — | 0.6 | 0.1 |
| Total Chlorophycophyta | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 28.4 | 3.7 |
| Autres algues | 29.4 | 6.0 | 19.4 | 3.0 | 3.8 | 0.5 |
| Biomasse totale | 491.4 | | 639.6 | | 774.5 | |

* D'autres algues contribuent, dans une moindre mesure, à la composition de la rubrique « Gazon » : *Antithamnion cruciatum*, *Dasya ocellata*, « *Falkenbergia rufolanosa* », *Herposiphonia secunda*, *Polysiphonia* sp. plur., *Spyridia filamentosa*, *Taenioma nanum*, *Enteromorpha* sp. et *Phaeophila dendroides*.

augmentent leur importance en été (*Padina pavonica*) ou en automne (*Corallina elongata*) ; enfin, il y a des taxons qui « disparaissent » pendant la saison chaude (*Polysiphonia sp. plur.*). Le problème de l'hétérogénéité du peuplement ne nous permet pas une analyse sérieuse de l'ensemble des données. Même au niveau spécifique (p.e. pour *Padina pavonica*), des algues dont la présence était visiblement beaucoup plus importante pendant l'été sur le terrain ne montrent pas de différences statistiquement significatives. L'explication réside dans le fait que des relevés qui coïncident avec des zones pauvres ou broutées (p.e. gazon ras) augmentent trop la variance intra-saisonnière et masquent les différences inter-saisonnières.

— (iii) Si on regarde les trois grandes unités systématiques (tabl. VI), on remarque une dominance en biomasse des Rhodophyta pendant toutes les saisons étudiées. Les Phaeophyta, également présentes toute l'année, jouent un rôle plus important uniquement pendant l'été qui est la seule saison où les Chlorophycophyta « apparaissent ».

Si on classe les algues selon la strate à laquelle elles appartiennent (arbustive, gazonnante, encroûtante, cf. tabl. VI) on remarque que la structure spatiale du peuplement varie en fonction de la saison (tabl. VII).

Tableau VII. : Biomasse moyenne (en g de poids sec par m² et %) et variations saisonnières des trois strates composant le peuplement benthique. Le total des trois strates n'atteint pas 100 % : nous n'avons en effet pas pris en compte la rubrique « Autres algues » du tableau VI.

| Saison | octobre | | mars | | juillet | |
|----------------|------------------|-------------|------------------|-------------|------------------|-------------|
| | 1 m ² | % | 1 m ² | % | 1 m ² | % |
| Strates | | | | | | |
| arbustive | 244.5 | 49.8 | 141.4 | 22.1 | 258.8 | 36.9 |
| gazonnante | 126.2 | 25.9 | 147.5 | 23.1 | 7.4 | 1.0 |
| encroûtante | 91.3 | 18.6 | 331.3 | 51.8 | 477.5 | 61.6 |
| Total | | 94.3 | | 97.0 | | 99.0 |

Pour ce classement, les algues appartenant à la strate épiphyte sont incluses dans la strate gazonnante, où elles se rencontrent également régulièrement. Il faut encore préciser que des algues normalement à port arbustif (*Polysiphonia sp. plur. etc.*) ont été considérées comme faisant partie du gazon, à cause de leur taille trop petite. Par rapport aux mois d'octobre et de mars, la strate gazonnante est très limitée en juillet. Des algues comme *Cystoseira sp. plur.*, *Dictyota dichotoma* et/ou *Dilophus fasciola*, *Padina pavonica* et *Stypocaulon scoparium*, auparavant bien cachées parmi les algues gazonnantes, ont à cette période un port arbustif. Les *Cystoseira sp. plur.* qui, lorsqu'elles sont bien développées, constituent une strate arborescente, restent ici en permanence dans la strate arbustive, en raison du surpâturage.

LE REGIME ALIMENTAIRE DES OURSINS

Les facteurs impliqués dans le régime alimentaire d'un oursin régulier sont tellement variés et exigent l'étude de tant de paramètres

(biochimiques, physiologiques, biologiques, éthologiques, environnementaux) que nous ne pouvions aborder que très peu d'entre eux dans le cadre de ce travail. Quoi qu'il en soit, une étude de l'écologie trophique des oursins réguliers, au moins des herbivores, ne peut conduire à une image complète de leur régime alimentaire que si elle porte sur un cycle annuel. Le facteur saisonnier est parfois prépondérant pour la variabilité du régime alimentaire (LAWRENCE, 1975 ; NEDELEC, 1982 ; VERLAQUE, 1987) et il fait que les pics des différents types de végétations se reflètent nettement dans la composition des contenus digestifs des oursins.

En ce qui nous concerne, les trois saisons étudiées ont été choisies au voisinage du maximum annuel, du minimum annuel et d'une valeur intermédiaire de la température de l'eau (AUGIER *et al.*, 1980). Elles permettent donc de tracer les grandes lignes du régime alimentaire des oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus*.

Même si le régime alimentaire des oursins *A. lixula* et *P. lividus* apparaît très diversifié (une analyse rapide du contenu digestif d'un individu révèle facilement 30-40 espèces), les items qui dominent sont toujours très peu nombreux. En effet, 3-6 items représentent 55-75 % de leurs contenus digestifs (tabl. VIII).

Ces deux espèces d'oursins ont présenté un régime herbivore (total flore compris entre 75-99 % et 90-100 % respectivement). Cette conclusion se trouve en accord avec les études de nombreux autres auteurs (KEMPF, 1962 ; LAWRENCE, 1975 ; NEDELEC, 1982 ; VERLAQUE et NEDELEC, 1983 ; VERLAQUE, 1984, 1987) au moins pour ce qui concerne *P. lividus*. La faune est également consommée, mais les faibles contributions observées et la petitesse des organismes ingérés semblent indiquer que surtout pour *P. lividus* cette consommation est fortuite et liée à la présence de ces organismes sur les végétaux ingérés. Chez *A. lixula*, la contribution plus élevée en mars (tabl. X) (seule saison où la consommation de la faune est significativement plus élevée que celle de *P. lividus* : U. de MANN et WHITNEY = 25, $U_{0.05(2),5,5} = 23$ $P = 0.005$), et la taille parfois plus importante que chez *P. lividus* des items animaux ne nous permettent pas d'accepter indiscutablement la même hypothèse, d'autant plus que d'autres auteurs parlent d'un régime omnivore (MONTEIRO MARQUES, 1984), ou même carnivore (HARMELIN, 1981) dans le cas de biotopes particuliers (grottes sous-marines obscures). La présence de morceaux de coquille de Cirripèdes dans le contenu digestif d'un individu, confirme, d'ailleurs, l'efficacité de l'appareil masticateur de cette espèce. D'autre part, un Crustacé de taille beaucoup plus importante (9 mm) que les pelotes, trouvé entier dans le contenu digestif d'un autre individu, montre ses capacités de capture d'organismes mobiles. D'une façon générale, comme LAWRENCE (1975) le signale, on ne peut pas classer une espèce d'oursin strictement dans une catégorie de régime alimentaire (p.e. herbivore obligatoire) même si ses aliments dominants à un moment et à un lieu donné appartiennent à un type précis. En effet, les aliments peuvent changer en fonction du biotope, de la saison et des ressources disponibles.

La récupération et l'utilisation de *Posidonia oceanica* sous forme d'épave (feuilles ou écailles « brunes » ou « blanches »), associée au réflexe de « couverture » ou « heaping behavior » (VERLAQUE, 1987), joue un certain rôle uniquement pour *P. lividus* et pour les mois octobre (CPI jusqu'à 24 %) et mars. En juillet, la faible consommation de *P. oceanica* montre qu'elle est délaissée au profit des Dictyotales, qui sont plus appréciées. En Corse, NEDELEC (1982) observe des valeurs encore plus importantes (CCi > 48 %) des *P. oceanica* consommés sous formes d'épave. L'utilisation des ressources végétales sous forme d'épave par les oursins peut même concerner des plantes terrestres et a été signalée jusqu'à de très grandes profondeurs (LAWRENCE, 1975). Ce mode d'alimentation ainsi que la possible absorption de microparticules ou de matière organique dissoute (LAWRENCE, 1975 ; REGIS,

Tableau VIII. — Items dominants dans les contenus digestifs moyens des oursins *A. lixula* et *P. lividus* provenant du peuplement photophile de substrat dur. Contributions dues aux présences (CPI), exprimées en pourcentage pour les trois saisons étudiées.

Arbacia lixula

Paracentrotus lividus

JUILLET

| | % |
|-----------------------------|------|
| Corallinaceae encroûtantes | 46.6 |
| Sable | 10.0 |
| Phaeophila dendroides et/ou | |
| Blastophysa polymorpha | 7.1 |
| Sphacelaria sp. plur. | 4.1 |
| Ectocarpaceae | 4.0 |
| | 71.8 |

| | % |
|--------------------------|------|
| Padina pavonica | 53.9 |
| Dictyota dichotoma et/ou | |
| Dilophus fasciola | 9.4 |
| Cystoseira sp. plur. | 4.7 |
| | 68.0 |

MARS

| | % |
|-----------------------------|------|
| Corallinaceae encroûtantes | 15.5 |
| Phaeophila dendroides et/ou | |
| Blastophysa polymorpha | 14.1 |
| Hydrozoaires | 8.3 |
| Herposiphonia secunda | 7.7 |
| Cladophora sp. plur. | 4.8 |
| Sphacelaria sp. plur. | 4.6 |
| | 55.0 |

| | % |
|-----------------------------|------|
| Cystoseira sp. plur. | 32.4 |
| Posidonia oceanica | 9.5 |
| « Falkenbergia rufolanosa » | 8.9 |
| Corallina granifera et/ou | |
| Jania rubens | 7.8 |
| Corallinaceae encroûtantes | 7.7 |
| | 66.0 |

OCTOBRE

| | % |
|----------------------------|------|
| Corallinaceae encroûtantes | 36.8 |
| Cyanobacteria | 15.6 |
| Sphacelaria sp. plur. | 10.4 |
| Lophosiphonia sp. plur. | 8.1 |
| | 70.9 |

| | % |
|-----------------------------|------|
| Corallinaceae encroûtantes | 12.3 |
| Phaeophila dendroides et/ou | |
| Blastophysa polymorpha | 11.0 |
| Sphacelaria sp. plur. | 8.8 |
| Posidonia oceanica | 8.4 |
| Cyanobacteria | 7.4 |
| Corallina granifera et/ou | |
| Jania rubens | 7.3 |
| | 55.2 |

1978) rendent les oursins partiellement ou complètement indépendants de la production primaire locale. Des hautes densités peuvent ainsi être maintenues dans des écosystèmes à faible production primaire.

PREFERENCES ET STRATEGIES ALIMENTAIRES

Comportement de racleage et de broutage

Dans le cadre actuel du peuplement phytobenthique de la station étudiée (tabl. VI, tabl. X) les deux oursins exploitent les ressources trophiques chacun avec sa propre stratégie alimentaire.

Arbacia lixula a présenté le comportement de racleur (« grazer » *sensu* OGDEN, 1976) en s'attaquant aux strates encroûtante et gazonnante (tabl. IX) à toutes les saisons étudiées. Sa préférence pour les Corallinaceae encroûtantes est apparue très marquée. Ce taxon occupait, en juillet, 47 % (en moyenne) du volume des contenus digestifs. Pourtant, l'indice d'IVLEV calculé est égal à 0.4 pour ce taxon, et traduit ainsi les problèmes de « saturation » (ignorés par cet indice) discutés plus loin, puisque les Corallinaceae encroûtantes se trouvent parmi les taxons dominants dans le peuplement phytobenthique (tabl. V et VIII). Cette forte préférence d'un taxon de la strate encroûtante nous permet de supposer que le sable (qui peut atteindre 22 % du volume des contenus digestifs) est probablement avalé accidentellement, lors du racleage de cette strate sur laquelle il se dépose. Le comportement de racleur justifie d'ailleurs la présence constante (et très importante en octobre) des Cyanobactéries benthiques dans le régime de cette espèce (tabl. X).

Tableau IX. — Variation saisonnière de la Dominance en fonction du volume (DVi, cf. Tabl. X) des espèces appartenant aux différentes strates dans le peuplement benthique et de la contribution moyenne (CPI en pourcentage de la fraction végétale) dans les contenus digestifs d'*A. lixula* (A) et de *P. lividus* (P) sur substrat rocheux. S. E., S. G. et S. A. : Strates encroûtante, gazonnante et arbustive. A. I. : Algues indéterminées, P. o. : *Posidonia oceanica*.

| Mois | octobre | | | mars | | | juillet | | |
|-------|---------|------|------|------|------|------|---------|------|------|
| | DVi | A | P | DVi | A | P | DVi | A | P |
| S. E. | 7.6 | 46.6 | 30.1 | 26.2 | 40.8 | 9.1 | 25.9 | 67.6 | 2.7 |
| S. G. | 46.4 | 46.6 | 36.7 | 44.6 | 45.4 | 30.8 | 1.7 | 19.9 | 9.9 |
| S. A. | 38.8 | 6.4 | 23.4 | 24.9 | 11.0 | 49.4 | 72.0 | 8.4 | 85.5 |
| A. I. | 7.0 | — | 0.7 | 4.4 | 1.1 | 1.0 | 0.6 | 4.0 | 1.0 |
| P. o. | — | 0.5 | 9.1 | — | 1.7 | 9.7 | — | 0.0 | 1.1 |

Les Corallinaceae encroûtantes ainsi que d'autres algues encroûtantes (*Phaeophila dendroides* et/ou *Blastophysa polymorpha*) ou gazonnantes (*Sphacelaria sp. plur.*) qu'*Arbacia lixula* exploite, se trouvent dans le peuplement phytobenthique en octobre, en mars et en juillet. Pourtant, son affinité pour les Corallinaceae encroûtantes n'apparaît se satisfaire qu'en octobre et en juillet (tabl. X). En mars on observe une baisse de la contribution de ce taxon dans les contenus digestifs. Une explication probable pourrait être le problème de l'accessibilité de ces algues calcaires encroûtantes et non de leur abondance qui est élevée. En effet, en mars la strate gazonnante prolifère et couvre les Corallinaceae encroûtantes. Donc, l'oursin est obligé d'ingérer en même temps les algues du gazon qui augmentent ainsi leur contribution

dans les contenus digestifs. De plus, des espèces évitées par *A. lixula* comme les *Gelidium sp. plur.* « protègent » parfois les Corallinaceae encroûtantes qui échappent ainsi à la prédation (VERLAQUE, comm. verb.). Ainsi, le facteur saisonnier n'agit nettement sur le régime alimentaire de cette espèce que pour cette période selon les résultats de l'analyse hiérarchique de nos données. En effet, les individus provenant du mois de mars apparaissent séparément des autres qui se regroupent plus ou moins entre eux (fig. 7A).

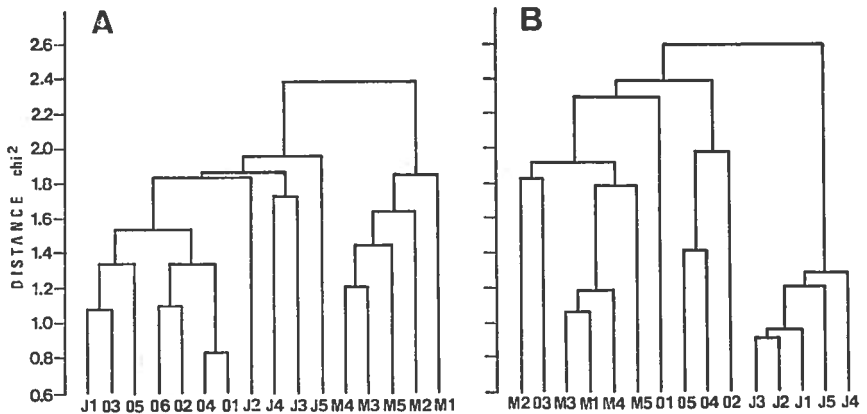


Figure 7. — Dendrogramme des distances χ^2 entre les contenus digestifs de l'ensemble des oursins *Arbacia lixula* (A) et *Paracentrotus lividus* (B) récoltés en octobre, en mars et en juillet, obtenus selon la méthode de l'association moyenne (MOUNTFORD, 1967). O(N), M(N), J(N) : Individu numéro N récolté en octobre, mars et juillet respectivement.

Paracentrotus lividus, qui est un brouteur (« browser » sensu OGDEN, 1976), a une préférence marquée pour la strate arbustive (tabl. IX). Cela apparaît nettement en juillet avec le pic saisonnier de Dictyotales et en mars avec l'attaque des *Cystoseira sp. plur.* (tabl. X). En octobre, le pourcentage élevé de *Corallina elongata*, une algue qui est fortement évitée par les deux espèces, dans la strate arbustive (tabl. VI), fait que la consommation de cette strate est plus faible que son abondance dans le peuplement phytobenthique (tabl. IX). Les Phaeophyta de l'ordre des Dictyotales dominant dans les contenus digestifs pendant la saison chaude : *Padina pavonica* représente 54 % (en moyenne) avec un indice d'IVLEV de 0.4 (cf. plus loin pour les problèmes de « saturation ») ; *Dictyota dichotoma* et/ou *Dilophus fasciola* représente 9 % (en moyenne) avec un indice d'IVLEV de 0.9. Par contre, *Cystoseira sp. plur.*, qui joue en général un rôle important dans l'alimentation de *P. lividus* sur substrat dur (NEDELEC, 1982 ; VERLAQUE, 1984 ; VERLAQUE 1984 ; VERLAQUE, 1987 ; KNOEPFFLER-PEGUY *et al.*, 1987), est consommé en quantités relativement faibles en juillet (5 % en moyenne).

Le fait que les espèces préférées par *P. lividus* ne sont pas abondantes toute l'année oblige cet oursin à s'adapter, se reportant vers des espèces abondantes et accessibles à la fois dans son milieu. En conséquence, il suit les variations saisonnières du peuplement qui se

reflètent plus ou moins dans son régime alimentaire. L'analyse hiérarchique de nos données a séparé le mois de juillet, et moins nettement les mois d'octobre et de mars entre eux (fig. 7B).

Les taxons vers lesquels *P. lividus* se dirige en octobre (Coralinaeae encroûtantes, *Phaeophila dendroides* et/ou *Blastophysa polymorpha*, Rhodomelaceae) ne sont pas préférés en présence simultanée des Dictyotales ou des *Cystoseira sp. plur.* les autres mois (tabl. X). On peut donc penser que, au moins en octobre, cet oursin est contraint à s'éloigner de son régime préféré. De la même façon on ne peut pas rejeter l'hypothèse que ce phénomène se rencontre également en mars. En effet, les *Cystoseira sp. plur.* qui dominent dans les contenus digestifs des oursins prélevés en mars pourraient résulter d'une courte visite de la frange superficielle battue de l'infralittoral par ces oursins puisqu'elles ne sont pas présentes dans les relevés du peuplement phytobenthique. D'autres espèces d'oursins (*Strongylocentrotus purpuratus*, *S. franciscanus*) se montrent également sélectives en période d'abondance des ressources et s'éloignent de leur régime quand la pression due au surpâturage augmente (LEIGHTON, 1966).

L'indice d'IVLEV

Pour la distinction des espèces préférées, évitées et indifférentes, l'indice d'IVLEV nous a permis d'avoir une première image du choix des oursins. Il convient toutefois de souligner que cet indice a été utilisé avec prudence car il ne tient pas compte de nombreux facteurs importants :

(i) l'abondance critique d'une espèce dans le peuplement phytobenthique. Une espèce préférée lorsqu'elle est abondante peut apparaître comme évitée (selon l'indice d'IVLEV) lorsque son abondance tombe au-dessous d'un seuil ;

(ii) la « saturation » des contenus digestifs par une espèce donnée. Une espèce dominante dans les contenus digestifs ne peut donner que de faibles valeurs de l'indice d'IVLEV si elle se trouve en grande quantité dans le peuplement phytobenthique, même si elle est fortement préférée ;

(iii) l'accessibilité d'une espèce proie dans le milieu.

L'appel à des théories de stratégie alimentaire (HARPER, 1969 ; PAINE et VADAS, 1969 ; AYALA et CAMPBELL, 1974 ; MURDOCH et OATEN, 1975 ; VADAS, 1977 ; OGDEN et LOBEL, 1978 ; LUNDBERG, 1980) se révèle ainsi indispensable pour expliquer les résultats parfois contradictoires, fournis par l'indice d'IVLEV.

Ces remarques étant faites, nous avons classé un taxon algal (tabl. XVII) comme :

— « préféré » par une espèce d'oursin quand il présente une forte valeur d'indice de IVLEV (supérieure ou égale à 0.4) même pour une seule saison étudiée.

— « évité » quand, chaque fois qu'il présente une abondance importante (DVI supérieur ou égale à 1 %) dans le peuplement phytobenthique, l'indice d'IVLEV est faible (inférieur ou égal à —0.4) ou quand il est pratiquement toujours absent des contenus digestif alors

qu'il est présent, mais en faible abondance (DVI inférieure à 1 %) dans le peuplement phytobenthique.

— « indifférent » dans tous les autres cas.

Tableau XVII. — Classement des taxons algaux du peuplement phytobenthique suivant les préférences des oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* pour l'ensemble des périodes étudiées (octobre, mars et juillet). Le classement des taxons désignés par un point d'interrogation (?) pose des problèmes si l'on tient compte d'autres facteurs que la valeur de l'indice d'IVLEC (cf. texte).

Taxons « préférés » par *A. lixula*
et « évités » ou « indifférents »
à *P. lividus*

Acrochaetium sp. (?)
Ceramium diaphanum (?)
Cladophora sp. plur. (?)
Ectocarpaceae (?)
Laurencia pinnatifida

Taxons « préférés » par *P. lividus*
et « évités » ou « indifférents »
à *A. lixula*

Cystoseira sp. plur.
Dictyota dichotoma et/ou
Dilophus fasciola
« Falkenbergia rufolanosa »
Laurencia microcladia (?)
Padina pavonica
Polysiphonia sp. plur. (?)

Taxons « préférés » par les deux
espèces d'oursins

Corallinaceae encroûtantes (?)
Corallina granifera et/ou
Jania rubens
Herposiphonia secunda (?)
Lophosiphonia sp. (?)
Phaeophila dendroides et/ou
Blastophysa polymorpha (?)
Sphacelaria sp. plur.
Stypocaulon scoparium

Taxons « évités » par les deux
espèces d'oursins

Amphiroa cryptarthrodia
Amphiroa rigida
Codium bursa
Corallina elongata
Gelidium sp. plur.
Liagora viscida
Rhodymenia ardissoni (?)

Nous sommes bien conscients que ce classement est arbitraire et de valeur relative. Dans chaque catégorie distinguée, ainsi qu'entre les différentes catégories, il y a une gradation continue du « préféré » jusqu'à l'« évité ». Seule la co-présence de tous les taxons en quantités égales et non limitantes dans le milieu des oursins (cas irréaliste sans aucun sens écologique) pourrait nous fournir toute la gamme de ses préférences. Donc, ce classement général résume le choix alimentaire « moyen » sur l'ensemble de la période étudiée.

Si on regarde ce qui se passe à chaque saison prise séparément, on s'aperçoit que les taxons préférés au cours d'une saison ne le restent pas forcément au cours d'une autre. Nous avons distingué trois catégories : (i) les taxons préférés pendant toute la période étudiée, (ii) les taxons préférés pendant une saison mais évités ou indifférents au cours d'une autre (iii) les taxons évités ou indifférents au cours de l'ensemble de la période étudiée (l'utilisation des termes : préférés, évités, et indifférents se fait selon la valeur de l'indice d'IVLEV ; cf. MATERIEL ET METHODES).

Taxons préférés pendant toute la période étudiée

Ces taxons sont toujours présents dans le biotope en raison de leur cycle biologique (espèces pérennantes par exemple) même si leur

accessibilité peut varier. Ils semblent résulter d'une co-évolution entre proie et prédateurs dans le même biotope. La stratégie et surtout les divers mécanismes défensifs ou adaptatifs développés par ces algues pourraient être une explication de cette permanente coexistence.

En ce qui concerne la gestion du milieu, DANCE (1985, 1987) a observé que les individus de *P. lividus*, dans l'herbier de *Posidonia oceanica* de la baie de Port-Cros aussi bien que sur substrat dur, se déplacent régulièrement. Puisque la ressource ne paraît pas limitante, compte tenu des densités d'oursins rencontrés dans l'herbier, et donc qu'elle ne suffit pas à expliquer le déplacement des oursins, DANCE a suggéré que ces déplacements correspondent à une stratégie de gestion rationnelle de la ressource. Ainsi, le changement du point de broutage empêcherait la destruction locale complète de la végétation (qu'un comportement sédentaire provoquerait), en lui fournissant le temps nécessaire pour récupérer les pertes provoquées.

Le cas des Corallinaceae encroûtantes et de l'oursin *A. lixula* correspond bien aux taxons préférés durant toute la période étudiée. La plus faible contribution de ce taxon en mars (et la plus faible valeur de l'indice d'IVLEV qu'elle entraîne) ne signifie pas du tout qu'il n'est pas préféré comme cela a déjà été évoqué plus haut. La voracité de cet oursin pour les algues calcaires encroûtantes semble être un phénomène général (KEMPF, 1962 ; NEIL et LARKUM, 1965). Pourtant, ces algues arrivent à coexister avec l'oursin. On pourrait supposer deux causes possibles : (i) Les refuges stationnels (VERLAQUE, 1987) qui sont nombreux et étendus (zones couvertes par la strate arbustive ou arborescente, zones ou taches couvertes par des espèces fortement évitées par les oursins, etc.). C'est un mécanisme défensif (« Escape in space » selon LUNDBERG, 1980) apparemment efficace, par lequel les algues échappent partiellement à la prédation en se repliant dans des sites inaccessibles à leurs prédateurs. (ii) La biologie des Corallinaceae encroûtantes. Elles apparaissent comme un taxon vraiment adapté et peut-être même dépendant du broutage. D'abord, elles possèdent une zone de croissance couverte par une couche « protectrice » (l'épithalle), qui est ainsi plus difficilement atteinte par le broutage que si elle était nue. Même si cette zone est attaquée, sa régénération par la partie basale du thale est rapide. Une zone de croissance marginale existe également. Donc, le broutage, non seulement ne détruit pas ce taxon, mais lui offre même un service « anti-fouling » sans lequel une strate dressée se développerait, favorisant leur remplacement par une sous-strate sciaphile. On peut donc supposer une sorte de symbiose, de même type que celle qui a été observée entre des mollusques racleurs et *Ralfsia californica* (algue brune, encroûtante) (DETHIER, 1981) ou *Clathromorphum circumscriptum* (Corallinaceae encroûtante) (STE-NECK, 1982).

Les *Sphacelaria sp. plur.* (*S. cirrosa*, *S. tribuloides*), bien préférés par les deux espèces d'oursins en octobre et en juillet (en mars ils n'ont pas été distingués du reste du « gazon », cf. tabl. X) doivent également être classés dans cette catégorie. Les mécanismes expliquant leur permanente coexistence avec les oursins semblent être totalement différents dans ce cas : (i) une stratégie de type « r » avec reproduction pendant toute l'année ; (ii) la morphologie de cette algue ; elle est

filamenteuse et la plupart du temps épiphyte avec un spectre de substrats très large ; donc, il est presque impossible qu'elle soit exterminée, puisque des filaments survivent toujours intriqués quelque part d'où peuvent donner de nouvelles régénérations.

En ce qui concerne *P. lividus*, à part les *Sphacetaria sp. plur.*, il n'y a pas d'espèces que nous puissions classer dans cette catégorie, vu que la frange superficielle battue de l'infralittoral, qui abrite probablement de telles espèces, a été exclue de notre étude.

Taxons tantôt préférés, tantôt évités ou indifférents

Ces taxons sont préférés par une espèce d'oursin pendant une saison mais évités ou indifférents au cours d'une autre. Il s'agit encore de taxons présents en permanence dans le biotope. Ce comportement d'abandon d'un taxon par l'oursin peut avoir des causes diverses. Nous ne pouvons pas vérifier quels mécanismes, parmi ceux que nous citons (sans que la liste en soit limitative), interviennent vraiment. Pourtant, leur énumération nous a paru nécessaire pour illustrer la complexité qui régit le choix des proies par ces oursins.

— Une espèce algale peut être abandonnée par un oursin parce qu'une autre plus intéressante (en fonction de ses besoins, de ses habitudes et de ses capacités de broutage) est apparue. Ceci pourrait être le cas du *Stypocaulon scoparium*, abandonné complètement en juillet par les deux espèces d'oursins qui le préfèrent en mars. A cette saison, les oursins ne trouvent pas leurs algues préférées en quantité importante, comme on l'a vu plus haut.

— Des conditions momentanément favorables peuvent donner accès à des algues inaccessibles (« escape in space ») auparavant. Nous pouvons citer par exemple l'absence d'hydrodynamisme en périodes très calmes de l'année, permettant à *P. lividus* de trouver ses algues bien-aimées, les *Cystoseira sp. plur.*, au niveau de la frange supérieure de l'infralittoral. De même, le broutage de *Nemoderma tingitanum* par *A. lixula* (tabl. XI), algue brune de la base du médiolittoral, ne peut correspondre qu'à des périodes de mer calme et de hautes eaux.

— La prédation qui dépend de l'abondance (« switching » ou « apostatic feeding ») est un comportement alimentaire qui peut réguler le choix de la proie en fonction de son abondance dans le milieu (HARPER, 1969 ; MURDOCH et OATEN, 1975 ; LUNDBERG, 1980). Une telle stratégie maintient la diversité des proies dans le milieu (« frequency-dependent selection », AYALA et CAMPBELL, 1974) et optimise le rendement de l'alimentation. En effet, une algue cesse d'être intéressante (elle est « switched », déconnectée) pour l'oursin quand son abondance tombe au-dessous d'un seuil critique, et exige pour sa recherche plus d'énergie qu'elle ne peut en offrir (SCHOENER, 1982). Le pic estival des Dictyotales (surtout de *Padina pavonica*) pourrait être le « switch » qui stimule *P. lividus* pour commencer la consommation intense de ces algues qui sont abandonnées aux autres saisons. Beaucoup plus incertain est le classement de « *Falkenbergia rufo-lanosa* » ici, puisqu'il n'a pas été quantifié lors du tri des relevés du peuplement phytobenthique en mars (inclus dans le « gazon »). A cette saison, où

il est assez abondant dans les contenus digestifs de *P. lividus*, il se développe fréquemment sous forme de thalles libres sur le fond en formant des tapis (VERLAQUE, comm. verb.) et il peut donc également arriver sous forme d'épave, difficilement quantifiable.

— La physiologie des algues peut entraîner des variations importantes de leur composition biochimique au cours d'une année (MUNDA, 1961). L'apparition des substances répulsives (« repellents ») ou toxiques (mécanismes défensifs) peut rendre les algues imangeables. Inversement, la disparition des substances attractives ou la baisse de la valeur nutritive (fonction de la vitesse d'ingestion et de l'efficacité d'absorption) peuvent être la cause de la perte de l'intérêt des oursins pour les algues en question (VADAS, 1977). En ce qui concerne ce problème, plusieurs auteurs (HARPER, 1969 ; PAINE et VADAS, 1969 ; VADAS, 1977 ; LUNDBERG, 1980) ont signalé que le choix des herbivores ne concerne pas forcément les proies les plus riches énergétiquement. LAWRENCE (1975) a souligné qu'une telle conclusion n'est pas évidente quand on travaille sur la valeur énergétique totale des végétaux proies, puisque l'importance des facteurs digestion, absorption et assimilation est prépondérante. Bien sûr, rien ne peut exclure la combinaison des facteurs biochimiques et d'abondance (PAINE et VADAS, 1969 ; OGDEN, 1976 ; VADAS, 1977 ; OGDEN et LOBEL, 1978).

Concernant l'abandon du *Stypocaulon scoparium* en juillet, nous avons formé l'hypothèse (plus haut) que des algues plus appréciées soient alors présentes. Des expériences en aquarium montrent que, en juillet *Stypocaulon scoparium* est fortement évité, quelle que soit l'espèce avec laquelle il est confronté, ce qui permet de penser que sa composition chimique à cette période peut constituer une autre explication à son évitement (ODILE et BOUDOURESQUE, comm. verb.).

— Enfin, la prolifération pendant une saison, des espèces gazonnantes, encroûtantes ou épiphytes au-dessous ou sur des algues préférées par les oursins, peut entraîner leur ingestion involontaire et inévitable. Dans ce cas-là, on est devant un artéfact : ces espèces, évidemment pas évitées mais probablement indifférentes, vont se trouver dans les contenus digestifs en quantités importantes, bien que les oursins ne les aient pas sélectionnées directement. *Phaeophila dendroides* et/ou *Blastophysa polymorpha* pourraient être classées dans cette catégorie, en ce qui concerne *A. lixula*. Il semble que ce taxon soit avalé lors du racleage des Corallinaceae encroûtantes (taxon fortement préféré comme il a été évoqué plus haut) qui sont vraisemblablement le but principal de l'oursin. Nous ne pouvions toutefois pas rejeter l'hypothèse que les oursins apprécient ou même préfèrent consommer à la fois les deux taxons, quand ils les trouvent ensemble. L'hypothèse inverse pourrait être faite pour *P. lividus* bien que les résultats de mars (tabl. X) ne la supportent pas. La contribution des Corallinaceae encroûtantes dans leur contenu digestif en octobre pourrait être dans ce cas le résultat de leur attirance par *Phaeophila dendroides* et/ou *Blastophysa polymorpha*.

Les taxons évités ou indifférents

Parmi ces taxons, évités ou indifférents au cours de l'ensemble de la période étudiée on distingue :

— les algues plus ou moins répulsives, probablement à cause de leur composition chimique (mécanismes de défense chimique) ou de leur structure (mécanisme de défense structurelle) (LAWRENCE, 1975 ; OGDEN, 1976 ; VADAS, 1977 ; OGDEN et LOBEL, 1978 ; LUNDBERG, 1980) ou enfin pour des raisons inconnues. Ces algues correspondent à la catégorie distinguée plus haut sous le nom « Taxons évités par les deux espèces » (tabl. XVII), à laquelle il faut ajouter *Cystoseira sp. plur.* en ce qui concerne *A. lixula*. Ces espèces sont rarement rencontrées dans les contenus digestifs.

Les *Gelidium sp. plur.* semblent être évités à cause de substances répulsives. *Amphiroa sp. plur.* et *Corallina elongata* pourraient être évités par *P. lividus* à cause de leur forte calcification. En revanche, *A. lixula*, qui n'est pas gêné par ce facteur (son régime est dominé par des algues calcaires), ne peut pas les brouter probablement à cause de leur morphologie dressée. En effet, leur broutage exigerait qu'il grimpe sur leurs thalles, capacité que cet oursin ne possède pas (BOUDOURESQUE, comm. verb.). *Codium bursa* pourrait être évité par *A. lixula* d'abord parce qu'il est dressé. Par ailleurs, pour *A. lixula* comme pour *P. lividus*, il pourrait se poser un problème de « préhensibilité » : elle est constituée de filaments élastiques, tressés, et donc difficilement coupés ; si l'on ajoute sa faible « masse cellulaire » (comparer avec sa masse volumique, tabl. IV) rendent le temps nécessaire pour l'obtention d'une bouchée pourrait être très important par rapport au profit énergétique.

Le cas de *Rhodymenia ardissoni* pourrait être un artéfact dans la mesure où lors du tri, il était presque toujours trouvé à la base de *Corallina elongata* (algue fortement évitée) ; l'évitement de *Rhodymenia ardissoni* serait donc dû à son inaccessibilité.

— les algues qui se rencontrent parfois comme indifférentes, parfois comme évitées. Leur faible contribution dans les contenus digestifs montre qu'elles ne sont pas attractives pour les oursins, sans que cela les empêche d'être ingérées, plutôt accidentellement. Leur présence dans le régime alimentaire des oursins est fortuite et dépend surtout de leur abondance, de leur structure et de leur intrication avec des algues préférées dans le milieu. La forte diversité et l'intrication des espèces algales des biocénoses photophiles infralittorales de la région étudiée (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1967, COPPEJANS et BOUDOURESQUE, 1985) rend inévitable la prédation involontaire de telles algues. Ainsi, une partie importante des espèces rencontrées dans les contenus digestifs pourrait en fait se classer dans cette catégorie.

COMPARAISON ENTRE LA PARTIE TROPHIQUE DES NICHES ECOLOGIQUES DES DEUX ESPECES

Les travaux sur *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* le long des côtes françaises de la Méditerranée montrent une augmentation des populations de la première espèce depuis la fin du dernier siècle, époque à laquelle elle était rare (KEMPF, 1962). Ces deux espèces coexistent actuellement sur les substrats rocheux de l'infralittoral superficiel des côtes méditerranéennes et y sont les Echinoidea les plus abondants. Contrairement à *A. lixula*, qui se limite aux rochers infra-

littoraux, les populations de *P. lividus* fréquentent également l'herbier dense et dégradé de *Posidonia oceanica* (pour l'explication de différences sur la répartition spatiale de deux espèces voir HARMELIN *et al.*, 1981). Dans la baie de Port-Cros, AZZOLINA (1988) a mis en évidence, une migration constante de *P. lividus* des divers compartiments de l'herbier de *Posidonia oceanica* vers les substrats rocheux superficiels. Cette migration, qui s'effectue au fur et à mesure qu'il y a une réduction des effectifs des oursins sur le substrat rocheux superficiel, y maintient des densités relativement élevées. Son origine se trouve vraisemblablement, selon AZZOLINA (1988), dans les conditions favorables, sur le plan trophique, du biotope de destination.

Notre étude du régime de ces espèces d'oursins, sur substrat rocheux superficiel, permet la définition de la partie trophique de la niche écologique (« feeding-niche ») de chacune d'entre elles, l'examen d'une compétition éventuelle sur ce plan, au stade adulte, ainsi que d'autres relations liées au comportement alimentaire. Pour juger de la possibilité d'existence d'une compétition, considérée comme un problème écologique d'importance majeure (SCHOENER, 1982), nous allons nous baser sur la quantification du chevauchement des spectres trophiques des deux espèces.

Auparavant, il nous semble nécessaire de garder dans l'esprit quatre remarques concernant la station étudiée :

(i) l'approvisionnement des substrats durs superficiels par des individus de *P. lividus* émigrés. Donc, l'existence d'un stock d'individus adultes de cette espèce d'oursin, capable d'occuper rapidement chaque place libérée dans le biotope (le nombre de ces places dépendant naturellement des ressources disponibles).

(ii) la prédation des populations d'oursins, peut-être pas capable de réguler efficacement leurs densités sur le substrat rocheux. Le comportement non-cryptique des oursins dans ce biotope accroît la vraisemblance d'une telle suggestion (BOUDOURESQUE, comm. verb.). *Marthasterias glacialis* (Asteroidea, étoile de mer), qui semble être un des prédateurs les plus importants, consomme annuellement 10 % de la population adulte de *P. lividus* et peu d'*A. lixula* dans la station étudiée (DANCE, 1985 ; SAVY, 1985 ; DANCE et SAVY, 1987).

(iii) la présence d'une maladie (cf. plus loin) qui a décimé les populations d'oursins (AZZOLINA, 1988).

(iv) la présence de deux autres espèces herbivores importantes, participant à l'exploitation des ressources algales et présentes toute l'année dans le même biotope (*Sarpa salpa*, poisson et *Patella caerulea*, mollusque). Toutes les données concernant leur régime et leur stratégie alimentaire sont reprises des études de VERLAQUE (1985, 1987).

En ce qui concerne les stratégies alimentaires des deux espèces d'oursins, on a déjà vu qu'ils montrent des préférences assez poussées quant aux espèces consommées. Pour la distinction entre un « généraliste » et un « sélectif », si par le terme de « généraliste » on désigne un herbivore qui mange toutes les plantes qui se trouvent sur son chemin, dans l'exacte proportion où elles se trouvent, ces herbivores n'existent pas en milieu terrestre, comme HARPER (1969) le souligne. Il en est de même en milieu marin, même si on peut trouver là, des

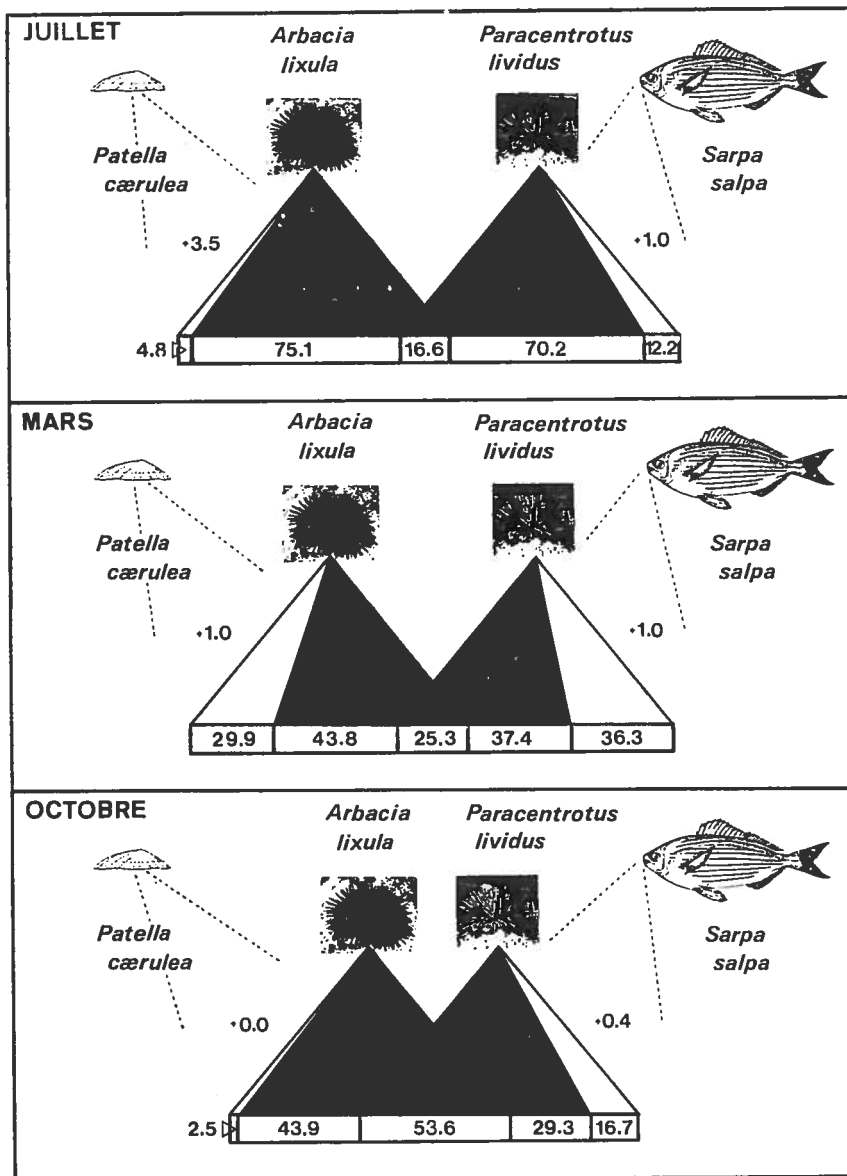
organismes qui s'approchent d'un tel comportement alimentaire. C'est déjà le cas de *Patella caerulea* caractérisé comme « racleur généraliste » par VERLAQUE (1987). Parmi les espèces d'oursins étudiées, *A. lixula* semble présenter une alimentation sélective. *P. lividus* choisit de s'attaquer, parmi les ressources potentielles, à celles qui présentent un stock important (Dictyotales, en été), en les abandonnant dès qu'elles deviennent plus rares (octobre, mars) pour se diriger vers d'autres ressources. C'est le comportement d'un « apostatic generalist » (*sensu* HARPER, 1969). Ces résultats sont cohérents avec le principe de SCHOENER (1969, 1971) selon lequel un « sélectif » est favorisé lorsque les ressources sont abondantes tandis qu'un « généraliste » est favorisé lorsqu'elles sont faibles. Dans notre cas, *A. lixula* (« sélectif ») dispose toujours d'une abondance suffisante de Corallinaceae encroûtantes. *P. lividus* ne disposant de l'abondance désirée des Dictyotales qu'en été (comportement du « sélectif ») devient plus « généraliste » en octobre et dans une moindre mesure en mars puisqu'il a accès à d'autres algues préférées (*Cystoseira sp. plur.*). C'est donc en octobre que les spectres trophiques des deux espèces (fig. 8) se chevauchent le plus, quantitativement (indice de similarité). En revanche, le chevauchement s'affaiblit (il est moitié moindre) en mars et devient minimum en juillet. En fonction de ces résultats, c'est seulement en octobre (probablement en hiver aussi) que la compétition sur le plan trophique pourrait être importante. Néanmoins, même pour ce mois, nous ne sommes pas en mesure de vérifier si *P. lividus* exerce vraiment une pression importante sur *A. lixula*, puisque les Corallinaceae encroûtantes qui expliquent 25 % du chevauchement semblent être suffisantes (tabl. X). LAWRENCE (1975) suggère que la compétition entre ces deux espèces a dû jouer un rôle sélectif important au cours de leur co-évolution, en éloignant les deux niches écologiques.

Si la compétition n'est pas évidente sur le plan trophique, une dépendance d'*A. lixula* de *P. lividus* sur ce plan (signalée aussi par KEMPF, 1962) semble très probable. En effet, le « nettoyage » du terrain (élimination de la strate dressée) que *P. lividus* réalise, apparaît nécessaire pour qu'*A. lixula* puisse accéder plus facilement aux strates gazonnante et encroûtante. Une relation univoque de même type existe entre *P. lividus* et *Patella caerulea* (VERLAQUE, 1987). FLETCHER (1987) décrit cette relation, que lui a observé entre *Centrostephanus rodgersii* (oursin régulier) et *Patelloida murfia* (mollusque, racleur), comme « commensalisme indirect » (*sensu* VANDERMEER, 1980).

Qualitativement, on observe que *P. lividus* dispose toujours d'un pourcentage des ressources qu'il est seul à exploiter plus élevé qu'*A. lixula* (fig. 8). C'est un résultat normal puisque la strate arbustive et arborescente (principalement exploitée par *P. lividus*) ne fait pas autant l'objet du broutage d'*A. lixula* (tabl. IX) que la strate gazonnante (principalement exploitée par *A. lixula*) n'est broutée par *P. lividus*. La grande importance des items consommés uniquement par une espèce d'oursins en mars (fig. 8 : partie blanche du spectre trophique de chaque espèce) est due surtout à *Cystoseira sp. plur.* (pour *P. lividus*) et *Phaeophila dendroides* et/ou *Blastophysa polymorpha* (pour *A. lixula*) (tabl. X).

Le rôle de deux autres herbivores (fig. 8) évoqués plus haut et leur compétition sur le plan trophique avec les oursins ne peuvent pas être

Figure 8. — Partie trophique de la niche écologique des principaux herbivores, d'un peuplement photophile superficiel sur substrat rocheux. Rapprochement et éloignements des régimes alimentaires des oursins *A. lixula* et *P. lividus* en fonction de la saison. Participation des espèces *P. caerulea* (Patellidae) et *Sarpa salpa* (Sparidae) à l'exploitation des ressources trophiques, chacune par une stratégie alimentaire proche de celle de l'un ou de l'autre oursin (racleur et brouteur respectivement). La somme des contributions correspondant à chaque espèce (zone noire, grise, blanche et +) représente 100 %.



■ : Similarité quantitative de STEINHAUS entre les contenus digestifs moyens des deux oursins.

▨ : Différence des pourcentages des items consommés plus par l'un ou l'autre oursin.

□ : Pourcentage des items consommés uniquement par l'un des deux oursins.

⊕ : Pourcentage des algues indéterminées dans les contenus digestifs moyens de chaque oursin.

quantifiés dans le cadre de ce travail. Pourtant, nous pouvons qualitativement remarquer que :

— *Sarpa salpa* au stade adulte se conduit généralement en « broyeur de frondes » (« browser » *sensu* OGDEN, 1976) dans les zones riches en végétaux. A Port-Cros, il peut à la limite adopter le comportement du « racleur omnivore » (« grazer » *sensu* OGDEN, 1976) en cas de ressources limitantes, provoquées par le surpâturage des oursins (selon VERLAQUE, 1987). Il se trouve donc, plutôt proche de *P. lividus* (fig. 8) et présente comme lui la possibilité de changer son régime alimentaire.

— *Patella caerulea* se comporte comme un « racleur généraliste » (« grazer » *sensu* OGDEN, 1976) et en conséquence doit être placé aux côtés d'*A. lixula* (fig. 8).

L'IMPACT DES HERBIVORES SUR LA VEGETATION MARINE

A la même station où notre étude a eu lieu, AUGIER et BOUDOU-RESQUE (1970) avaient cartographié une « forêt » à *Cystoseira balearica* (qu'ils nomment à l'époque « *Cystoseira crinita* »). Vers la fin des années 70, la pullulation des oursins dans l'ensemble de la baie de Port-Cros a complètement modifié le paysage végétal à cette station (SHEPHERD et BOUDOU-RESQUE, inédit.) : les faciès de surpâturage avec Corallinaceae encroûtantes dominent. *Paracentrotus lividus* atteint des densités élevées (9.9 ind./m², s = 5.4). La présence d'*Arbacia lixula* (2.8 ind./m², s = 2.0) et de *Patella caerulea* (25-35 ind./m²) est également importante dans la station. VERLAQUE (1987) considère que, dans un *Cystoseiretum balearicae* en Corse, une densité de *P. lividus* comprise entre 7 et 20 individus par mètre carré peut menacer la phytocénose. KITCHING et EBLING (1961) en Grande-Bretagne ont observé une inhibition du développement des algues macroscopiques pour une densité de l'ordre de 15 à 20 *P. lividus*/m². Depuis une dizaine d'années environ, une épizootie (dite « calvitie des oursins ») a décimé les populations des oursins dans plusieurs régions du monde, et notamment en Méditerranée où elle est apparue en 1979 (HOBBAUS *et al.*, 1981). A Port-Cros, cette épizootie a été observée plusieurs années de suite, éliminant des effectifs importants, surtout de la population de *P. lividus*, en quelques jours à la fin du mois de juillet (AZZOLINA *et al.*, 1985, AZZOLINA, 1988).

Actuellement, les densités des oursins se trouvent à un niveau assez bas (*P. lividus* : 2.0 ind./m², s = 2.1, *A. lixula* : 1.0 ind./m², s = 1.5 suivant nos mesures en avril 1988). Il semble que les *A. lixula* n'aient pas été touchés aussi sévèrement que les populations de *P. lividus* par la maladie. Pourtant, ils se rencontrent également en faibles effectifs. Nous avons déjà suggéré une dépendance d'*A. lixula* envers le comportement broyeur de *P. lividus*. Le déclin des *P. lividus* dans le même biotope pourrait donc, être une cause de ces faibles effectifs ?

L'étude de la composition du peuplement phytobenthique actuel (tabl. VI), montre que, plusieurs années après que la densité des populations des oursins ait diminué de façon importante, la reconstitution du peuplement algal n'est que partielle. Bien que les effectifs des oursins soient compatibles avec un peuplement de type « forêt » (NEDELEC,

1982 ; VERLAQUE, 1987), et ne suffiraient pas, dans un tel peuplement, à déterminer une évolution régressive vers un faciès de surpâturage, la « forêt » à *Cystoseira balearica* ne s'est pas reconstituée. Pourtant, l'espèce est présente sous forme de jeunes individus ou d'individus plus âgés mais très broutés. Plusieurs auteurs ont décrit la phénologie des *Cystoseira sp. plur.* (PELLEGRINI, 1970) ; GOMEZ GARRETA, 1981 ; GOMEZ GARRETA *et al.*, 1982 ; VERLAQUE, 1987) qui sont les espèces édificatrices du peuplement climacique, en l'absence de surpâturage. *Cystoseira balearica* présente une période de croissance d'octobre à juillet, une perte partielle (ou presque total, selon HUVE et PELLEGRINI, 1970) des rameaux en été et une période de repos jusqu'à octobre. *Cystoseira compressa* n'a pas de période de repos mais, en milieu battu, il a des dimensions réduites avec une forme en rosette typique et des rameaux primaires courts et étroits pendant l'automne et l'hiver ; ce n'est qu'à la fin de l'hiver et au printemps et jusqu'en été que les rameaux s'allongent et s'élargissent.

VERLAQUE (1987) a montré, en Corse, la lenteur de la reconstitution d'une « forêt » à *Cystoseira balearica* après sa destruction expérimentale. HUVE (1960) était conduit à des résultats identiques en étudiant ce problème pour *Cystoseira stricta*, dans le golfe de Marseille.

Si on veut donner une image de l'impact du broutage sur la végétation marine des peuplements photophiles superficiels, on ne peut pas négliger les deux autres espèces herbivores présentes toute l'année dans ces biotopes (VERLAQUE, comm. verb.). Il s'agit du mollusque *Patella caerulea* et du poisson *Sarpa salpa*. Sans que le cadre de notre étude permette la vérification du schéma suivant, principalement repris d'une très bonne étude, beaucoup plus poussée sur le domaine de l'impact des principaux herbivores en Méditerranée (VERLAQUE, 1987), nous pouvons supposer que l'apparition de fortes densités de *P. lividus*, dont l'origine reste encore mal définie, est la cause principale du début de la destruction de la végétation. Les bancs de *Sarpa salpa*, présentant une grande voracité et un potentiel d'élargissement de leur spectre trophique lorsque les ressources végétales diminuent, y contribuent en accélérant l'impact du broutage. Ainsi, le champ se libère pour *A. lixula* et *Patella caerulea* qui vont racler les strates gazonnante et encroûtante, ainsi que la plupart des nouvelles germinations qui y sont fixées. Dans ce nouvel état, décrit par VERLAQUE (1987) comme un stade sub-terminal de la série évolutive du *Cystoseiretum balearicae*, les quatre espèces herbivores pourraient être ensemble responsables du maintien du nouvel équilibre, caractérisé par une végétation algale très rase et assez hétérogène.

CONCLUSIONS

Dans le cadre de ce travail, nous avons analysé de façon critique une partie des méthodes d'étude des préférences alimentaires des oursins réguliers. L'objectif essentiel a été l'étude des relations trophiques entre les principaux oursins réguliers et le phytobenthos dans une station de substrat rocheux de l'infra littoral superficiel.

(i) L'hétérogénéité du peuplement phytobenthique étudié s'est révélée plus importante que ce qu'on aurait pu croire lors de la planification

de cette étude. L'échantillonnage stratifié au niveau des différents faciès du peuplement phytobenthique aurait été peut-être plus adéquat. Le comportement alimentaire des oursins peut varier fortement au cours de l'année de telle sorte qu'on est conduit à s'interroger sur les conclusions d'études qui, pour la plupart, ne tiennent pas compte que d'une saison unique.

(ii) La méthode des pelotes, telle qu'elle est décrite dans ce travail, bien qu'assez simple et approximative, est un outil sûr pour l'approche du régime alimentaire d'un oursin régulier par le moyen de l'analyse des contenus digestifs. Les résultats qu'elle fournit, comparés avec ceux de la méthode des contacts, ont montré une forte ressemblance. La méthode des pelotes, comme celle des contacts, correspondent à une approche du *Volume* plutôt que de la Biomasse ou du Recouvrement des espèces dans le peuplement phytobenthique.

(iii) Les abondances des espèces algales dans les contenus digestifs des oursins et dans le peuplement phytobenthique ne sont comparables que si on choisit le même descripteur dans les deux cas. Leur poids n'étant pas mesurable dans les contenus digestifs, le volume peut être une solution convenable. Dans ce cas, soit on mesure directement le volume des espèces triées dans les relevés phytobenthiques, soit on le calcule à partir de la biomasse et de la « masse volumique » mesurées pour chaque espèce.

(iv) L'indice d'électivité d'IVLEV (1961) peut donner une image des préférences alimentaires d'un oursin herbivore. Néanmoins, il ne tient pas compte de facteurs importants (abondance, « saturation », accessibilité des végétaux) ; en conséquence, ses valeurs doivent être traitées prudemment à la lumière de ces facteurs et à l'aide des théories générales de stratégie alimentaires.

(v) Le peuplement phytobenthique étudié a présenté une variation spatiale (hétérogénéité - taches de végétation) et temporelle. Un pic estival de Dictyotales (surtout de *Padina pavonica*), qui influence les relations trophiques dans ce biotope, a été observé.

(vi) La flore domine dans les contenus digestifs des oursins *Arbacia lixula* (75-90 %) et *Paracentrotus lividus* (90-100 %). Leur régime, même s'il apparaît très diversifié à première vue, est dominé par 3-6 items qui occupent 55-75 % du contenu digestif.

(vii) *Arbacia lixula* présente le comportement d'un racleur (« grazer » *sensu* OGDEN, 1976) et s'attaque principalement aux strates gazonnante et encroûtante. Il montre une grande affinité pour les Corallinales encroûtantes à toutes les saisons étudiées (octobre, mars et juillet). *Paracentrotus lividus* est un brouteur (« browser » *sensu* OGDEN, 1976) qui a une préférence marquée pour la strate arbustive et arborescente et spécialement pour les Phaeophyta : *Padina pavonica*, *Cystoseira sp. plur.*, *Dictyota dichotoma* et/ou *Dilophus fasciola*. *Posidonia oceanica*, consommé sous forme d'épaves, joue un rôle plus important en octobre et en mars. Plusieurs espèces sont fortement évitées par les deux espèces d'oursins : *Amphiroa cryptarthrodia*, *Amphiroa rigida*, *Codium bursa*, *Corallina elongata*, *Gelidium sp. plur.* et *Liagora viscida*.

(viii) Le comportement trophique (racleur ou brouteur) se reflète dans la forme des pelotes alimentaires des oursins *A. lixula* et *P. lividus*.

Les pelotes sont beaucoup plus régulières chez le premier (surtout ovoïdes) que chez le second.

(ix) *Arbacia lixula* a présenté un comportement alimentaire sélectif à toutes les saisons étudiées. *Paracentrotus lividus* est apparu comme un « apostatic generalist » (*sensu* HARPER, 1969) qui s'attaque à une algue précise quand elle est abondante et se dirige vers d'autres quand elle devient rare. Une compétition entre les deux espèces d'oursins, sur le plan trophique, pourrait exister uniquement en octobre.

(x) *Arbacia lixula* dépend probablement du « nettoyage » de la strate arbustive et arborescente, effectué par *P. lividus* (« commensalisme indirect » *sensu* VANDERMEER, 1980), pour accéder à la strate qu'il préfère : la strate encroûtante.

(xi) *Arbacia lixula* et *P. lividus* sont les principaux herbivores de l'infralittoral superficiel sur substrat rocheux de la région étudiée. Il faut y ajouter deux espèces non prises en compte dans ce travail : *Patella caerulea* (mollusque) et *Sarpa salpa* (poisson). Ces espèces se trouvent à l'origine et maintiennent un peuplement algal ras (surpâturage), alors que leurs effectifs sont compatibles avec un peuplement algal de type « forêt » et ne suffiraient pas, dans un tel peuplement, à déterminer une évolution régressive vers un faciès de surpâturage.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Professeur Charles-François BOUDOURESQUE pour nous avoir accueilli dans son laboratoire et le Professeur John LAWRENCE de l'université de Tampa (Floride, U.S.A.), qui a été l'initiateur de l'étude générale dans laquelle s'inscrit ce travail. Le travail de terrain a été financé par le Parc national de Port-Cros. Nous remercions également les personnes suivantes pour leurs conseils au cours de ce travail ou leur aide sur le terrain : MM. VERLAQUE, J.F. AZZOLINA, G. SAN MARTIN.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAIN J.Y., 1975. — Structure des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea) soumise à la pêche sur la côte nord de Bretagne. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, Fr., 39 (2) : 171-212.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.F., 1967. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). V. La baie de la Palu. *Bull. Mus. Hist. nat. Mars.*, Fr., 27 : 93-124 + 1 pl. h.t.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.F., 1970. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). VI. Le récif-barrière de Posidonies. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, Fr., 30 : 221-228 + 1 pl. h.t.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.F., 1976. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XIII. Documents pour la carte des peuplements benthiques. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, Fr., 2 : 9-22.
- AUGIER H., ROBERT P., MAFFRE R., 1980. — Etude du régime thermique annuel des eaux au niveau des peuplements de phanérogames marines de la baie de Port-Cros (Iles d'Hyères, Méditerranée, France). *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, Fr., 6 : 69-131.
- AYALA F.J., CAMPBELL C.A., 1974. — Frequency-dependent selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, U.S.A., 5 : 115-138.

- AZZOLINA J.F., BOUDOURESQUE C.F., NEDELEC H., 1985. — Dynamique des populations de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Port-Cros (Var). Données préliminaires. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park, Fr.*, 11 : 61-81.
- AZZOLINA J.F., 1988. — Contribution à l'étude de la dynamique des populations de *Paracentrotus lividus* (Lmck.). Croissance, recrutement, mortalité, migrations. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, Fr., : 1-225.
- BAK H.P., NOJIMAS S., 1980. — Immigration of a sea urchin, *Astropyga radiata* (Leske) in a temperate eelgrass, *Zostera marina* L., patch : Its feeding habit and grazing effect ont he patch. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ., Jap.*, 5 (2) : 153-169.
- BERNSTEIN B.B., WILLIAMS B.E., MANN K.H., 1981. — The role of behavioral response to predators in modifying urchins' (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar. Biol., Germ.*, 63 : 39-49.
- BERTHON J.F., 1987. — Relations trophiques entre quelques espèces d'échinodermes et le phytobenthos dans la baie de Port-Cros (Var, France). Mém. D.E.A. Océanographie Biologique, Univ. P. et M. Curie, Fr. : 1-72.
- BOUDOURESQUE C.F., 1974. — Aire minima et peuplements algaux marins. *Soc. phycol. Fr.*, Fr., 19 : 141-157.
- BOUDOURESQUE C.F., BELSHER T., 1979. — Le peuplement algal du port de Port-Vendres : recherches sur l'aire minimale qualitative. *Cah. Biol. mar.*, Fr., 20 : 259-269.
- BOUDOURESQUE C.F., NEDELEC H., SHEPHERD S.A., 1980. — The decline of a population of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the bay of Port-Cros (Var, France). *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros, Fr.*, 6 : 243-251.
- BOUDOURESQUE C.F., NEDELEC H., SHEPHERD S.A., 1981. — The decline of population of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the bay of Port-Cros (Var, France). *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 27 (2) : 223-224.
- BREEN P.A., MANN K.H., 1976. — Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Mar. Biol., Germ.*, 34 : 137-142.
- CAMP D.K., COBB J.P., VAN BREEDVELD J.F., 1973. — Overgrazing of sea-grasses by a regular urchin, *Lytechnius variegatus*. *Bio-Science, U.S.A.*, 23 (1) : 37-38.
- CARPENTER R.C., 1981. — Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J. mar. Res.*, U.S.A., 39 (4) : 749-765.
- CHAPMAN A.R.O., 1981. — Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St. Margaret's Bay, Eastern Canada. *Mar. Biol., Germ.*, 62 : 307-311.
- CHERBONNIER G., 1954. — *Le roman des Echinodermes*. SAM Les beaux livres, Paris, Fr. : 1-128.
- CINELLI F., BOUDOURESQUE C.F., FRESI E., MARCOT J. MAZZELA L., 1977. — L'aire minima du phytobenthos dans le port de Sant'Angelo (Ischia, Italie). *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 24 (4) : 149-152.
- CLAIREFOND P., JEUDY DE GRISSAC A., 1979. — Description et analyse des structures sédimentaires en milieu marin : recensement de quelques exemples dans l'herbier de Port-Cros (Parc National). *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros, Fr.*, 5 : 79-104.
- COPPEJANS E., 1977. — Résultats d'une étude d'homogénéité de peuplements algaux photophiles sur substrat rocheux à Port-Cros et à Banyuls (France). *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 24 (4) : 143-144.

- CÔPPEJANS E., BOUDOURESQUE C.F., 1975. — Sur la richesse floristique de Certains peuplements photophiles infralittoraux de Port-Cros (Var, France). *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 23 (2) : 79-80.
- DANCE C., 1985. — Contribution à l'étude des Echinoides réguliers du Parc National de Port-Cros : déplacements de *Paracentrotus lividus*, prédation de *P. lividus* par *Marthasterias glacialis*, relation taille-poids chez *Sphaerechinus granularis*. Mém. D.E.A. Ecologie méditerranéenne, Univ. Aix-Marseille III, Fr. : 1-80.
- DANCE C., 1987. — Patterns of activity of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the Bay of Port-Cros (Var, France, Mediterranean). *Mar. Ecol. P.S.Z.I.*, Germ. 8 (2) : 131-142.
- DANCE C., SAVY S., 1987. — Predation on *Paracentrotus lividus* by *Marthasterias glacialis* : an *in situ* experiment, at Port-Cros (France, Mediterranean). *Possidonia Newsletter*, Fr., 1 (2) : 35-41.
- DEAN T.A., SCHROETER S.C., DIXON J.D., 1984. — Effects of grazing by two species of sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus anamesus*) on recruitment and survival of two species of kelp (*Macrocystis pyrifera* and *Pterygophora californica*) *Mar. Biol.*, Germ., 78 : 301-313.
- DE RIDDER C., LAWRENCE J.M., 1982. — Food and feeding mechanism : Echinoidea. in *Echinoderm nutrition*, JANGOUX M., LAWRENCE J.M. ed., A.A. Balkema publ., Rotterdam, Netherl. : 57-116.
- DETHIER M.N., 1981. — Heteromorphic algal life histories : the seasonal pattern response to herbivory of the brown crust, *Ralfsia californica*. *Oecologia*, Berl., 49 : 333-339.
- DHONDT F., COPPEJANS E., 1977. — Résultats d'une étude d'aire minima de peuplements algaux photophiles sur substrat rocheux à Port-Cros et à Banyuls (France). *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 24 (4) : 141-142.
- EBELING A.W., LAUR D.R., ROWLEY R.J., 1985. — Severe storm disturbances and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Mar. Biol.*, Germ., 84 : 287-294.
- FELDMANN J., 1938. — *Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée : La côte des Albères*. Imprimerie Wolf, Rouen : 1-339.
- FLETCHER W.J., 1987. — Interactions among subtidal australian sea urchins, gastropods, and algae : effects of experimental removals. *Ecol. Monogr.*, U.S.A., 57 (1) : 89-109.
- FORSTER S.A., 1987. — The relative impact of grazing by caribbean coral reef fishes and *Diadema* : effects of habitat and surge. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Netherl., 105 : 1-20.
- FRICKE A.H., 1979. — Kelp grazing by the common sea urchin *Parechinus angulosus* Leske in False Bay, Cape. *South Afr. J. Zool.*, South Afr., 14 : 143-148.
- GOMEZ GARRETA A., 1981. — *Estudio fenológico de la vegetación marina de la isla de Mallorca*. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Complutense, Madrid, Esp.. i-v + 1-269.
- GOMEZ GARRETA A., RIBERA SIGUAN M.A., SEOANE CAMBA J.A., 1982. — Estudio fenológico de varias especies del genero *Cystoseira* en Mallorca. *Collect. bot.*, Esp., 13 (2) : 841-855.
- GOODALL D.W., 1978. — Sample similarity and species correlation. In *Ordination of plant communities*, WHITTAKER R. ed., Junk publ., The Hague, Netherl. 99-149.

- HARMELIN J.G., BOUCHON C., HONG J.S., 1981. — Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée nord-occidentale). *Téthys, Fr.*, 10 (1) : 13-36.
- HARPER J.L., 1969. — The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 48-62.
- HIMMELMANN J.H., STEELE D.H., 1971. — Foods and predation of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters. *Mar. Biol., Germ.*, 9 : 315-322.
- HOBBAUS E., FENAUX L., HIGNETTE M., 1981. — Premières observations sur les lésions provoquées par une maladie affectant le test des oursins en Méditerranée occidentale. *Rapp. P.V. Réunion. Comm. int. Explor. sci. Médit., Monaco*, 27 (2) : 221-222.
- HUVE P., 1960. — Résultats sommaires de l'étude expérimentale de la réinstallation d'un peuplement à *Cystoseira stricta* (Mont.) Sauv. *Rapp. P.V. Réunion. Comm. int. Explor. sci. Médit., Monaco*, 15 (2) : 121-125.
- HUVE H., PELLEGRINI L., 1970. — Sur la présence de *Cystoseira balearica* Sauvageau le long du littoral varois. *Soc. phycol. Fr., Fr.*, 15 : 37-42.
- IVLEV V.S., 1961. — *Experimental ecology of the feeding of the fishes*. Yale Univ. Press. New Haven, U.S.A. : 1-302.
- JEUDY DE GRISSAC A., 1982. — Approche de la courantologie dans la baie de Port-Cros et dans la passe entre Port-Cros et Bagaud. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros, Fr.*, 8 : 93-105.
- JONES R.S., 1968. — A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica, Guam*, 4 (2) : 369-371.
- KEMPF M., 1962. — Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk.) et *Arbacia lixula* (L.). *Recl. Trav. Stan. mar. Endoume Fac. Sci. Mars., Fr.*, 25 (9) : 47-116.
- KHOURY C., 1984. — Ethologies alimentaires de quelques espèces de poissons de l'herbier de Posidonies du Parc National de Port-Cros. *International workshop on Posidonia oceanica beds*, BOUDOURESQUE C.F., JEUDY DE GRISSAC A., OLIVIER J. ed., GIS Posidonie publ., Marseille, Fr., 1 : 335-347.
- KITCHING J.A., EBLING F.J., 1961. — The ecology of Lough Ine XI - The control of algae by *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). *J. anim. Ecol. U.K.*, 30 (2) : 373-383.
- KNOEPFFLER-PEGUY M., MAGGIORE F., BOUDOURESQUE C.F., DANCE C., 1987. — Compte rendu d'une expérience sur les préférences alimentaires de *Paracentrotus lividus* (Echinoidea) à Banyuls-sur-Mer. *Colloque international sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*. Boudouresque C.F. ed., GIS Posidonie publ., Marseille, Fr. : 59-64.
- KOEHLER R., 1921. — *Faune de France*, I. Echinodermes, P. Lechevalier ed., Paris, Fr., 1-210.
- LANG C., MANN K.H., 1976. — Changes in sea urchin populations after destruction of kelp beds. *Mar. Biol., Germ.*, 36 : 321-326.
- LAWRENCE J.M., 1975. — On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. mar. Biol. annu. Rev.*, U.K., 13 : 213-286.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1984. — Ecologie numérique. 2 - La structure des données écologiques. *Collection Ecologie*, 13, Masson ed., Paris : 1-335.
- LEIGHTON D.L., 1960. — Studies of kelp-grazing organisms. *In : Kelp Inv. Prog., Quart. Rept. Univ. Calif., Inst. mar. Res., U.S.A.* : 13-22.
- LEIGHTON D.L., 1966. — Studies of food preference in algivorous invertebrates of Southern California kelp beds. *Pacif. Sci.*, 20 : 104-113.

- LUNDBERG B., 1980. — *Selectivity of food algae by the herbivorous fish *Siganus rivulatus* in the marine vegetation of Mikhmoret (the mediterranean coast of Israel)*. Thèse PhD, Hebrew Univ. : 1-176.
- MANN K.H., 1982. — Kelp, sea urchins and predators; a review of strong interactions in rocky subtidal systems of eastern Canada, 1970-1980. *Neth. J. Sea Res.*, Netherl., 16 : 414-423.
- MILLER R.J., 1985. — Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, Germ., 84 : 275-286.
- MILLER R.J., COLODEY A.G., 1973. — Widespread mass mortalities of the green sea urchin in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, Germ., 73 : 263-267.
- MOLINIER R., 1955. — Aperçu de bionomie marine sur les côtes septentrionales de la Sardaigne. *Bull. St. Aquic. Pêches Castiglione*, Alg., N.S., 7 : 373-400.
- MOLINIER R., PICARD J., 1954. — Nouvelles recherches de bionomie benthique sur les côtes méditerranéennes françaises. *Recl. Trav. Stn. Mar. Endoume Fac. Sci. Mars.*, Fr., 13 : 9-19.
- MONTEIRO-MARQUES V.M., 1984. — Effects of *Arbacia lixula* (L.) (Echinoidea) on the algal communities of Sao Miguel and Graciosa islands (Azores archipelago, Portugal). *Arq. Mus. Bocage*, ser. B (Notas supl.), Port., 2 (13) : 103-108.
- MOORE D.S., MILLER R.J., 1983. — Recovery of macroalgae following widespread sea urchin mortality with description of the nearshore hard-bottom habitat on the atlantic coast of Nova Scotia. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, Can., 1230 : VII + 94 pp.
- MOUNTFORD M.D., 1962. — An index of similarity and its application to classificatory problems in : *Progress in soil Zoology*. MURPHY. P.W. Id., London, U.K. : 43-50.
- MUNDA I., 1961. — Seasonal variations in the chemical composition of some Adriatic Phaeophyceae. *Rapp. P.V. Réunion. Comm. int. Explor. sci. mer Médit.* Monaco, 16 (2) : 509-516.
- MURDOCH W.W., OATEN A., 1975. — Predation and population stability in : *Advances in ecological research*. MAC FADYEN A. ed., Academic Press. London, N.Y. and San Francisco : 1-125.
- NEDELEC H., 1982. — *Ethologie alimentaire de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Galeria (Corse) et son impact sur les peuplements phytobenthiques*. Thèse Doct. 3^e cycle, Océanologie, Univ. P. et M. Curie, Paris et Univ. Aix-Marseille II, Marseille, Fr. : 1-175.
- NEILL J., LARKUM H., 1965. — Ecology of some echinoderms in Maltese waters. *Symp. Underwater Ass. Malta* : 51-55.
- OGDEN J.C., 1976. — Some aspects of herbivore-plant relationships on Caribbean reefs and seagrass beds. *Aqua. Bot.*, Netherl., 2 (2) : 103-116.
- OGDEN J.C., LOBEL P.S., 1978. — The role of herbivores fishes and urchins in coral reef communities. *Environ. Biol. Fishes.*, 3 (1) : 49-63.
- PAINE R.T., VADAS R.L., 1969. — Caloric values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preferences. *Mar. Biol.*, Germ., 4 : 79-86.
- PAUL O., 1983. — Comportement alimentaire de l'oursin *Psammechinus microtuberculatus* dans l'herbier à *Posidonia oceanica* de l'île de Port-Cros (Var), Mémoire Dipl. Et. approf., Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 1-80.
- PELLEGRINI L., 1970. — *Contribution à l'étude des glucides de quelques espèces méditerranéenne du genre *Cystoseira* Agardh Phéophycées*. Thèse de 3^e cycle Univ. Marseille-Luminy, Fr., i-iv + 1-303.

- PERES J.M., 1961. — *Océanographie biologique et biologie marine*. Tome I : La vie benthique. Presses universitaires de France, Paris, Fr. : i-viii et 1-541.
- POISSONNET P., POISSONNET J., 1969. — Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes, conséquences pour les applications agronomiques. *Doc. C.N.R.S. - C.E.P.E.*, Montpellier, Fr., 50 : 1-120.
- POWIS de TENBOSSCHE T., 1978. — *Comportement alimentaire et structures digestives de Paracentrotus lividus (Lamarck) (Echinodermata, Echinodea)*. Mémoire en sciences biologiques; Université libre de Bruxelles, Belg. : 1-82 + 25 fig. + 7 tabl. h.t.
- REGIS M.B., 1978. — *Croissance de deux Echinoïdes du golfe de Marseille (Paracentrotus lividus (Lmk) et Arbacia lixula L.)*. Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse D. Sc. Univ. Aix-Marseille III : 1-221 + 19 pl.
- SAVY S., 1985. — *Données préliminaires sur l'étoile de mer Marthasterias glacialis (Asteroidea) dans le Parc national de Port-Cros*. Déplacements, prédation, biométrie. Mém. D.E.A. Ecol. médit. Univ. Aix-Marseille III, Fr. : 92 p.
- SCHOENER T.W., 1969. — Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments : an energy-time approach. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 103-114.
- SCHOENER T.W., 1971. — Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, U.S.A., 2 : 360-404.
- SCHOENER T.W., 1982. — The Controversy over Interspecific Competition. *Amer. Sci.*, U.S.A., 70 : 586-595.
- STENECK R.S., 1982. — A limpet-coraline alga association : adaptations and defences between a selective herbivore and its prey. *Ecology*, U.S.A., 6 (2) : 507-522.
- TORTONESE E., 1965. — *Echinodermata. Fauna d'Italia*. Calderni ed., Ital., 6 : 1-422.
- VADAS R.L., 1977. — Preferential feeding : an optimization strategy in sea urchins. *Ecol. Monogr.*, U.S.A., 47 : 337-371.
- VANCE R.R., SCHMITT R.J., 1979. — The effect of the predator-avoidance behavior of the sea urchin, *Centrostephanus coronatus*, on the breadth of its diet. *Oecologia*, Germ., 44 : 21-25.
- VANDERMEER J., 1980. — Indirect mutualisms : variations on a theme by Stephen Levine. *Am. Nat.*, U.S.A., 116 : 441-448.
- VERLAQUE M., 1984. — Biologie des juvéniles de l'oursin herbivore *Paracentrotus lividus* (Lamarck) : sélectivité du broutage et impact de l'espèce sur les communautés algales de substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France). *Bot. mar.*, Germ., 27 : 401-424.
- VERLAQUE M., 1985. — Note préliminaire sur le comportement alimentaire de *Sarpa salpa* (L.) (Sparidae) en Méditerranée. *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 29 (5) : 279-282.
- VERLAQUE M., 1987. — *Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale*. Etude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations faune-flore. Thèse Doct. Etat, Sciences, Univ. Aix-Marseille II, Fac. Sci. Luminy, Fr. : 1-389 + 96 pl. + 36 tabl. h.t.
- VERLAQUE M., NEDELEC H., 1983. — Biologie de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France) : alimentation des adultes. *Vie Milieu*, Fr., 33 (3/4) : 191-201.

- WHARTON W.G., MANN K.H., 1981. — Relationship between destructive grazing by the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* and abundance of the american lobster *Homarus americanus* on the atlantic coast of Nova Scotia
Can. J. Fish. Aquat. Sci., Can., 38 : 1339-1349.
- ZUPI V., FRESI E., 1984. — A study on the food web of the *Posidonia oceanica* ecosystem : analysis of the gut contents of Echinoderms. *Internationa workshop on Posidonia oceanica beds*, BOUDOURESQUE C.F., JEUDY DI GRISSAC A., OLIVIER J. ed., GIS Posidonie publ., Marseille, Fr., 1 : 373-379

Accepté le 25 novembre 1984

Tableau X. — Variation saisonnière de la Dominance en fonction du volume (DVi) des algues du peuplement phytobenthique, de la Contribution moyenne due aux présences (CPI) des items des contenus digestifs des oursins *Arbacia lixula* (A) et *Paracentrotus lividus* (P) et de la similarité quantitative entre les contenus digestifs moyens de ces deux espèces. *Seules* les algues dominantes du peuplement phytobenthique et les items dont l'une des contributions moyennes au moins est supérieur à 4 % sont citées. Pour les rubriques « Gazon » et « Autres algues », voir le tableau VI. La rubrique « Rhodomelaceae indéterminées » contient uniquement des espèces des genres *Polysiphonia*, *Herposiphonia* et *Lophosiphonia*. Les algues désignées par la note « R.i. » ou « D.i. » sont groupées respectivement dans les rubriques « Rhodomelaceae indéterminées » et « Dictyotales indéterminées ». L'indice de similarité (STEINHAUS) est calculé à partir de l'ensemble des items (rubrique « Algues indéterminées » exceptée) et après le groupement des items appartenant aux catégories R.i. et D.i. Pour le calcul de la DVi, nous avons utilisé les biomasses du tableau VI et les « masses volumiques » du tableau IV. Les « masses volumiques » des taxons désignés par un astérisque (*) ont été estimées approximativement en faisant la moyenne des valeurs d'espèces qui ont une morphologie voisine.

| Saison | octobre | | | mars | | | juillet | | |
|------------------------------------|--------------|-------------|-------------|-----------------|-------------|-------------|--------------|-------------|-------------|
| | DVi | A | P | DVi | A | P | DVi | A | P |
| Items | | | | | | | | | |
| Rhodophyta | | | | | | | | | |
| <i>Amphiroa cryptarthrodia</i> | | | | 1.0 | - | 0.2 | 0.3 | - | 0.2 |
| et/ou <i>Amphiroa rigida</i> | | | 0.2 | | | | | | |
| <i>Corallina elongata</i> | 13.0 | - | - | 8.5 | - | 0.1 | 2.0 | - | - |
| <i>Corallina granifera</i> et/ou | | | | | | | | | |
| <i>Jania rubens</i> | 5.9 | 3.7 | 7.3 | 1.1 | 0.5 | 7.8 | 1.2 | 2.6 | 2.0 |
| Corallinaceae encroûtantes | 7.6 | 36.8 | 12.3 | 26.2 | 15.5 | 7.4 | 25.9 | 46.6 | 0.7 |
| " <i>Falkenbergia rufolanosa</i> " | - | - | 0.1 | - | 1.7 | 8.9 | - | - | 2.0 |
| <i>Gelidium</i> sp.* | 22.5 | 1.2 | 0.4 | 6 | 1.2 | 0.1 | 0.8 | 1.7 | 0.3 |
| <i>Herposiphonia secunda</i> | - | 4.0 | 6.4 | - | 7.7 | 0.7 | - | 2.7 | R. i. |
| <i>Laurencia microcladia</i> et/ou | | | | | | | | | |
| <i>Laurencia pinnatifida</i> | 1.6 | 0.2 | 1.8 | 4.5 | 3.0 | 0.6 | 2.4 | 0.9 | 4.1 |
| <i>Liagora viscida</i> | - | - | - | - | 0.5 | - | 0.2 | - | - |
| <i>Lophosiphonia</i> sp. plur. | - | 8.1 | 2.8 | - | 3.3 | - | - | - | R. i. |
| <i>Polysiphonia</i> sp. plur.* | 20.8 | - | 3.0 | - | 0.1 | 4.2 | - | 1.7 | R. i. |
| Rhodomorphae indéterminées | - | - | - | - | - | - | - | - | 1.6 |
| <i>Rhodymenia ardissoni</i> | - | - | - | - | - | - | 0.5 | - | 0.1 |
| Total Rhodophyta | 74.1 | 55.3 | 37.4 | >41.9 | 45.6 | 41.7 | 33.2 | 64.2 | 14.9 |
| Phaeophyta | | | | | | | | | |
| <i>Zyستoseira</i> sp. plur.* | 5.0 | - | 4.2 | - | - | 32.4 | 6.6 | - | 4.7 |
| <i>Dictyota dichotoma</i> et/ou | | | | | | | | | |
| <i>Dilophus fasciola</i> | - | D. i. | D. i.? | - | D. i. | 0.2 | 1.7 | D. i. | 9.4 |
| Dictyotales indéterminées | - | 2.0 | 3.4 | - | 1.3 | 3.3 | - | 0.8 | - |
| Ectocarpaceae | - | 0.4 | - | - | - | 0.8 | - | 4.0 | 0.2 |
| <i>Padina pavonica</i> | 4.2 | D. i. | 1.0 | 8.0 | D. i. | 1.2 | 23.7 | D. i. | 53.9 |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> et/ou | | | | | | | | | |
| <i>Sphacelaria tribuloides</i> | 3.1 | 10.4 | 8.8 | 6 | 4.6 | 3.3 | 0.3 | 4.1 | 3.5 |
| <i>Stypocaulon scoparium</i> | 6.5 | - | 3.6 | 1.2 | 3.9 | 2.5 | 16.1 | 0.1 | 1.1 |
| Total Phaeophyta | 18.9 | 16.2 | 24.6 | >9.2 | 14.6 | 44.6 | 48.4 | 11.6 | 78.4 |
| Gazon* | | | | 44.6 | | | | | |
| Chlorophycophyta | | | | | | | | | |
| <i>Acetabularia acetabulum</i> | - | - | - | - | - | - | 0.4 | 0.5 | 0.1 |
| <i>Cladophora</i> sp. plur. | - | 0.5 | 0.5 | - | 4.8 | 0.3 | 0.1 | 0.1 | 0.1 |
| <i>Codium bursa</i> | - | - | - | - | - | - | 17.4 | - | - |
| <i>Pheophila dendroides</i> et/ou | | | | | | | | | |
| <i>Blastophysa polymorpha</i> | - | 2.3 | 11.0 | - | 14.1 | - | - | 7.1 | 0.4 |
| Total Chlorophycophyta | - | 3.7 | 14.0 | - | 21.3 | 0.5 | 17.8 | 7.9 | 1.0 |
| Autres algues et | | | | | | | | | |
| Algues indéterminées | 7.0 | - | 0.4 | 4.4 | 0.9 | 1.0 | 0.6 | 3.5 | 1.0 |
| Total algues | 100.0 | 75.1 | 76.3 | 100.0 | 85.1 | 88.6 | 100.0 | 87.2 | 95.3 |
| Cyanobacteria | | 15.6 | 7.4 | | 1.2 | - | | 1.0 | 0.2 |
| Posidonia oceanica | | 0.5 | 8.4 | | 1.5 | 9.5 | | - | 1.1 |
| Total Flore | | 91.3 | 92.2 | | 87.9 | 97.9 | | 88.2 | 96.5 |
| Faune | | | | | | | | | |
| Hydrozoaires | | 3.3 | 0.5 | | 8.3 | 1.1 | | 0.1 | 0.2 |
| Total Faune | | 4.8 | 2.8 | | 9.2 | 1.3 | | 1.6 | 1.0 |
| Sable | | 3.9 | 5.0 | | 2.7 | 0.6 | | 10.0 | 2.3 |
| Indice de similarité | | | 0.54 | | | 0.25 | | | 0.17 |

Tableau XII. — Contenu digestif des *Paracentrotus lividus* sur substrat rocheux (octobre 1986). L'importance des différents items est exprimée en CPI (contribution due aux présences, en pourcentage). Le diamètre des individus est mesuré à l'ambitus sans les piquants.

| Numéro des individus | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | moyenne |
|-------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Diamètre (en mm) | 55 | 50 | 45 | 52 | 59 | |
| Items | | | | | | |
| Rhodophyta | | | | | | |
| Acrochaetium sp. | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Amphiroa cryptarthrodia | 0,67 | - | 0,11 | - | - | 0,2 |
| Antithamnion sp. | - | - | 0,09 | - | - | 0,0 |
| Ceramium ciliatum | - | - | 0,56 | - | - | 0,1 |
| Ceramium flaccidum | - | 0,17 | 0,33 | 3,08 | 1,00 | 0,9 |
| Corallina granifera | 1,12 | - | 10,73 | 0,50 | - | 2,5 |
| Corallinaceae encroûtantes | 10,49 | 9,29 | 9,69 | 18,75 | 13,25 | 12,3 |
| Falkenbergia rufolanosa | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Fosliella farinosa | - | - | 0,33 | 1,33 | 2,00 | 0,7 |
| Fosliella farinosa chalicod. | - | - | - | 0,33 | 0,58 | 0,2 |
| Gelidiella sp. | 0,83 | - | 0,11 | - | - | 0,2 |
| Gelidium sp. | 0,42 | - | 1,30 | - | 0,50 | 0,4 |
| Herposiphonia secunda secunda | 1,71 | 1,00 | 7,00 | 3,57 | 2,33 | 3,1 |
| Herposiphonia secunda tenella | 15,54 | - | 0,25 | - | 0,50 | 3,3 |
| Heterosiphonia crispella | - | - | 0,11 | - | 0,50 | 0,1 |
| Jania rubens | 2,67 | 1,00 | 16,36 | 2,50 | 1,50 | 4,8 |
| Laurencia microcladia | 0,54 | - | 2,31 | 1,50 | 4,67 | 1,8 |
| Lophosiphonia scopulorum | - | 12,91 | - | 0,92 | - | 2,8 |
| Peyssonnelia bornetii | 1,50 | - | - | - | - | 0,3 |
| Polysiphonia fruticulosa | - | - | 1,00 | - | 1,33 | 0,5 |
| Polysiphonia sp. plur. | 8,58 | 0,67 | 1,33 | - | 2,00 | 2,5 |
| Spyridia filamentosa | 0,50 | - | 1,89 | - | - | 0,5 |
| Total Rhodophyta | 44,57 | 25,04 | 53,50 | 32,48 | 31,16 | 37,4 |
| Phaeophyta | | | | | | |
| Aglaozonia parvula | - | - | 0,09 | - | - | 0,0 |
| Colpomenia sp. | - | - | 0,22 | - | - | 0,0 |
| Cystoseira sp. plur. | 0,67 | 3,62 | 4,81 | 1,13 | 10,67 | 4,2 |
| Dictyotales indéterminées | 1,92 | 5,92 | 3,53 | 0,83 | 4,84 | 3,4 |
| Pseudolithoderma adriaticum | - | - | - | 4,96 | 2,42 | 1,5 |
| Myrionema sp. | 0,25 | - | - | - | - | 0,0 |
| Nemoderma tingitanum | 3,67 | 1,87 | - | 3,17 | - | 1,7 |
| Padina pavonica | - | - | 1,61 | 1,67 | 1,50 | 1,0 |
| Sphacelaria cirrosa | - | 1,00 | 1,23 | 0,50 | 3,00 | 1,2 |
| Sphacelaria tribuloides | 15,17 | - | 0,98 | 0,25 | 0,83 | 3,4 |
| Sphacelaria sp. plur. | 7,58 | 1,50 | 5,53 | 1,50 | 5,00 | 4,2 |
| Stypocaulon scoparium | 3,75 | 0,17 | 9,14 | 0,25 | 4,83 | 3,6 |
| Phaeophyta indéterminées | - | 0,75 | 0,17 | 0,50 | - | 0,3 |
| Total Phaeophyta | 33,01 | 14,83 | 27,31 | 14,76 | 33,09 | 24,6 |
| Chlorophycophyta | | | | | | |
| Uchlochaete ferox | 4,63 | - | - | 2,58 | 0,75 | 1,6 |
| Phaeophila dendroides | - | - | - | - | 2,08 | 0,4 |
| Phaeophila viridis | - | 0,17 | - | - | - | 0,0 |
| Blastophysa polymorpha | 0,30 | 23,38 | - | 18,00 | 11,25 | 10,6 |
| Cladophora sp. | 1,17 | 0,54 | 0,09 | - | 0,50 | 0,5 |
| Enteromorpha sp. | 1,58 | 1,17 | 1,53 | - | 0,33 | 0,9 |
| Total Chlorophycophyta | 7,68 | 25,26 | 1,62 | 20,58 | 14,91 | 14,0 |
| Algues indéterminées | - | 0,17 | 0,62 | - | 1,00 | 0,4 |
| Total algues | 85,26 | 65,30 | 83,05 | 67,82 | 80,16 | 76,3 |
| Cyanobacteria | 8,33 | 4,33 | 0,92 | 18,67 | 4,75 | 7,4 |
| Posidonia oceanica | | | | | | |
| Feuilles brunes | 2,25 | 24,25 | 9,25 | 1,33 | 5,17 | 8,4 |
| Total Flore | 95,84 | 93,88 | 93,22 | 87,82 | 90,08 | 92,2 |
| Faune | | | | | | |
| Foraminifères | - | - | - | 0,25 | - | 0,0 |
| Hydrozoaires | 0,67 | 0,25 | - | 0,75 | 1,00 | 0,5 |
| Polychaètes Serpulidae | 0,25 | - | - | - | 0,33 | 0,1 |
| Crustacés | 0,50 | - | 1,00 | 1,00 | - | 0,5 |
| Faune indéterminée | 0,17 | 0,37 | 3,75 | 3,50 | 0,33 | 1,6 |
| Total Faune | 1,59 | 0,62 | 4,75 | 5,50 | 1,66 | 2,8 |
| Sable | 2,58 | 5,50 | 2,03 | 6,67 | 8,25 | 5,0 |

Tableau XIII. — Contenu digestif des *Arbacia lixula* sur substrat rocheux (mars 1987). L'importance des différents items est exprimée en CPI (contribution due aux présences, en pourcentage). Le diamètre des individus est mesuré à l'ambitus sans les piquants.

| Numéro des individus | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | moyenne |
|---------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Diamètre (en mm) | 53 | 49 | 60 | 62 | 57 | |
| Items | | | | | | |
| Rhodophyta | | | | | | |
| Acrochaetium sp. | 3.33 | 2.67 | 2.67 | 0.83 | 9.67 | 3.8 |
| Ceramium ciliatum | - | - | - | 0.33 | - | 0.1 |
| Ceramium diaphanum | - | 0.50 | - | - | 0.33 | 0.2 |
| Ceramium flaccidum | 1.33 | 0.33 | 0.50 | - | 0.33 | 0.5 |
| Ceramium rubrum ou derbesii | - | 0.83 | 1.17 | 2.50 | 2.00 | 1.3 |
| Corallina granifera | - | 0.50 | - | - | - | 0.1 |
| Corallinaceae encroûtantes | 16.00 | 12.17 | 11.67 | 23.34 | 14.33 | 15.5 |
| Dasya rigidula | 12.67 | 2.33 | 0.67 | - | 0.67 | 3.3 |
| Falkenbergia rufolanosa | - | 3.33 | 0.33 | - | 5.00 | 1.7 |
| Fostiella farinosa | 0.83 | 0.33 | 3.83 | 3.00 | 2.17 | 2.0 |
| Gelidium sp. | 2.67 | 0.83 | 1.50 | 0.67 | 0.33 | 1.2 |
| Herposiphonia secunda | 9.83 | 9.84 | 2.00 | 12.50 | 4.33 | 7.7 |
| Jania rubens | - | 1.83 | - | - | - | 0.4 |
| Laurencia microcladia | 1.83 | 2.50 | 1.67 | 4.17 | 4.67 | 3.0 |
| Liagora sp. | - | 0.50 | - | - | 1.83 | 0.5 |
| Lophosiphonia cristata | 2.33 | 0.83 | 4.33 | 0.83 | - | 1.7 |
| Lophosiphonia scopulorum | 1.67 | 2.50 | 1.83 | 1.83 | 0.33 | 1.6 |
| Polysiphonia sp. | - | - | 0.67 | - | - | 0.1 |
| Spyridia filamentosa | - | - | - | 0.33 | - | 0.1 |
| Taenioma nanum | - | 0.83 | - | 3.34 | 0.33 | 0.9 |
| Total Rhodophyta | 52.49 | 42.65 | 32.84 | 53.67 | 46.32 | 45.6 |
| Phaeophyta | | | | | | |
| Dictyota linearis | - | 1.50 | 0.33 | - | 0.33 | 0.4 |
| Dictyotales indéterminées | - | 0.50 | 0.33 | 1.50 | - | 0.5 |
| Halopteris filicina | - | 0.50 | 1.67 | - | 0.67 | 0.6 |
| Pseudolithoderma adriaticum | - | 3.67 | 3.83 | 1.00 | 0.67 | 1.8 |
| Mesospora macrocarpa | 1.67 | 2.00 | 2.17 | 3.84 | 1.67 | 2.3 |
| Nemoderma tingitanum | 0.83 | - | - | - | - | 0.2 |
| Padina pavonica | - | - | - | 0.83 | 1.00 | 0.4 |
| Sphacelaria sp. plur. | 3.33 | 3.33 | 10.33 | 4.00 | 2.00 | 4.6 |
| Styopocaulon scoparium | 0.50 | - | 5.00 | 4.83 | 9.17 | 3.9 |
| Total Phaeophyta | 6.33 | 11.50 | 23.66 | 16.00 | 15.51 | 14.6 |
| Chlorophycophyta | | | | | | |
| Phaeophila dendroides | 10.67 | 16.33 | 17.67 | 14.34 | 11.50 | 14.1 |
| Bryopsis duplex | - | - | - | 0.83 | - | 0.2 |
| Cladophora sp.1 | 2.33 | 5.67 | 1.00 | 1.83 | 3.00 | 2.8 |
| Cladophora sp.2 | - | 9.17 | 0.50 | - | 0.33 | 2.0 |
| Enteromorpha sp. | 3.00 | 1.33 | 2.67 | 1.33 | 3.17 | 2.3 |
| Total Chlorophycophyta | 16.00 | 32.50 | 21.84 | 18.33 | 18.00 | 21.3 |
| Total Diatomophyta | - | - | 6.00 | 2.50 | 4.83 | 2.7 |
| Algues indéterminées | - | - | 2.17 | - | 2.50 | 0.9 |
| Total algues | 74.82 | 86.65 | 86.51 | 90.50 | 87.16 | 85.1 |
| Cyanobacteria | 2.17 | 0.33 | 1.83 | 0.83 | 1.00 | 1.2 |
| Posidonia oceanica | | | | | | |
| Feuilles blanches | 1.33 | 0.50 | 1.17 | 1.00 | 0.67 | 0.9 |
| Ecaillés blanches | - | - | - | - | 0.83 | 0.2 |
| Fibres | 1.33 | - | - | 0.33 | 0.50 | 0.4 |
| Total Posidonia oceanica | 2.66 | 0.50 | 1.17 | 1.33 | 2.00 | 1.5 |
| Total Flore | 79.65 | 87.48 | 89.51 | 92.66 | 90.16 | 87.8 |
| Faune | | | | | | |
| Bryozoaires | - | 0.67 | - | 0.67 | - | 0.3 |
| Hydrozoaires | 13.00 | 7.84 | 7.17 | 5.17 | 8.17 | 8.3 |
| Crustacés | 2.00 | 0.50 | 0.67 | 0.33 | - | 0.7 |
| Total Faune | 15.00 | 9.01 | 7.84 | 6.17 | 8.17 | 9.2 |
| Matière organique indéterminée | 0.83 | - | - | - | - | 0.2 |
| Sable | 4.50 | 3.50 | 2.67 | 1.17 | 1.67 | 2.7 |

Tableau XIV. — Contenu digestif des *Paracentrotus lividus* sur substrat rocheux (mars 1987). L'importance des différents items est exprimée en CPI (contribution due aux présences, en pourcentage). Le diamètre des individus est mesuré à l'ambitus sans les piquants.

| Numéro des individus | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | moyenne |
|-----------------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Diamètre (en mm) | 53 | 46 | 45 | 52 | 63 | |
| Items | | | | | | |
| <u>Rhodophyta</u> | | | | | | |
| Amphiroa sp. | - | - | - | - | 1.50 | 0.3 |
| Antithamnion sp. | - | 0.50 | 0.50 | 2.23 | - | 0.6 |
| Ceramium ciliatum | - | 1.00 | 0.50 | 1.50 | 13.67 | 3.3 |
| Ceramium diaphanum | 3.00 | 1.50 | - | - | 1.33 | 1.2 |
| Ceramium echionotum | - | 1.50 | - | - | - | 0.3 |
| Ceramium flaccidum | 2.50 | - | - | 1.83 | - | 0.9 |
| Ceramium rubrum | - | - | 6.33 | 2.00 | 6.50 | 3.0 |
| Céramiaceae indéterminées | - | - | - | - | 2.00 | 0.4 |
| Corallina elongata | - | - | - | 0.50 | - | 0.1 |
| Corallina granifera | 4.00 | 1.00 | 6.83 | 11.00 | 13.66 | 7.3 |
| Corallinaceae encroûtantes | 8.83 | 15.00 | 3.00 | 2.33 | 8.00 | 7.4 |
| Crouania attenuata | - | - | - | - | 1.17 | 0.2 |
| Falkenbergia rufolanosa | 13.50 | 11.83 | 9.83 | 2.50 | 6.83 | 8.9 |
| Gelidium sp. | - | - | - | 0.67 | - | 0.1 |
| Herposiphonia secunda ten. | 0.50 | 2.83 | - | - | - | 0.7 |
| Jania rubens | - | - | - | 1.83 | 0.50 | 0.5 |
| Laurencia microcladia | 2.00 | 0.33 | 0.50 | - | 0.33 | 0.6 |
| Polysiphonia fruticulosa | 4.50 | 1.00 | 3.00 | 4.00 | 1.67 | 2.8 |
| Polysiphonia sp. plur. | 0.50 | 2.00 | 1.33 | 2.83 | - | 1.3 |
| Spyridia filamentosa | 2.50 | 1.00 | - | - | - | 0.7 |
| Titanoderma sp. | 1.00 | - | 0.50 | 1.33 | 2.00 | 1.0 |
| Total Rhodophyta | 42.83 | 39.49 | 32.32 | 34.55 | 59.16 | 41.7 |
| <u>Phaeophyta</u> | | | | | | |
| Chordariales | - | - | 1.00 | - | - | 0.2 |
| Cystoseira sp. plur. | 35.83 | 1.00 | 43.33 | 56.50 | 25.33 | 32.4 |
| Dictyota ou Dilophus | 4.50 | 9.00 | 0.50 | 1.00 | 2.33 | 3.5 |
| Ectocarpales indéterminées | - | 0.50 | - | - | 0.33 | 0.2 |
| Feldmannia globifera | - | 2.00 | 0.50 | - | - | 0.5 |
| Feldmannia irregularis | 0.33 | 0.50 | - | - | - | 0.2 |
| Nemoderma tingitanum | - | 1.50 | - | - | - | 0.3 |
| Padina pavonica | 2.00 | 4.00 | - | - | - | 1.2 |
| Pseudolithoderma adriaticum ou Cystoseira sp. | - | 1.00 | - | - | - | 0.2 |
| Scytosiphon lomentaria | - | 0.83 | - | - | - | 0.2 |
| Sphacelaria cirrosa | - | - | - | 1.00 | - | 0.2 |
| Sphacelaria sp. plur. | 2.50 | 4.00 | 4.83 | 4.33 | - | 3.1 |
| Stypocaulon scoparium | - | 6.00 | 2.00 | - | 4.33 | 2.5 |
| Total Phaeophyta | 45.16 | 30.33 | 52.16 | 62.83 | 32.32 | 44.6 |
| <u>Chlorophycophyta</u> | | | | | | |
| Cladophora sp. plur. | 0.50 | 0.50 | 0.50 | - | - | 0.3 |
| Enteromorpha sp. plur. | 1.00 | - | - | - | - | 0.2 |
| Total Chlorophycophyta | 1.50 | 0.50 | 0.50 | - | - | 0.5 |
| <u>Diatomophyta</u> | | | | | | |
| | 0.50 | 3.67 | - | - | - | 0.8 |
| <u>Algues indéterminées</u> | | | | | | |
| | 2.00 | 3.00 | - | - | - | 1.0 |
| Total algues | 91.99 | 76.99 | 84.98 | 97.38 | 91.48 | 88.6 |
| <u>Posidonia oceanica</u> | | | | | | |
| Feuilles blanches | - | 0.33 | - | - | - | 0.1 |
| Feuilles brunes | 8.00 | 19.67 | 15.00 | 0.50 | 3.00 | 9.3 |
| Ecailles | - | 1.00 | - | - | - | 0.2 |
| Total Posidonia oceanica | 8.00 | 21.00 | 15.00 | 0.50 | 3.00 | 9.5 |
| Total Flore | 99.99 | 97.99 | 99.98 | 97.98 | 94.46 | 98.1 |
| <u>Faune</u> | | | | | | |
| Hydrozoaires | - | 0.83 | - | - | 4.50 | 1.1 |
| Gasteropodes | - | - | - | - | 1.00 | 0.2 |
| Total Faune | - | 0.83 | - | - | 5.50 | 1.3 |
| Sable | - | 1.17 | - | 2.00 | - | 0.6 |

Tableau XV. — Contenu digestif des *Arbacia lixula* sur substrat rocheux (juillet 1987). L'importance des différents items est exprimée en CPI (contribution due aux présences, en pourcentage). Le diamètre des individus est mesuré à l'ambitus sans les piquants.

| Numéro des individus | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | moyenne |
|-----------------------------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Diamètre (en mm) | 57 | 53 | 56 | 53 | 56 | |
| Items | | | | | | |
| Rhodophyta | | | | | | |
| <i>Antithamnion cruciatum</i> | - | - | - | 2,00 | - | 0,4 |
| <i>Ceramium ciliatum</i> | 2,58 | - | - | 0,33 | - | 0,6 |
| <i>Ceramium diaphanum</i> | 3,08 | 1,91 | 0,33 | - | 4,48 | 2,0 |
| <i>Ceramium flaccidum</i> | 0,33 | - | 0,25 | - | - | 0,1 |
| <i>Corallina granifera et/ou Jania rubens</i> | - | 1,08 | 0,83 | 0,83 | 10,24 | 2,6 |
| Corallinaceae encroûtantes | 58,45 | 48,79 | 42,85 | 53,09 | 29,79 | 46,6 |
| <i>Dipterosiphonia rigens</i> | - | - | - | 0,50 | - | 0,1 |
| <i>Fosliella farinosa</i> | - | - | 8,98 | 0,50 | 1,33 | 2,2 |
| <i>Gelidium</i> sp. | - | - | 3,23 | - | 5,49 | 1,7 |
| <i>Gelidiella</i> sp. | - | - | - | 3,15 | 2,08 | 1,0 |
| <i>Herposiphonia</i> sp. | 12,40 | 0,33 | 0,33 | 0,33 | - | 2,7 |
| <i>Laurencia microcladia</i> | 0,25 | 0,33 | - | - | - | 0,1 |
| <i>Laurencia pinnatifida</i> | 1,00 | 1,58 | 0,66 | 0,83 | - | 0,8 |
| <i>Peyssonnelia harveyana</i> | - | - | 2,25 | - | - | 0,4 |
| <i>Polysiphonia</i> sp. plur. | 2,83 | 3,24 | 2,15 | - | 0,25 | 1,7 |
| <i>Taenioma nanum</i> | 0,50 | - | - | - | - | 0,1 |
| <i>Titanoderma</i> sp. | 0,50 | - | 0,50 | 3,66 | 0,50 | 1,0 |
| Total Rhodophyta | 81,92 | 57,26 | 62,36 | 65,22 | 54,16 | 64,2 |
| Phaeophyta | | | | | | |
| <i>Castagnea</i> sp. | - | - | 0,83 | - | - | 0,2 |
| Dictyotales indéterminées | - | - | - | 1,99 | - | 0,4 |
| Ectocarpaceae indéterminées | - | 4,74 | 0,66 | - | 14,72 | 4,0 |
| <i>Ciraudia sphacelariodes</i> | - | - | 0,33 | - | - | 0,1 |
| <i>Myronema orbiculare</i> | - | - | - | - | 0,33 | 0,1 |
| <i>Myriotrichia claviformis</i> | - | 0,33 | - | - | - | 0,1 |
| <i>Nemoderma tingitanum</i> | 1,41 | 6,98 | - | 0,50 | 1,83 | 2,1 |
| <i>Padina pavonica</i> | - | - | 2,16 | - | - | 0,4 |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> | 0,25 | - | 2,15 | 0,66 | 9,14 | 2,4 |
| <i>Sphacelaria tribuloides</i> | - | - | 0,66 | 3,81 | 3,91 | 1,7 |
| <i>Stypocaulon scoparium</i> | - | 0,33 | - | - | - | 0,1 |
| Phaeophyta indéterminées | - | - | - | 0,50 | - | 0,1 |
| Total Phaeophyta | 1,66 | 12,38 | 6,79 | 7,46 | 29,93 | 11,6 |
| Chlorophycophyta | | | | | | |
| <i>Acetabularia acetabulum</i> | - | - | 1,82 | 0,50 | - | 0,5 |
| <i>Cladophora</i> sp. | - | - | 0,66 | - | - | 0,1 |
| <i>Phaeophila dendroides et/ou Blastophysa polymorpha</i> | 7,97 | 5,07 | 3,65 | 12,62 | 6,31 | 7,1 |
| <i>Pedobesia lamourouxii</i> | - | - | - | 0,83 | - | 0,2 |
| Total Chlorophycophyta | 7,97 | 5,07 | 6,13 | 13,95 | 6,31 | 7,9 |
| Algues indéterminées | - | - | 7,89 | 6,31 | 3,16 | 3,5 |
| Total algues | 91,55 | 74,71 | 83,17 | 92,94 | 93,56 | 87,2 |
| Cyanobacteria | 2,90 | 0,58 | 0,75 | 0,50 | 0,33 | 1,0 |
| Total flore | 94,45 | 75,29 | 83,92 | 93,44 | 93,89 | 88,2 |
| Faune | | | | | | |
| Annelides | - | 0,50 | - | - | - | 0,1 |
| Cirripèdes | - | 2,50 | - | - | - | 0,5 |
| Crustacea | 2,00 | - | - | 0,50 | - | 0,5 |
| Hydrozoaires | - | - | - | 0,50 | - | 0,1 |
| Spongiaires | - | - | - | 0,50 | 0,83 | 0,3 |
| Faune indéterminée | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Total Faune | 2,00 | 3,00 | - | 1,50 | 1,33 | 1,6 |
| Sable | 3,40 | 21,56 | 15,78 | 4,81 | 4,57 | 10,0 |

Tableau XVI. — Contenu digestif des *Paracentrotus lividus* sur substrat rocheux (juillet 1987). L'importance des différents items est exprimée en CPI (contribution due aux présences, en pourcentage). Le diamètre des individus est mesuré à l'ambitus sans les piquants.

| Numéro des individus | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | moyenne |
|---------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Diamètre (en mm) | 56 | 48 | 52 | 40 | 53 | |
| Items | | | | | | |
| Rhodophyta | | | | | | |
| Acrochaetium sp. | - | - | - | 0,33 | - | 0,1 |
| Amphiroa rigida | 1,00 | - | - | - | - | 0,2 |
| Antithamnion cruciatum | - | - | - | 1,00 | - | 0,4 |
| Ceramium ciliatum | 0,50 | 1,00 | 1,33 | - | 0,50 | 0,7 |
| Ceramium diaphanum | 0,66 | 1,66 | - | 0,83 | 0,83 | 0,8 |
| Ceramium flaccidum | 0,50 | 0,25 | 0,33 | - | 0,83 | 0,4 |
| Corallina granifera et/ou | | | | | | |
| Jania rubens | 1,16 | 4,90 | 1,08 | - | 2,99 | 2,0 |
| Corallinaceae encroûtantes | - | 1,16 | 0,50 | - | 1,83 | 0,7 |
| Dasya rigidula | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Falkenbergia rufolanosa | 7,16 | - | 3,00 | - | - | 2,0 |
| Fosliella farinosa | - | 1,16 | 0,50 | 0,50 | 0,83 | 0,6 |
| Gelidium sp. | - | 0,50 | - | 0,50 | 0,50 | 0,3 |
| Laurencia microcladia | 5,90 | 3,33 | 2,08 | 1,00 | 7,23 | 3,9 |
| Laurencia pinnatifida | - | 0,33 | - | - | - | 0,1 |
| Peyssonnelia harveyana | - | - | 0,50 | - | - | 0,1 |
| Plocamium cartilagineum | 0,50 | - | - | - | - | 0,1 |
| Pneophyllum lejolisii | - | 0,50 | - | - | - | 0,1 |
| Rhodomeleaceae indéterminées | 2,91 | 2,41 | - | - | 2,49 | 1,6 |
| Rhodymenia ardissoni | - | - | - | 0,50 | - | 0,1 |
| Spyridia filamentosa | - | - | - | - | 1,00 | 0,2 |
| Titanoderma sp. | 0,33 | 1,83 | - | 0,83 | 0,33 | 0,7 |
| Total Rhodophyta | 20,62 | 19,03 | 9,32 | 5,49 | 19,86 | 14,9 |
| Phaeophyta | | | | | | |
| Castagnea sp. | 1,16 | - | 1,33 | 0,50 | - | 0,2 |
| Colpomenia sinuosa | 3,50 | 1,00 | 2,33 | 2,33 | - | 1,8 |
| Cystoseira sp. plur. | 5,00 | 5,00 | 9,50 | 0,33 | 3,83 | 4,7 |
| Dictyopteris membranacea | - | - | - | - | 1,50 | 0,3 |
| Dictyota dichotoma et/ou | | | | | | |
| Dilophus fasciola | 4,00 | 6,15 | 12,49 | 22,66 | 1,66 | 9,4 |
| Ectocarpaceae indéterminées | - | - | 0,50 | - | - | 0,1 |
| Feldmannia sp. | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Giraudia sphacelariodes | 0,33 | - | - | 0,83 | - | 0,2 |
| Liebmannia leveillei | - | - | - | 3,00 | - | 0,6 |
| Myriactula sp. | - | - | 0,33 | - | - | 0,1 |
| Padina pavonica | 47,74 | 49,49 | 51,83 | 59,82 | 60,41 | 53,9 |
| Sphacelaria cirrosa | 4,49 | 3,57 | 4,08 | 1,66 | - | 2,8 |
| Sphacelaria tribuloides | 1,00 | 1,00 | 0,50 | 0,50 | 0,50 | 0,7 |
| Stylophora rhizodes | - | - | 0,50 | - | - | 0,1 |
| Stypocaulon scoparium | - | 4,33 | - | - | 1,00 | 1,1 |
| Phaeophyta indéterminées | 1,91 | 1,33 | 4,50 | 1,50 | 0,33 | 1,9 |
| Total Phaeophyta | 69,13 | 71,87 | 87,89 | 93,13 | 69,73 | 78,4 |
| Chlorophycophyta | | | | | | |
| Acetabularia acetabulum | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Bryopsis duplex | - | 0,83 | 0,50 | - | 1,00 | 0,5 |
| Cladophora sp. | - | 0,50 | - | - | - | 0,1 |
| Phaeophila dendroides et/ou | | | | | | |
| Blastophysa polymorpha | 1,16 | - | - | 0,50 | 0,25 | 0,4 |
| Total Chlorophycophyta | 1,16 | 1,33 | 0,50 | 0,50 | 1,75 | 1,0 |
| Algues indéterminées | 1,83 | 1,00 | 0,58 | - | 1,83 | 1,0 |
| Total algues | 92,74 | 93,23 | 98,29 | 99,12 | 93,17 | 95,3 |
| Cyanobacteria | 0,83 | - | - | - | - | 0,2 |
| Posidonia oceanica | | | | | | |
| Feuilles brunes | - | - | - | 0,33 | - | 0,1 |
| Ecailles blanches | - | 1,00 | - | - | - | 0,2 |
| Ecailles brunes | 1,00 | - | 0,50 | - | 2,50 | 0,8 |
| Total Posidonia oceanica | 1,00 | 1,00 | 0,50 | 0,33 | 2,50 | 1,1 |
| Total Flore | 94,57 | 94,23 | 98,79 | 99,45 | 95,67 | 96,5 |
| Faune | | | | | | |
| Bryozoaires | - | - | - | - | 0,50 | 0,1 |
| Gastéropodes | - | 0,50 | - | - | - | 0,1 |
| Hydrozoaires | - | 0,25 | - | 0,50 | 0,33 | 0,2 |
| Polychaetes Serpulidae | 0,50 | - | - | - | - | 0,1 |
| Spongiaires | 0,83 | - | - | - | - | 0,2 |
| Faune indéterminée | - | - | - | - | 1,83 | 0,4 |
| Total Faune | 1,33 | 0,75 | - | 0,50 | 2,66 | 1,0 |
| Sable | 3,99 | 4,90 | 1,16 | - | - | - |