



Etude comparative de l'ichtyofaune des herbiers de phanerogames marines en milieux tropical et tempéré

Mireille L. Harmelin-Vivien

► To cite this version:

Mireille L. Harmelin-Vivien. Etude comparative de l'ichtyofaune des herbiers de phanerogames marines en milieux tropical et tempéré. *Revue d'Écologie*, 1983, 38 (2), pp.179-210. hal-03529397

HAL Id: hal-03529397

<https://hal.science/hal-03529397>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉTUDE COMPARATIVE DE L'ICHTYOFAUNE DES HERBIERS DE PHANEROGAMES MARINES EN MILIEUX TROPICAL ET TEMPÉRÉ

M.L. HARMELIN-VIVIEN

*Station Marine d'Endoume et C.N.R.S. URA 41 **

Les herbiers de Phanérogames marines constituent l'un des écosystèmes les plus remarquables des zones littorales du globe, aussi bien en milieu tempéré qu'en milieu tropical. La nature, la structure et le fonctionnement de cet écosystème ont été étudiés dans de nombreux travaux dont attestent les récentes synthèses publiées dans les ouvrages de McRoy et Helfferich (1977) et de Philipps et McRoy (1980). De par leur importance dans l'économie des pêches côtières, les poissons des herbiers de Phanérogames marines ont fait l'objet de nombreuses études. Depuis le travail de Petersen (1918) sur les côtes danoises, elles ont été réalisées principalement au Japon (Harada, 1962 ; Hatanaka et Iizuka, 1962 ; Kikuchi, 1966, 1974 ; Hayase et Tanaka, 1980 ; Shimizu, 1980), en Australie (Bell *et al.*, 1978 a,b ; Conacher *et al.*, 1979) et aux États-Unis sur les côtes de Floride et dans les Caraïbes (Carr et Adams, 1973 ; Adams, 1976, a,b,c ; Livingston, 1975, 1982 ; Brook, 1977 ; Weinstein et Heck, 1979 ; Ogden, 1980 ; Orth et Heck, 1980 ; Robertson, 1980). En Méditerranée, deux auteurs seulement s'étaient intéressés à l'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines, en Adriatique (Zei, 1962) et aux Baléares (Massuti, 1965). Depuis, des études plus approfondies sur la structure du peuplement ichthyologique et l'éthologie alimentaire des poissons des herbiers ont été réalisées sur les côtes provençales françaises (Bell et Harmelin-Vivien, 1982, sous presse ; Harmelin-Vivien, sous presse, a, b).

Le but de ce travail est de comparer les résultats acquis sur les poissons des herbiers de la région de Marseille avec ceux précédemment obtenus sur l'ichtyofaune des herbiers de Tuléar à Madagascar (Vivien, 1974 ; Harmelin-Vivien, 1979) afin de mettre en évidence les différences de structure et de fonctionnement des peuplements ichthyologiques des herbiers de Phanérogames marines en milieu tempéré et tropical.

I. — DESCRIPTION DES HERBIERS A TULEAR ET A MARSEILLE

1. — NATURE ET STRUCTURE DES HERBIERS

a) TULÉAR

Les herbiers prospectés à Tuléar (Madagascar) étaient situés entre 0 et 6 m de profondeur, les uns sur le Grand Récif qui barre la baie de Tuléar, les

* Adresse : Rue de la Batterie des Lions, F 13007 Marseille.

autres sur le littoral proche de la ville. Les herbiers récifaux sont implantés sur l'accumulation sableuse qui forme la partie postérieure du platier récifal interne et dans les horizons supérieurs de la pente interne. Ces herbiers sont entrecoupés de bancs de sable, de cuvettes et de mares, dépressions colonisées ou non par des pâtés coralliens. Il existe, à Tuléar, des marées importantes de type semi-diurne dont l'amplitude moyenne est de 0,8 m en mortes eaux et de 2,4 m en vives eaux. Leur marnage maximal peut atteindre 3,3 m (Pichon, 1978). L'existence et l'ampleur de ces marées ont pour conséquence l'émersion régulière des platiers récifaux et des zones littorales supérieures lors des basses mers de vives eaux et donc des herbiers qui y sont implantés. Les basses mers ont généralement lieu au milieu de la journée et au milieu de la nuit. La température moyenne de l'eau de mer en surface varie de 23° C environ pendant la saison froide à 30° C pendant la saison chaude (Gaudy, 1973 ; Pichon, 1978 ; Vasseur, 1981). Cependant, les variations saisonnières sont beaucoup plus fortes sur les platiers récifaux où la température de l'eau est influencée à marée basse par le rayonnement solaire ou par la température atmosphérique qui varie de 8° C au minimum en hiver à 38° C en été (Gaudy, 1973 ; Vasseur, 1981). Lors des basses mers de vives eaux, il existe donc un refroidissement des eaux du platier la nuit en hiver et une surchauffe de ces eaux le jour en été. Des températures de 41° C ont été relevées à midi en saison chaude dans des mares de l'herbier (Pichon, 1978). Ainsi, si l'écart annuel de température n'est que de 7° C pour les eaux de surface à Tuléar, il peut avoisiner 18° C à 20° C sur les platiers récifaux.

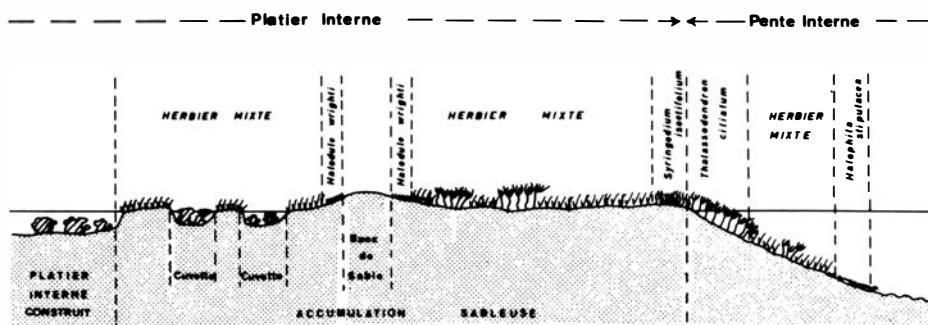


FIGURE 1 : Coupe transversale du platier interne du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) montrant la position des herbiers récifaux de Phanérogames marines (d'après Vivien, 1974).

Dans la région de Tuléar, la plus grande partie des herbiers est constituée par une pelouse mixte à *Thalassia hemprichi*, *Cymodocea rotundata*, *C. serrulata*, *Halodule univervis* et *Syringodium isoetifolium* (Figures 1 et 2) (Picard, 1967 ; Pichon, 1978 ; Thomassin, 1978). Dans les niveaux plus élevés subsiste seulement une espèce *Halodule wrightii*. Les zones déprimées présentant des sédiments plus grossiers sont colonisées par *Thalassodendron ciliatum*. Au niveau des basses mers de vives eaux se développe généralement en ceinture un herbier monospécifique à *Syringodium* auquel succède un herbier pur de *Thalassodendron*. L'herbier mixte qui leur fait suite s'enrichit progressivement en *Halophila stipulacea*. Cette espèce forme ensuite un herbier monospécifique qui est remplacé plus profondément sur les fonds de lagon par *Halophila ovalis*. La hauteur de la frondaison varie de quelques

centimètres pour les herbiers d'*Halophila* à 40 cm pour ceux de *Thalassodendron* (Den Hartog, 1970). Elle avoisine 20 cm pour la pelouse mixte. Les différences de morphologie et de hauteur des feuilles et des rhizomes ainsi que les exigences granulométriques de ces Phanérogames vont influencer sur la structure des habitats disponibles. Les *Thalassodendron* s'installent souvent sur des sédiments grossiers, parfois même sur du ballast corallien de taille centimétrique. Ceci, joint au fait que leurs rhizomes, plus importants que ceux des autres espèces, forment un semblant de natte, contribue à la formation d'un substrat qui se rapproche d'un substrat dur. Des herbiers d'*Halophila* à ceux de *Thalassodendron*, on observe une augmentation de la hauteur de la frondaison, une complexité croissante des habitats et une évolution du fond vers un substrat dur (Fig. 3). Malgré ces variations dans la nature et la structure de ces Phanérogames, Thomassin (1978) a montré que ces herbiers ne constituent qu'un faciès d'épiflore des sédiments sur lesquels ils s'installent. L'endofaune des sédiments meubles de ces herbiers n'est pas caractéristique, mais n'est qu'un aspect, souvent enrichi, des fonds meubles voisins dépourvus de végétation.



FIGURE 2 : Herbiers plurispécifiques récifaux du Grand Récif de Tuléar à marée haute (photo M. Harmelin).

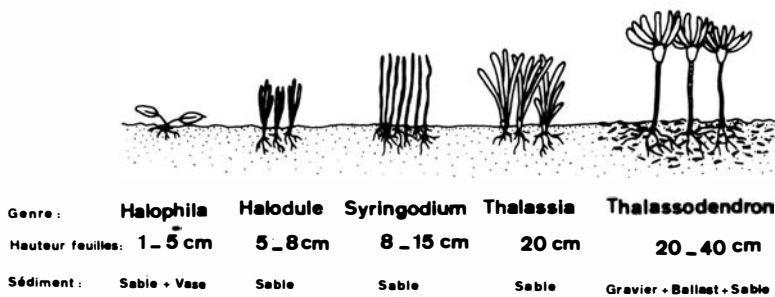


FIGURE 3 : Variation de la hauteur de la frondaison et de la nature des sédiments en fonction des différents genres de Phanérogames marines dans les herbiers de Tuléar (Madagascar).

b) MARSEILLE

Les herbiers de Phanérogames marines étudiés dans la région marseillaise étaient situés en deux points de la côte rocheuse (Carry-le-Rouet et le Plateau des Chèvres) entre 15 et 20 m de profondeur. Ces herbiers s'étendent depuis 5 m environ jusqu'à 25 ou 28 m, leur limite profonde dans cette région. A Marseille, la température des eaux est en moyenne de 13°C en hiver, en surface comme à 20 m (Travers, 1962 ; Minas, 1972). En été, les températures maximales sont d'environ 25°C en surface et 23°C à 20 m. La thermocline s'observe alors vers 30 m de fond au moins lorsque les couches sont stables. Cependant, les variations estivales de la température peuvent être très fortes. Lorsque le Mistral souffle, la température de l'eau peut s'abaisser brusquement jusqu'à 15°C. Les variations saisonnières de la température, ou les variations journalières en été, sont donc d'environ 10°C à 12°C au niveau des herbiers étudiés. Ces herbiers sont des prairies monospécifiques de *Posidonia oceanica*, espèce endémique de Méditerranée (Fig. 4). Dans les niveaux superficiels (0-10 m), en mode calme, ils peuvent laisser place à des herbiers de *Cymodocea nodosa* auxquels se mêle parfois une autre Phanérogame marine *Zostera noltii* (Pérès et Picard, 1964). La frondaison des Posidonies, d'une hauteur moyenne d'environ 0,5 m, peut varier de 0,2 m à 0,6 m selon divers facteurs dont la saison et les conditions hydrodynamiques du milieu ou la pollution. Contrairement à la plupart des autres Phanérogames marines, les *Posidonia oceanica* possèdent, en plus des rhizomes à croissance horizontale, des rhizomes à croissance verticale qui leur permettent d'élever de véritables mattes qui font tendre ces fonds vers des substrats durs. Les herbiers des Posidonies forment un ensemble complexe d'habitats pour de nombreux organismes (Fig. 5). Alors que les herbiers de *Cymodocea nodosa* et de *Zostera noltii* se comportent également comme des facies d'épiflore (True-Schlenz, 1965), les herbiers de *Posidonia oceanica* possèdent une endofaune très particulière qui présente de fortes affinités avec les communautés de substrats durs (Harmelin, 1964).

2. - APERÇU SUR LA PHÉNOLOGIE DES PHANÉROGAMES MARINES.

Les études sur la phénologie des Phanérogames marines tropicales ont essentiellement porté sur des espèces atlantiques et plus particulièrement *Thalassia testudinum* (Conover, 1958 ; Patriquin, 1973 ; Zieman, 1975 a,b). Patriquin (1973) a montré que la production et la perte des feuilles étaient à



FIGURE 4 : Herbier monospécifique de *Posidonies* à Port-Cros, France (– 6 m)
et banc de *Sarpa salpa*
(Photo J.G. Harmelin).

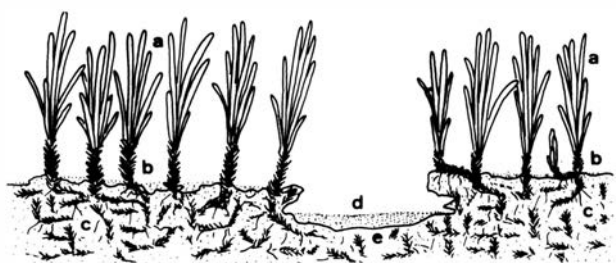


FIGURE 5 : Structure des herbiers de *Posidonia oceanica* à Marseille, France (a = frondaison, b = rhizomes érigés, c = natte, d = sédiment, e = chenal inter-matte).

peu près constantes au cours de l'année et que de nouvelles feuilles se formaient tous les quinze jours environ. Zieman (1975 a) s'est intéressé plus particulièrement à la production et à la dynamique saisonnière des herbiers de *Thalassia testudinum*. Il a observé, en automne et en hiver, une diminution sensible de la biomasse par unité de surface, bien que le nombre de feuilles par pied ne varie guère. La hauteur maximale des *Thalassia* est d'environ 20 cm. Pendant la saison froide, par perte des feuilles les plus longues et les plus âgées, on constate une légère diminution (quelques centimètres) de la hauteur de la frondaison. Une diminution de la hauteur des feuilles de Phanérogames au cours de la saison froide doit certainement se produire également à Tuléar, mais reste vraisemblablement faible et n'a pas été perçue au cours des récoltes de poissons.

Depuis les observations de Molinier et Picard (1952), les variations saisonnières des herbiers de Posidonies des côtes françaises ont fait l'objet de nombreuses études (Giraud, 1977 ; Eugène, 1978 ; Caye, 1980 ; Panayotidis, 1980). Ces auteurs ont montré que le renouvellement des feuilles était également continu chez *Posidonia oceanica*, au rythme d'une feuille tous les deux mois environ (Thelin et Boudouresque, sous presse), mais qu'il existait une modulation saisonnière de la croissance des feuilles. En automne et en hiver, on observe une élimination massive par les tempêtes des feuilles adultes les plus âgées qui sont également les plus longues. Il en résulte une forte diminution automnale de la hauteur des herbiers de Posidonies qui n'ont plus que 15 à 20 cm de haut pendant l'hiver, alors qu'ils atteignent 60 cm, parfois même 70 cm, en été.

Bien que les grandes lignes de la phénologie des Phanérogames marines paraissent similaires en milieu tropical et en milieu tempéré (renouvellement continu des feuilles, diminution de la biomasse et de la hauteur de la frondaison en hiver ou en saison fraîche), l'amplitude de variation des phénomènes va influencer sur la constance des habitats offerts aux poissons. Les herbiers tropicaux, malgré de légères variations, leur offrent un couvert relativement bas, mais à peu près constant en hauteur au cours de l'année, tandis que les herbiers de Posidonies présentent une frondaison beaucoup plus élevée, mais dont la hauteur subit de fortes variations saisonnières.

3. – PARTICULARITÉS NUTRITIONNELLES DES PHANÉROGAMES MARINES.

Les études sur la valeur nutritionnelle et les composants chimiques et biochimiques des Phanérogames marines sont encore peu nombreuses et fragmentaires. Ainsi que l'a souligné Drew (1980), des variations considérables peuvent exister d'une espèce à l'autre, ou d'un organe à l'autre. Les résultats dépendent aussi de l'état physiologique des plantes, de la saison, de la profondeur et du taux de pollution du milieu (Augier *et al.*, 1982). Les Phanérogames marines diffèrent en de nombreux points des Angiospermes terrestres. Elles sont caractérisées, selon Drew (1980), par un taux de fibres élevé (28 % à 36 % poids sec ; 33 % pour Hegnauer, 1963), un taux de protéines brutes assez faible (3 % à 14 %), des teneurs en cendres élevées (20 %) et une valeur calorique faible. Birch (1975) donne des valeurs voisines pour différentes Phanérogames tropicales : 9 % de protéines brutes et environ 29 % de cendres, mais montre que le pouvoir calorique des rhizomes est plus important que celui des feuilles pour un pourcentage de cendres plus faible. Les valeurs caloriques qu'il donne vont de 2 645 cal.g⁻¹ pour les *Syrin-*

godium à 3 221 cal.g⁻¹ pour les *Enhalus*. Birch (1975) en conclut que les Phanérogames marines ont un pouvoir calorique inférieur à celui des plantes vasculaires terrestres. Augier et Santimones (1979) et Augier *et al.* (1982) ont mesuré des taux de protéines allant de 6 % à 12 % chez *Posidonia oceanica* et *P. australis*, mais ont trouvé des taux de cendres beaucoup plus faibles chez ces deux espèces (de 4 % à 5 %). Ces auteurs signalent que les taux de protéines trouvés chez les Phanérogames marines sont voisins de ceux indiqués pour des plantes fourragères terrestres par Lyman *et al.* (1956).

Drew (1980) a étudié la composition en hydrates de carbone soluble de 16 espèces de Phanérogames marines. Les teneurs des feuilles en hydrates de carbone solubles, dont les plus importants sont le fructose, le glucose, le myoinositol et le sucrose, varient de 1,4 % à 24,9 % (poids sec après extraction alcoolique) avec une moyenne de 10,6 %. Les *Zostera*, par exemple, contiennent en moyenne 16,6 % de glucides dont le plus important est le fructose alors que les *Posidonia* ne contiennent en moyenne que 4,5 % de sucres constitués pour la plus grande partie par du sucrose. Cet auteur a montré que ces taux variaient avec l'état physiologique des plantes, l'heure, la saison, mais aussi la latitude. Il existe, en effet, une corrélation positive entre le taux de sucrose dans les feuilles et la latitude. Cet auteur indique aussi que les rhizomes et les racines de ces plantes semblent recéler des taux de sucres solubles beaucoup plus élevés que les feuilles.

Les Phanérogames marines, malgré des taux de fibres et de cendres élevés et un pouvoir calorique assez faible, possèdent donc néanmoins des taux de protéines brutes (environ 10 %) et de sucres solubles directement assimilables (> 10 % poids sec) relativement élevés.

Il existe bien d'autres différences entre la biochimie des plantes aquatiques et des plantes terrestres. L'une des caractéristiques des Angiospermes marines est la perte apparente des facultés de synthétiser ou d'accumuler certaines classes de composés. La plupart des plantes aquatiques ne semblent pas produire la série habituelle de constituants secondaires existant chez les végétaux terrestres (Hegnauer, 1963 ; McLure, 1970 ; Boutard, 1972). En particulier, ils ne contiennent pas d'alcaloïdes, peu de tanins, très peu de flavonols et de leucoanthocyanes. Hegnauer (1963) suggère que l'accumulation de bien des substances secondaires curieuses trouvées chez les plantes terrestres sont le résultat de la sélection due à l'environnement, causée sans doute principalement par les pressions de prédation. Nous verrons par la suite que l'absence de substances secondaires chez les Phanérogames marines peut en partie résulter du faible taux de prédation directe que supportent ces végétaux.

4. – CONCLUSION

Les principales caractéristiques des herbiers de Phanérogames marines étudiés à Tuléar et à Marseille sont rassemblées Tableau I. On remarque que l'environnement physique et biotique des herbiers varie beaucoup plus à Tuléar qu'à Marseille. A Tuléar, les herbiers, plurispécifiques, émergent en grande partie à marée basse. Les écarts de température sont élevés à leur niveau, la lumière est intense et l'agitation forte du fait des courants de marée. Ces herbiers, exceptés ceux de *Thalassodendron*, ont une affinité plus forte avec les substrats meubles qu'avec les substrats durs. La structure des habitats est relativement simple dans le plan vertical, mais la frondai-

son peut présenter de fortes variations latérales en fonction des espèces qui constituent l'herbier, ce qui fait que ces herbiers se présentent comme une mosaïque horizontale d'habitats.

A Marseille, les herbiers de *Posidonies* s'étendent beaucoup plus profondément et, à la profondeur à laquelle ils ont été étudiés (– 20 m), sont baignés par un environnement physique plus stable (courants moins forts, lumière atténuée, différences de température plus faibles). L'environnement biotique est également plus constant dans le plan horizontal puisque ces herbiers sont monospécifiques. Dans le plan vertical, il est par contre plus variable dans le temps puisque la frondaison se réduit des deux tiers pendant l'hiver et plus complexe sur le plan des habitats dont la stratification verticale est plus accentuée que dans les herbiers tropicaux.

TABLEAU I
Caractéristiques principales des herbiers de Phanérogames marines étudiés à Tuléar (Madagascar) et à Marseille (France).

	Tuléar 23°25 Lat. S Hémisphère Sud Zone tropicale	Marseille 43°12 Lat. N Hémisphère Nord Zone tempérée
Nombre d'espèces Phanérogames	7	1
Limite d'extension bathymétrique des herbiers (<i>Halophila</i> exceptées)	0 - 6 m	0,3 - 35 m
Profondeur des herbiers étudiés	0 - 6 m	15 - 20 m
Variation des températures moyennes de l'eau de surface	23°C - 30°C	13°C - 23°C
Δt° moyen eau de surface	7°C	10°C
Δt° maximum au niveau des herbiers	15°C à 20°C	10°C à 12°C
Emersion des herbiers (marées)	++	--
Houle, vagues, courants	+++	+ (+)
Lumière	+++	+
Complexité de l'habitat tendance vers substrat dur	+	+++
Hauteur moyenne de la frondaison (limites)	0,15 m (0,10-0,30 m)	0,50 m (0,20 - 0,60 m)
Variation saisonnière de la hauteur des feuilles	+	+++

II. — LES PEUPELEMENTS DE POISSONS

1. — STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

Les éléments de base de cette discussion sont tirés de travaux réalisés précédemment à Tuléar (Vivien, 1974 ; Harmelin-Vivien, 1979) et à Marseille (Bell et Harmelin-Vivien, 1982 ; Harmelin-Vivien, sous presse b). La richesse spécifique des peuplements de poissons des herbiers de Phanérogames marines est plus élevée en milieu tropical qu'en milieu tempéré (Tab. II) : 157 espèces ont été trouvées dans l'ensemble des herbiers récifaux à Tuléar et seulement 49 dans les herbiers de Posidonies de la région marseillaise en été. Les familles les plus importantes en nombre d'espèces et d'individus sont à Tuléar, par ordre d'importance décroissante, les Labridae, les Gobiidae, les Apogonidae, les Pomacentridae, les Lutjanidae, les Syngnathidae, les Scaridae, les Scorpaenidae, les Tetraodontidae, les Lethrinidae et les Congridae, qui représentent 53 % des espèces et 80 % des individus (Tabl. III). A Marseille, les Labridae, les Centranchidae, les Sparidae, les Gobiidae, les Scorpaenidae, les Syngnathidae, les Pomacentridae et les Congridae forment 65 % des espèces et 97 % des individus (Tabl. III). Les peuplements de poissons de ces différents herbiers présentent tous un indice de diversité élevé ($3,07 < H' < 5,40$) et une très forte équitabilité ($0,69 < J' < 0,80$) suggérant une bonne stabilité de ces peuplements. Ainsi que Bell et Harmelin-Vivien (1982) l'ont signalé, les faibles indices de diversité ($H' < 2$) donnés par Livingston (1975) et Adams (1976) pour les ichthyofaunes des herbiers de la côte est des Etats-Unis, sont le résultat de fortes perturbations et de la pollution auxquelles sont soumis ces herbiers.

TABLEAU II

Richesse et diversité spécifiques des peuplements de poissons dans différents herbiers tropicaux (Tuléar) et tempérés (Marseille).

	Herbiers récifaux				Total Herbiers récifaux	Herbiers littoraux mixtes	Herbiers tempérés (Marseille) <u>Posidonia oceanica</u>
	Herbiers mixtes	<u>Thalassodendron ciliatum</u>	<u>Syringodium</u>	<u>Halodule (ras)</u>			
Nb. familles	42	25	19	10	45	30	20
Nb. espèces/ prélèvement	39	33	29	16	36	24	15
Richesse spécifique S	132	59	42	16	157	62	49
Diversité spécifique (H' numérique)	5.40	4.05	4.30	3.07	5.89	4.51	3.99
Équitabilité	0.78	0.69	0.80	0.77	0.79	0.76	0.71

TABLEAU III

Nombres d'espèces et pourcentages numériques des différentes familles de poissons des herbiers de Phanérogames marines à Tuléar (Madagascar) et à Marseille (France).

	TULEAR		MARSEILLE	
	Nb espèces	% numériques	Nb espèces	% numériques
Dasyatidae	1	+	-	-
Torpedinidae	1	0.1	-	-
Moringuidae	2	1.8	-	-
Xenocoagridae	3	0.1	-	-
Muraenidae	6	1.2	-	-
Congridae	2	2.1	1	0.3
Ophichthidae	7	1.2	-	-
Synodontidae	2	1.2	-	-
Plotosidae	1	0.6	-	-
Gobiesocidae	-	-	1	+
Gadidae	-	-	2	0.8
Ophidiidae	-	-	2	0.2
Exocoetidae	1	+	-	-
Atherinidae	1	0.4	1	+
Zeidae	-	-	1	+
Fistulariidae	1	0.1	-	-
Syngnathidae	7	3.8	3	2.4
Scorpaenidae	4	2.3	3	4.5
Triglidae	-	-	1	+
Platycephalidae	2	0.4	-	-
Serranidae	2	1.2	2	0.5
Pseudochromidae	1	0.1	-	-
Plesiopidae	1	0.1	-	-
Apogonidae	10	19.4	-	-
Carangidae	1	+	-	-
Centracanthidae	-	-	2	20.9
Lutjanidae	3	7.9	-	-
Pomadasyidae	1	0.2	-	-
Lethrinidae	3	2.5	-	-
Sparidae	-	-	5(6)	12.0
Mullidae	5	1.7	1	1.5
Chaetodontidae	4	1.4	-	-
Pomacentridae	9	6.8	1	4.1
Cirrhitidae	1	0.1	-	-
Sphyracidae	1	0.1	-	-
Labridae	16	16.3	11	48.6
Scaridae	3	3.2	-	-
Mugiloididae	2	0.1	-	-
Blenniidae	4	1.3	1	0.2
Congrogadidae	1	0.1	-	-
Tripterygiidae	1	0.3	1	0.1
Callionymidae	3	0.4	1	+
Gobiidae	21	13.4	6	3.6
Microdesmidae	1	+	-	-
Acanthuridae	6	0.8	-	-
Siganidae	2	0.9	-	-
Bothidae	1	0.9	2	0.1
Soleidae	1	0.1	-	-
Cynoglossidae	1	0.1	-	-
Balistidae	3	0.6	-	-
Ostracionidae	1	+	-	-
Tetraodontidae	5	2.4	-	-

* A Tuléar, le nombre d'espèces des peuplements des différents types d'herbiers étudiés varie beaucoup en fonction de leur composition floristique et de leur localisation. On a pu mettre en évidence que l'augmentation de la diversité de structure des herbiers, liée à la forme et la hauteur des frondes, à l'existence de rhizomes verticaux et à la nature des sédiments, entraîne une augmentation de la richesse spécifique du peuplement de poissons (Tabl. II). Ainsi, les herbiers clairsemés d'*Halodule* (de même que ceux d'*Halophila*) présentent une ichtyofaune appauvrie. La richesse spécifique s'élève dans les herbiers purs de *Syringodium*, puis dans ceux de *Thalassodendron* où apparaissent des espèces ayant une affinité avec les substrats durs. A Porto-Rico, Martin et Cooper (1981) trouvent également une richesse spécifique plus élevée dans les herbiers de *Thalassia testudinum* (34 spp) que dans ceux de *Syringodium filiforme* (17 spp). Cependant, le peuplement le plus riche s'observe dans les pelouses mixtes. Mais c'est aussi dans ce milieu que son hétérogénéité est maximale. A Tuléar, le nombre d'espèces par prélèvement est en effet à peine plus élevé dans les herbiers mixtes que dans les autres types d'herbiers pour une richesse spécifique totale beaucoup plus forte (Tabl. II). Comme Talbot (1965) l'avait remarqué pour les peuplements de poissons liés aux Scléractiniaires, on observe donc à Tuléar pour l'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines qu'une communauté benthique plurispécifique possède une ichtyofaune plus riche en espèces que n'en présentent les communautés monospécifiques de ses divers composants.

Les herbiers mixtes situés sur le littoral malgache présentent cependant une ichtyofaune plus pauvre que celle des herbiers mixtes récifaux (Tabl. II). Cet appauvrissement est lié à la fois à la nature des sédiments sur lesquels sont implantés ces herbiers, plus vaseux, et à l'absence de contamination du peuplement de ces herbiers par des espèces récifales qui, pour les herbiers récifaux, proviennent du platier interne construit, des cuvettes de l'herbier et des formations coralliennes de lagon. L'importance relative des espèces inféodées aux herbiers est en effet plus élevée dans les herbiers littoraux (32 %) que dans les herbiers récifaux (27 %). Les interférences entre ichtyofaune récifale et ichtyofaune des herbiers ont été également soulignées par Ogden et Zieman (1977) dans les Caraïbes. Le caractère particulier de l'ichtyofaune des herbiers est cependant beaucoup plus net en milieu tropical qu'en milieu tempéré. A Marseille, les espèces de poissons que l'on peut considérer comme caractéristiques des herbiers de Posidonies ne dépassent pas 10 % du peuplement. Par contre, l'abondance de chaque espèce est plus élevée à Marseille qu'à Tuléar.

Les poissons inféodés aux herbiers sont en général des espèces de petite taille, douées souvent d'un certain « mimétisme » avec leur environnement. Cependant, en milieu tropical, il existe une catégorie de migrants, nocturnes, saisonniers ou occasionnels, qui sont de grande taille. L'éventail des tailles des poissons est ainsi beaucoup plus large dans les herbiers tropicaux et est surtout bipolarisé (Weinstein et Heck, 1979). Une grande partie du peuplement est constitué par les individus juvéniles d'espèces qui n'habitent pas l'herbier à l'état adulte. Ce rôle de « nurseries » des herbiers se retrouve dans toutes les zones géographiques et a été souligné par bien des auteurs (cf. Kikuchi, 1974, 1980 ; Kikuchi et Pérès, 1977 ; Weinstein et Heck, 1979).

2. - VARIATIONS TEMPORELLES

L'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines ne varie pas seulement en fonction de la composition floristique des herbiers ou de leur localisation, mais elle présente aussi de fortes fluctuations en fonction du temps, selon des cycles nycthéméraux et saisonniers. La nuit, on observe une augmentation de la richesse faunistique, de la diversité spécifique, du nombre et de la biomasse des individus en raison de l'accessibilité plus grande de tous les compartiments de l'ichtyofaune à cette période (Bell et Harmelin-Vivien, 1982 ; Harmelin-Vivien, sous presse) (Fig. 6). Les différences qualitatives et quantitatives du peuplement entre le jour et la nuit sont liées aux rythmes d'activité des poissons et à leur comportement. L'apparition d'un plus grand nombre d'espèces la nuit dans les herbiers est due essentiellement à la sortie, hors de leurs abris diurnes, de poissons à activité nocturne et à la descente sur le fond de poissons de pleine eau à activité diurne qui passent leur période de repos à l'abri de la frondaison (Fig. 6). L'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines, comme celle des récifs coralliens (Harmelin-Vivien, 1979), se compose donc de deux populations actives, l'une diurne, l'autre nocturne, qui se relaient selon un rythme circadien. L'augmentation nocturne de la richesse totale de l'ichtyofaune, quantifiée à Marseille (Bell et Harmelin-Vivien, 1982) et à Port-Cros (Harmelin-Vivien, sous presse a,b) dans les herbiers de Posidonies, l'a également été dans les herbiers de *Thalassia testudinum* des côtes américaines (Brook, 1977 ; Weinstein et Heck, 1979). L'augmentation de l'abondance et de la richesse spécifique totale de l'ichtyofaune des herbiers pendant la nuit n'implique pas l'accroissement de celles de la population active à cette période. La population active le jour, qui comprend les espèces à activité diurne et celles qui s'alimentent aussi bien le jour que la nuit, est supérieure en nombre d'espèces et d'individus à la population active la nuit (espèces nocturnes + espèces indifférentes), ceci aussi bien dans les herbiers tropicaux que dans les herbiers tempérés (Tabl. IV). Dans les herbiers récifaux, les pourcentages respectifs des populations diurne et nocturne sont équivalents à ceux calculés pour l'ensemble des peuplements récifaux de cette région ; environ 63 % d'espèces et d'individus actifs le jour et 37% la nuit (Harmelin-Vivien, 1981). Dans les herbiers littoraux de Tuléar et dans ceux de Posidonies de la région marseillaise, la population diurne occupe une place encore plus importante (> 80 %) (Tabl. IV). On remarque qu'à Marseille les espèces à activité strictement diurne, bien que moins nombreuses qu'à Tuléar, forment une population beaucoup plus importante. Les espèces à activité strictement nocturne sont, par contre, plus faiblement représentées à Marseille aussi bien en nombre d'espèces que d'individus. On a cependant calculé que la biomasse fonctionnelle diurne est, à Marseille, supérieure de 2 à 3 fois seulement à la biomasse fonctionnelle nocturne ; ce qui implique un poids moyen des individus actifs la nuit supérieur à celui des individus actifs le jour (on ne dispose pas de données pondérales pour Tuléar). Cette augmentation du poids moyen des individus la nuit a également été mise en évidence par Yanez-Arancibia *et al.* (1981) dans les herbiers de *Thalassia* au Mexique.

Les variations saisonnières observées dans les herbiers de Posidonies sont assez faibles et varient légèrement d'une zone à l'autre. D'une façon générale, la biomasse totale augmente en été et au début de l'automne et diminue en hiver (Zei, 1962 ; Massuti, 1965 ; Harmelin-Vivien, sous presse). Les variations saisonnières n'ont pu être étudiées à Tuléar où tous les prélè-

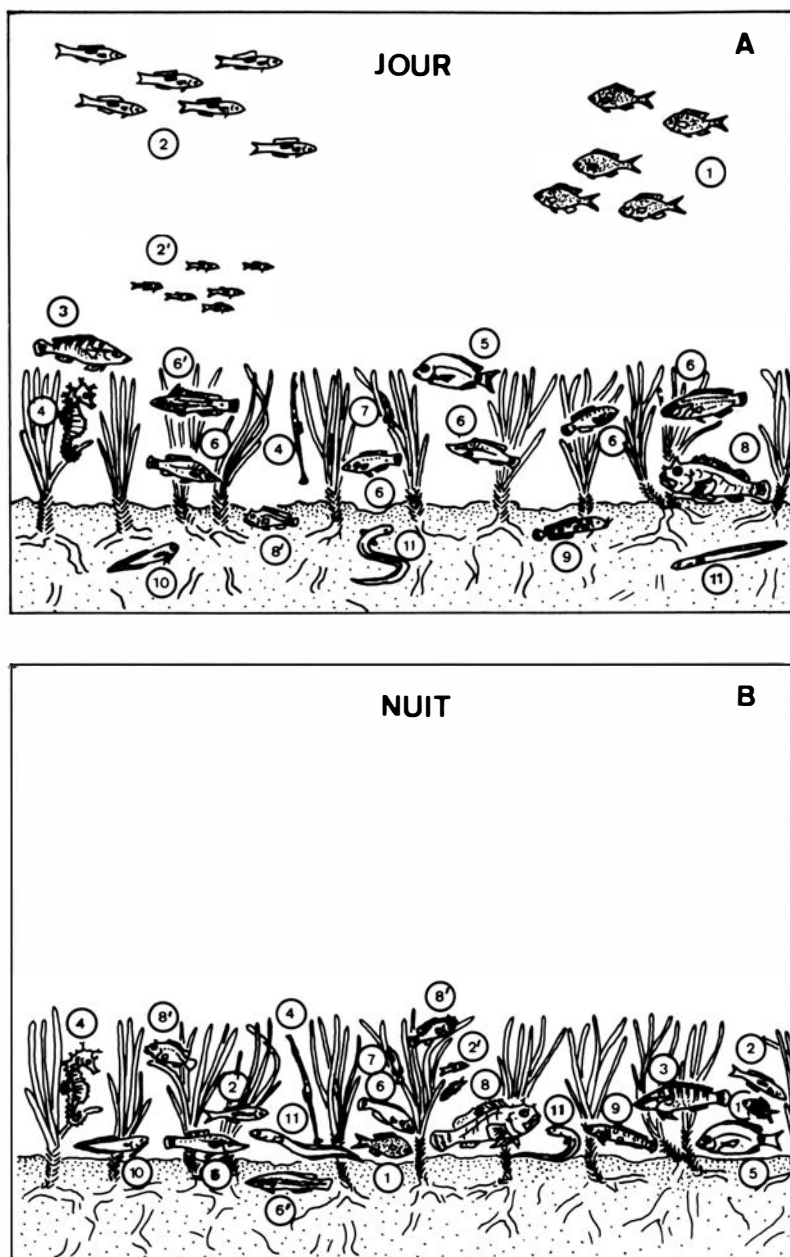


FIGURE 6 : Distribution verticale des poissons le jour et la nuit dans les herbiers de Posidonies en Méditerranée (d'après Harmelin-Vivien, sous presse a). 1 = Pomacentridae, 2 = Centracanthidae, 3 = Serranidae, 4 = Syngnathidae, 5 = Sparidae, 6 = Labridae, 7 = Gobiesocidae, 8 = Scorpaenidae, 9 = Gadidae, 10 = Ophidiidae, 11 = Congridae.

vements ont été réalisés en saison fraîche. L'augmentation de la richesse spécifique et de l'abondance de l'ichtyofaune des herbiers en période estivale a également été remarquée par Kikuchi (1974) au Japon, Hutomoto et Martosewojo (1977) en Indonésie, Adams (1976), Brook (1977) et Orth et Heck (1980) aux Etats-Unis et Yanez-Arancibia *et al.* (à paraître a, b) au Mexique.

TABLEAU IV

Importance des espèces à activité diurne (D) ou nocturne (N) dans les peuplements de poissons d'herbiers à Tuléar et à Marseille (% S = % en nombre d'espèces ; % I = % en nombre d'individus).

	T u l é a r				M a r s e i l l e	
	Herbiers récifaux		Herbiers littoraux		Herbiers Posidonies	
	% S	% I	% S	% I	% S	% I
Diurnes	64.2	58.2	62.9	78.5	50.0	87.5
Nocturnes	26.3	37.1	27.4	18.2	12.5	1.3
D + N	9.5	4.7	9.7	3.3	37.5	11.2

III. — STRUCTURE TROPHIQUE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS

Pour étudier la structure trophique des peuplements et des populations, différents types de régimes alimentaires ont été distingués : les herbivores, les omnivores, les planctonophages, les piscivores et quatre catégories de carnivores benthophages, séparées en fonction des proies préférentielles ingérées. Les carnivores de type 1 capturent uniquement des Crustacés, les carnivores de type 2 ingèrent aussi des Crustacés, mais surtout des Mollusques, les carnivores de type 3 se nourrissent de Crustacés et de Polychètes et les carnivores de type 4 broutent essentiellement des Invertébrés sessiles (Eponges, Cnidaire, Bryozoaires, Ascidies). Cependant, certaines espèces comptabilisées dans la catégorie « Piscivores », bien que se nourrissant surtout de poissons, capturent également d'autres proies, des Crustacés essentiellement. Par ailleurs, d'autres espèces peuvent être à la fois omnivores et planctonophages. Les huit types de régimes alimentaires distingués ne sont donc pas strictement délimités, mais permettent néanmoins de rendre compte des principales différences observées. Si l'on considère les pourcentages numériques des régimes alimentaires dans les principaux herbiers étudiés, on remarque que les structures trophiques des ichtyofaunes des herbiers récifaux et littoraux à Tuléar sont voisines ($r = 0,762, p < 0,01$), mais qu'elles diffèrent de celles des herbiers méditerranéens de Posidonies (Tabl.

V). Les herbiers de Posidonies se distinguent surtout par leur pauvreté en poissons herbivores et omnivores et par l'absence de poissons brouteurs d'Invertébrés sessiles (carnivores de type 4). L'absence de données chiffrées pour les poissons herbivores dans les herbiers de la région marseillaise demande quelques explications. En Méditerranée Nord-Occidentale, il n'existe qu'une seule espèce de poisson herbivore dans les herbiers de Posidonies, la Saupé *Sarpa salpa* (Verlaque, 1981, en prép. ; Boudouresque et Meinesz, 1982). Cette espèce ne se rencontre que dans la partie supérieure de l'herbier, jusqu'à 8 ou 10 m de profondeur au maximum (Faggianelli et Cook, 1981 ; Harmelin-Vivien, sous presse, a). Or, les prélèvements effectués dans la région marseillaise l'ont été entre 15 et 20 m, en dehors de la zone de répartition des saupes. L'extension verticale importante des Posidonies (0 – 35 m) en Méditerranée entraîne donc, du point de vue trophique, une séparation des herbiers en deux sous-écosystèmes, l'herbier superficiel (0 – 10 m) et l'herbier profond (10 – 35 m), dont le fonctionnement trophique est différent, du moins en ce qui concerne les poissons. Le rôle des poissons herbivores peut être très important dans les dix premiers mètres (Laborel-Deguen et Laborel, 1977 ; Verlaque, à paraître), mais devient inexistant dans l'herbier moyen et profond. Il convient donc de ne pas oublier que les résultats discutés dans ce travail se rapportent au sous-écosystème herbier profond et non à l'ensemble de l'herbier de Posidonies. Il y a relativement peu d'omnivores vrais, se nourrissant à la fois de végétaux et d'animaux, dans les herbiers de Posidonies : quelques Blenniidae et Gobiidae et les bogues, *Boops boops*, qui sont essentiellement planctonophages. Les Algues trouvées chez les espèces carnivores ont généralement été ingérées accidentellement. Une des autres particularités de l'ichtyofaune des herbiers méditerranéens est l'absence d'espèces brouteuses d'Invertébrés sessiles. Il existe, sur les feuilles et les rhizomes des Posidonies, une faune sessile riche (Eugène, 1978) comprenant des Foraminifères, des Eponges, des Cnidaïres, des Polychètes, des Bryozoaires, des Ascidies, qui n'est pas, ou très peu, utilisée par les Poissons. Par contre, dans les herbiers de Tuléar, les brouteurs d'Invertébrés sessiles sont abondants (Harmelin-Vivien, 1979).

On a montré à Tuléar qu'il existe une relation entre le rythme d'activité des espèces et leurs comportements alimentaires induisant l'existence de deux populations actives : l'une diurne, l'autre nocturne ; qualitativement et quantitativement, ces deux populations jouent des rôles différents dans les réseaux trophiques de l'écosystème récifal (Harmelin-Vivien, 1979, 1981). Il en est de même dans les herbiers. Les herbivores, les omnivores et les brouteurs d'Invertébrés sessiles se nourrissent uniquement pendant la journée. Parmi les autres types de régimes alimentaires, les espèces à activité diurne et nocturne sont en proportions variables d'un herbier à l'autre (Tabl. V). La structure trophique de l'ichtyofaune des herbiers va donc non seulement changer d'une zone à l'autre, mais aussi en chaque lieu en fonction du rythme d'éclairement circadien. La diversité des régimes alimentaires de la population nocturne est plus faible que celle de la population diurne, puisque les poissons qui se nourrissent la nuit sont tous des carnivores. La diminution nocturne de la diversité des régimes alimentaires est beaucoup plus forte à Marseille qu'à Tuléar, puisque la plupart des poissons nocturnes sont des piscivores et des prédateurs de Crustacés. En Méditerranée nord-occidentale, il existe très peu de poissons planctonophages nocturnes et de prédateurs nocturnes de Mollusques et de Polychètes.

TABLEAU V

Importance des différents types de régime alimentaire dans l'ichtyofaune des herbiers tropicaux (Tuléar) et tempérés (Marseille), exprimée en pourcentages numériques (% I) et pourcentages des espèces diurnes (% D) et nocturnes (% N) pour chaque type de régime.

	<u>T u l é a r</u>						<u>M a r s e i l l e</u>		
	Herbiers récifaux			Herbiers littoraux			Herbiers Posidonies (18 m)		
	% I	% D	% N	% I	% D	% N	% I	% D	% N
Herbivores	4.9	100.0	-	2.6	100.0	-	(+)	100.0	-
Omnivores	21.0	100.0	-	29.3	100.0	-	10.5 *	100.0	-
Planctonophages	19.6	2.9	93.1	8.3	-	100.0	25.0	99.9	0.1
Piscivores (+ Crust.)	9.6	25.0	75.0	7.0	31.4	68.6	5.3	20.0	80.0
Carnivores I (Crustacés)	11.4	52.8	47.2	22.4	88.3	11.7	7.2	50.0	50.0
Carnivores II (Crust.+ Moll.)	16.5	99.4	0.6	8.7	98.4	1.6	48.6	100.0	-
Carnivores III (Crust.+ Poly- chètes + x)	15.2	27.4	72.6	19.2	79.1	20.9	3.4	99.1	0.9
Carnivores IV (Invertébrés sessiles)	1.8	100.0	-	2.5	100.0	-	-	-	-
	100.0			100.0			100.0		

* % de Boops boops qui sont essentiellement planctonophages

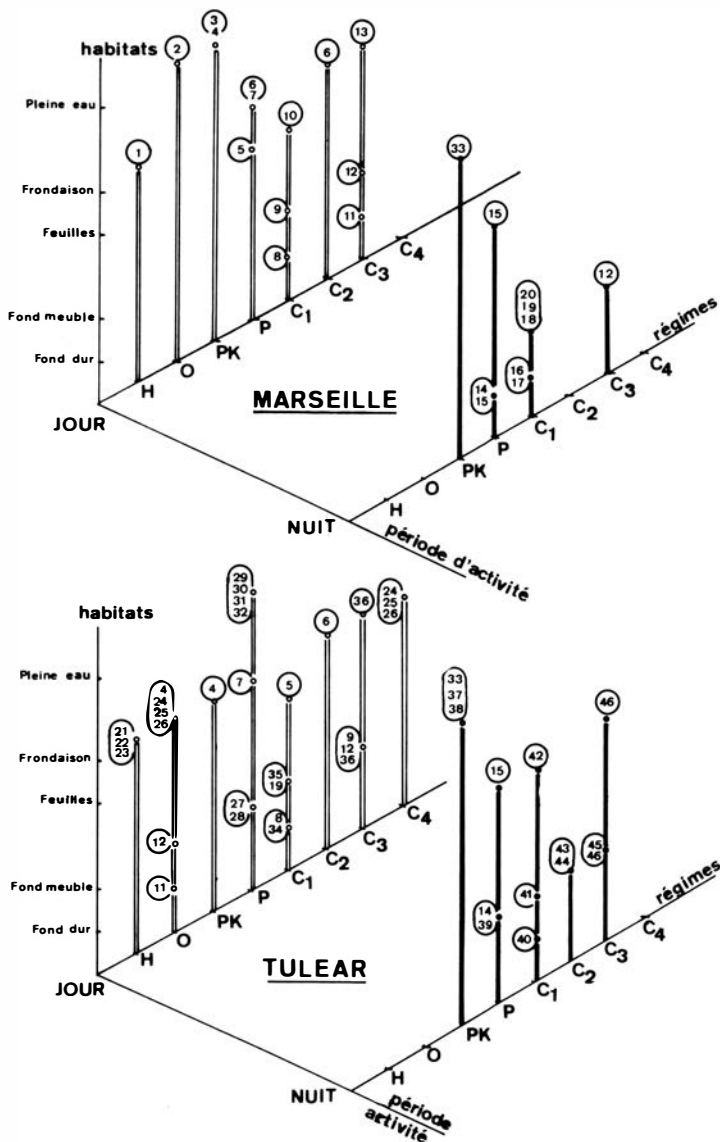


FIGURE 7 : Répartition spatio-temporelle des principaux types de régimes alimentaires chez les poissons des herbiers de Phanérogames marines en milieu tropical (Tuléar) et en milieu tempéré (Marseille).

1 = *Sarpa salpa*, 2 = *Boops boops*, 3 = Centranchidae, 4 = Pomacentridae, 5 = Synbranchidae, 6 = Labridae, 7 = Serranidae, 8 = Tripterygiidae, 9 = Mullidae, 10 = Gobiidae, 11 = Blenniidae, 12 = Gobiidae, 13 = Sparidae, 14 = Congridae, 15 = Scorpaenidae, 16 = Gadidae, 17 = Ophiidae, 18 = Triglidae, 19 = Callionymidae, 20 = Bothidae, 21 = Scaridae, 22 = Siganidae, 23 = Acanthuridae, 24 = Chaetodontidae, 25 = Balistidae, 26 = Tetraodontidae, 27 = Platycephalidae, 28 = Synodontidae, 29 = Sphyrnidae, 30 = Carangidae, 31 = Exocoetidae, 32 = Fistulariidae, 33 = Atherinidae, 34 = Cirrhitidae, 35 = Ophichthidae, 36 = Lethrinidae, 37 = *Myripristis*, 38 = Apogonidae, 39 = Muranidae, 40 = Plesiopidae, 41 = Xenodermidae, 42 = Holocentridae, 43 = Dasyatidae, 44 = Torpedinidae, 45 = Moringidae, 46 = Lutjanidae.

Une séparation grossière des niches écologiques des poissons d'herbier à Tuléar et à Marseille a été tentée figure 7 en tenant compte de trois paramètres principaux : la période d'activité (jour et nuit), le régime alimentaire (8 types principaux) et l'habitat de recherche de la nourriture incluant les possibilités de déplacement vertical des espèces (pleine eau, totalité de la frondaison, feuilles, fond meuble, fond dur). Il apparaît sur ce schéma que la compétition entre les espèces semble plus élevée en milieu tropical qu'en milieu tempéré. Ceci provient essentiellement du faible nombre de régimes alimentaires pris en considération. Par ailleurs, l'alimentation et le comportement changent profondément pendant la croissance chez de nombreuses espèces qui vont occuper successivement plusieurs niches écologiques au cours de leur vie. Il faudrait donc considérer non pas les espèces de poissons, mais les différentes unités trophiques ontogéniques se succédant chez chaque espèce, ainsi que Livingston (1982) l'a réalisé dans une étude des poissons d'herbiers du Gofle du Mexique et tenir compte aussi, de la même manière, des classes de taille des proies capturées préférentiellement par les unités trophiques ontogéniques successives.

IV. — CONSOMMATION DES PROIES

La consommation totale de chaque catégorie de proies, en grammes, par les poissons pour une période donnée dans les herbiers (C_i) a été calculée selon la formule suivante :

$$C_j = \sum_{i=1}^n A_i O_i P_{ij}$$

où n = nombre d'espèces de poissons à la période considérée t

A_i = abondance de l'espèce de poissons i au temps t

O_i = pourcentage d'individus de l'espèce de poisson i contenant la nourriture au temps t

P_{ij} = poids de la proie j , en grammes, dans l'estomac de l'espèce de poisson i au temps t

La consommation totale des proies pour une période donnée (C_k) sera donc :

$$C_k = \sum_{j=1}^k C_j$$

où k = nombre de catégories de proies relevées dans l'alimentation des n espèces de poissons.

A Marseille, cette analyse quantitative a porté sur toutes les espèces récoltées en été 1980 (Bell et Harmelin-Vivien, sous presse). Par contre, à Tuléar, 50 % seulement des espèces représentant cependant 90 % des individus récoltés ont été analysées pour les herbiers récifaux et 47 % des espèces représentant 72 % des individus pour les herbiers littoraux. Les proportions des différents types de régimes dans la population totale et dans l'échantillon étudié sont significativement voisines ($p < 0,01$) pour les deux types d'herbiers et les deux périodes étudiées. Ceci permet de considérer les résultats acquis comme relativement représentatifs des phénomènes qui se déroulent dans les herbiers de la région de Tuléar.

L'ordre d'importance des proies est à peu près le même à Tuléar dans les herbiers récifaux et dans les herbiers littoraux ($r = 0,781$, $p < 0,01$), mais

il diffère entre Tuléar et Marseille (Tabl. VI). Ainsi que le laissait prévoir la structure trophique des peuplements de poissons (Tabl. V), les différences de consommation entre ces deux zones portent surtout sur l'absence d'utilisation des végétaux et des invertébrés sessiles à Marseille, ainsi que sur une diversité moindre des proies capturées dans cette zone. Cependant, quelle que soit la région, les poissons d'herbiers consomment essentiellement des Crustacés et des Poissons (de 72 % à 82 % en poids) et, dans une moindre mesure, des Mollusques et des Polychètes.

TABLEAU VI

Consommation des principales catégories de proies par les poissons dans les herbiers de Phanérogames marines à Tuléar et à Marseille, exprimée en pourcentages pondéraux de la consommation totale, jour et nuit combinés (+ = < 0.1 %)

	Tuléar		Marseille
	Herbiers récifaux	Herbiers littoraux	Herbiers de Posidonies
Algues	10.9	9.9	+
Phanérogames	1.9	2.4	- (3)
Foraminifères	0.6	1.1	0.1
Invertébrés sessiles (1)	1.9	5.0	+
Polychètes	4.4	1.1	5.2
Mollusques	3.8	5.7	9.9
Gastéropodes	2.4	2.9	2.9
Opisthobranches	0.3	1.3	-
Pélécy-podes	0.5	1.4	7.0
Autres Mollusques	0.6	0.1	-
Crustacés	57.2	69.6	53.4
Copépodes	1.7	2.1	2.4
Isopodes	2.3	3.7	1.8
Amphipodes	2.0	6.6	8.4
Crevettes (Décap. + Mysid.)	6.0	3.0	20.1
Brachyours	42.4	43.4	18.8
Autres Crustacés	2.8	10.8	1.9
Echinodermes	0.3	+	2.2
Ophiurides	+	-	1.3
Echinides	0.1	+	0.9
Holothurides	0.2	-	-
Poissons	17.1	2.7	28.5
Oeufs Poissons	0.1	1.8	0.3
Autres groupes (2)	1.8	0.7	0.4

(1) Eponges, Cnidaires, Cirripèdes, Bryozoaires, Ascidies.

(2) Nématodes, Pycnogonides, Insectes, Sipunculides, Echiurides, Appendiculaires, Céphalochoïdes, Matière organique.

(3) Herbier profond en dehors de la zone de distribution des Saupes, donc pas de consommation de phanérogames.

Le rôle des poissons dans les réseaux trophiques des herbiers varie grandement en qualité et en quantité, le jour et la nuit (Fig. 8). Un plus grand nombre de proies présentant une plus forte diversité sont capturées le jour ($H' > 3$ le jour, $H' < 2$ la nuit). C'est également au cours de la journée que les différences de fonctionnement entre les herbiers tropicaux de Tuléar et les herbiers profonds de Posidonies à Marseille sont les plus importantes

avec la consommation des Algues, des Phanérogames et des Invertébrés sessiles à Tuléar et non à Marseille (Fig. 8). La nuit, quel que soit le lieu, les proies capturées appartiennent essentiellement aux Crustacés, aux Poissons et aux Polychètes. Il est à remarquer que les périodes préférentielles de capture de certains groupes de proies sont identiques à Marseille et à Tuléar, ainsi, les Mollusques, les Echinodermes, les Copépodes, les Amphipodes sont consommés surtout le jour, tandis que les Crevettes sont capturées surtout la nuit, mais qu'elles s'inversent pour d'autres (Polychètes, Isopodes, Brachyours, Poissons). D'une façon générale, on note l'augmentation (en pourcentages pondéraux) de la consommation de Polychètes, de Mollusques (surtout Pélécy-podes), d'Echinodermes et de Poissons à Marseille. Parmi les Crustacés, les Crevettes (Mysidacés et Décapodes) entrent pour une part plus grande dans l'alimentation des poissons d'herbiers à Marseille, alors que les Brachyours dominent à Tuléar, de jour comme de nuit.

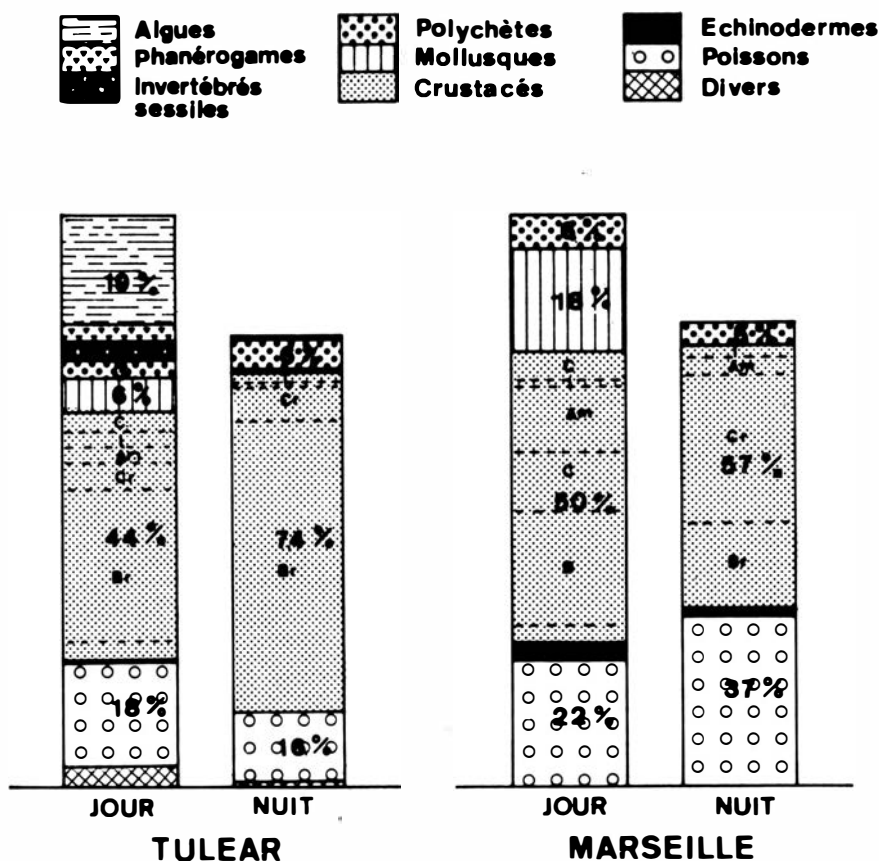


FIGURE 8 : Variation de la consommation des proies par les poissons, le jour et la nuit, dans les herbiers tropicaux (Tuléar) et tempérés (Marseille) (C = Copépodes, I = Isopodes, Am = Amphipodes, Cr = Crevettes, Br = Brachyours).

Afin de connaître réellement l'impact des poissons sur les peuplements des herbiers (sélectivité, quantification), il faudrait pouvoir relier les quantités de proies consommées par eux dans les herbiers à celles des proies disponibles dans le milieu. Cependant, si les peuplements d'endofaune et d'épifaune vagile et sessile des herbiers sont qualitativement bien connus à Tuléar et à Marseille (Thomassin, 1978 ; Ledoyer, 1962, 1964 a, b, 1966, 1968 ; Eugène, 1977 ; Harmelin, 1964), les données quantitatives manquent encore pour la plupart des groupes. On peut cependant affirmer que certains de ces derniers, comme des Polychètes de l'endofaune, les Gastéropodes épiphytes ou les Echinodermes, sont sous-exploités par les poissons d'herbier.

La plupart des auteurs qui ont étudié les régimes alimentaires des poissons vivant dans les herbiers de Phanérogames marines ont noté l'importance des Crustacés dans leur alimentation (Kikuchi, 1966, 1974, 1980 ; Adams, 1976 ; Carr et Adams, 1976 ; Brook, 1977 ; Scott *et al.*, sous presse ; Chessa *et al.*, 1982). Kikuchi (1974, 1980) a remarqué également que les poissons d'herbier, y compris les grandes espèces migratrices, se nourrissaient surtout des Crustacées vagiles des frondaisons et que l'endofaune des herbiers semblait par contre peu utilisée.

V. — LES POISSONS BROUTEURS DE PHANÉROGAMES MARINES

Nous avons vu que les poissons herbivores étaient beaucoup plus nombreux dans les herbiers tropicaux que dans les herbiers tempérés. La plupart de ces espèces herbivores consomment surtout des Algues, essentiellement les Algues épiphytes des Phanérogames marines et fort peu les Phanérogames elles-mêmes. Dans les herbiers récifaux de Tuléar, 31 espèces contenaient en moyenne 45 % d'Algues dans leurs estomacs (de 1 % à 100 % en poids), mais 10 espèces seulement avaient ingéré des Phanérogames, 15 % en moyenne (de 0,1 à 78%). Les brouteurs de Phanérogames marines sont en effet peu nombreux : quelques Echinides, Mollusques, Poissons, Tortues, les Siréniens et quelques Oiseaux (Kikuchi et Pérès, 1977). Kikuchi (1980) a noté que, dans les herbiers tempérés, il n'existe pas de broutage intensif des Phanérogames marines par les poissons. De son côté, Ogden (1980) insiste sur la forte biomasse des poissons herbivores dans les herbiers tropicaux et, en particulier, dans les Caraïbes où de nombreux travaux sur les relations entre Phanérogames et herbivores ont été réalisés. Randall (1965) avait attribué la formation de halos dépourvus de végétation autour de récifs artificiels implantés dans l'herbier au broutage intensif des Phanérogames par les poissons. Depuis, Ogden *et al.* (1976), Ogden (1976) et Tribble (1981) ont montré que ces halos sont plus le fait des oursins que des poissons. Si le nombre d'espèces de poissons ingérant des Phanérogames marines peut être élevé en zone tropicale (au moins 32 spp dans les Caraïbes, 14 spp à Tuléar), le nombre d'espèces dont l'alimentation est basée principalement sur ces végétaux reste faible (Tabl. VII). Dans les Caraïbes, 4 espèces, un Hemirhamphidae, un Sparidae, un Scaridae et un Monacanthidae, broutent régulièrement les Phanérogames (Randall, 1967). A Tuléar, deux Scaridae seulement, *Leptoscarus vaigiensis* et *Calotomus spinidens*, se nourrissent principalement de Phanérogames. Ces deux espèces possèdent d'ailleurs un tube digestif de structure particulière qui diffère de celui des autres Scaridae racleurs du feutrage algal. L'importance de ces herbivores par rapport au

reste du peuplement en milieu tropical n'est pas plus forte que celle des Saupes dans les herbiers superficiels de Méditerranée (Tabl. VII). Depuis quelques années, les preuves d'une certaine consommation des Phanérogames marines par les poissons en milieu tempéré ont été apportées dans différentes régions géographiques. En Australie, Bell *et al.* (1978), Bell et Burchmore (1978) et Connacher *et al.* (1979) ont montré que les Monacanthidae, qui dominent numériquement dans les herbiers de *Posidonia australis*, consomment entre 30 % et 65 % de Phanérogames. En Méditerranée, Verlaque (1981, en prép.) a trouvé un pourcentage très variable de *Posidonia oceanica*, pouvant aller jusqu'à 98 %, dans l'alimentation de *Sarpa salpa*. En Caroline du Nord et en Floride, Brook (1977), Livingston (1982) et Weinstein *et al.* (1982) ont montré que les adultes de *Lagodon rhomboides* se nourrissaient en grande partie de végétaux et pouvaient ingérer jusqu'à 40 % de Phanérogames.

TABLEAU VII
Importance des poissons brouteurs de Phanérogames marines dans les Caraïbes, l'Océan Indien et en Méditerranée.

	CARAIBES Iles Vierges Randall, 1969	OCEAN INDIEN Madagascar Harmelin-Vivien, 1979	MEDITERRANEE France Verlaque, 1981, à paraître, Bell et Harmelin-Vivien, sous presse
Nbre espèces étudiées (N)	212	142	49
Nbre spp. contenant des Phanérogames	32	14	3
Nbre spp. broutant réguliè- rement des Phanérogames (A)	4	2	1
% des espèces A par rapport aux N espèces étudiées	1,9 %	1,4 %	2,0 %
% de Phanérogames dans le régime des espèces A *	45-88 %	54-78 %	0-98 %
% de Phanérogames dans le régime des autres espèces	0,1-17 %	0,1-5,5 %	< 2 %

* % en volume pour les Caraïbes, en poids pour l'Océan Indien et la Méditerranée.

En milieu tropical aussi bien qu'en milieu tempéré, se pose le problème de la digestion des Phanérogames par les poissons. D'une façon générale, le choix des poissons semble se porter plus sur les épiphytes, Algues ou Invertébrés sessiles, que sur les Phanérogames elles-mêmes. En Méditerranée, Verlaque (1981, en prép.) a montré que les Saupes brouaient préférentiellement des frondes de Posidonies très riches en épiphytes et que les Phanérogames elles-mêmes ne semblaient pas attaquées. Il est possible que ce soit l'abondance beaucoup plus forte des Algues épiphytes dans les dix premiers

mètres qui conditionne la présence des saupes uniquement dans l'herbier superficiel. Chez trois espèces de Monacanthidae australiens, Bell et Burchmore (1978) ont également constaté que seuls les Algues épiphytes et les Invertébrés sessiles semblaient digérés. Cependant, Conacher *et al.* (1979) ont montré par des marquages au C_{14} que, si les tissus mêmes des Phanérogames n'étaient pas attaqués, il y avait cependant assimilation par ces poissons de certains composés carbonés contenus dans les feuilles. Il est probable que ces composés appartiennent aux 10 % de sucres solubles directement assimilables trouvés dans les frondes des Phanérogames marines par Drew (1980) ou aux amino-acides libres dont les teneurs ont été mesurées par Augier *et al.* (1982). De leur côté, Weinstein *et al.* (1982) ont montré la présence d'une activité cellulolytique chez *Lagodon rhomboides* qui permet de penser qu'il existe une certaine digestion de la cellulose chez cette espèce tempérée.

VI. — CONCLUSIONS

Les études comparatives d'écosystèmes similaires en milieux tempéré et tropical permettent de faire ressortir les bases fondamentales communes propres à la structure et au fonctionnement de l'écosystème considéré et d'en dissocier les particularités liées à la position géographique. Les herbiers polyspécifiques de Phanérogames marines de la région de Tuléar, Madagascar, représentent un milieu plus hétérogène et sont soumis à des conditions abiotiques plus variables que les herbiers de Posidonies méditerranéens. Ceux-ci possèdent cependant une structure interne, verticale, plus complexe qui offre aux poissons une diversité d'habitats légèrement plus élevée, essentiellement grâce à la formation d'une matrice anfractueuse par les rhizomes.

La richesse spécifique de l'ichtyofaune de ces herbiers est plus forte à Tuléar qu'à Marseille, se conformant en cela à l'augmentation classique du nombre d'espèces en milieu tropical généralement observée dans la plupart des groupes (MacArthur, 1972 ; Pianka, 1974). La richesse spécifique maximale a été trouvée dans les pelouses mixtes, montrant, une fois encore, qu'un milieu plurispécifique possède des peuplements plus riches et variés que n'en supportent ses divers composants pris séparément.

Les espèces inféodées aux herbiers de Phanérogames marines ont une importance relative plus élevée sous les tropiques. La diminution de la richesse spécifique et de la caractérisation des peuplements en milieu tempéré par rapport à celles des peuplements analogues en milieu tropical a été souvent mise en évidence, aussi bien dans le domaine terrestre (Karr, 1971 ; Stanton, 1979) que dans le domaine aquatique (Heck, 1979 ; Weinstein et Heck, 1979, Ben Eliahu et Safriel, 1982). Weinstein et Heck (1979) ont noté l'augmentation du nombre de poissons dans les herbiers de *Thalassia testudinum* des côtes Est américaines avec la diminution de la latitude : 48 espèces à 37°N, 63 espèces vers 28°N et 106 espèces vers 10°N. Dans ce travail, comme dans celui de Heck (1979) sur la macrofaune des herbiers en Floride et à Panama, celui de Ben Eliahu et Safriel (1982) sur les Polychètes des récifs de vermet en Méditerranée et en Mer Rouge, ou dans la présente étude, les variations de la richesse spécifique des peuplements ne peuvent être imputées à des différences majeures de structure des habitats. L'augmentation de la richesse faunistique des zones tropicales a en effet été souvent perçue comme une conséquence de l'augmentation de complexité des habitats sous les tropiques. Bourlière (1983) a fait récemment le point sur les différents

mécanismes susceptibles d'expliquer la richesse spécifique élevée des milieux tropicaux. Ces mécanismes font appel aux rythmes d'activité des espèces, à l'hétérogénéité des habitats, à la répartition des ressources, au rôle de la prédation, ainsi qu'à des facteurs historiques.

A la faveur de l'étude des variations spatio-temporelles de l'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines à Tuléar et à Marseille, de leur structure trophique et de leur impact sur l'ensemble de la communauté en tant que consommateurs, plusieurs hypothèses peuvent être également émises pour rendre compte des différences de richesse spécifique observées dans ces deux milieux.

L'augmentation du nombre des espèces en milieu tropical et celle de la compétition potentielle qui en résulte, semblent être rendues possibles de trois façons différentes au moins : 1° par l'utilisation de certaines ressources qui restent inutilisées en milieu tempéré, bien qu'elles existent, 2° par l'utilisation conjointe par plusieurs espèces de ressources très abondantes et hautement prédictibles et 3° par une diminution de la largeur des niches de certaines espèces se traduisant en particulier par une spécialisation accrue de leur alimentation (Fig. 9). Reprenons successivement ces trois hypothèses :

1°) Lawton (1982) a montré, pour des insectes phytophages, que la diminution de la richesse spécifique d'une communauté ne se traduit pas for-

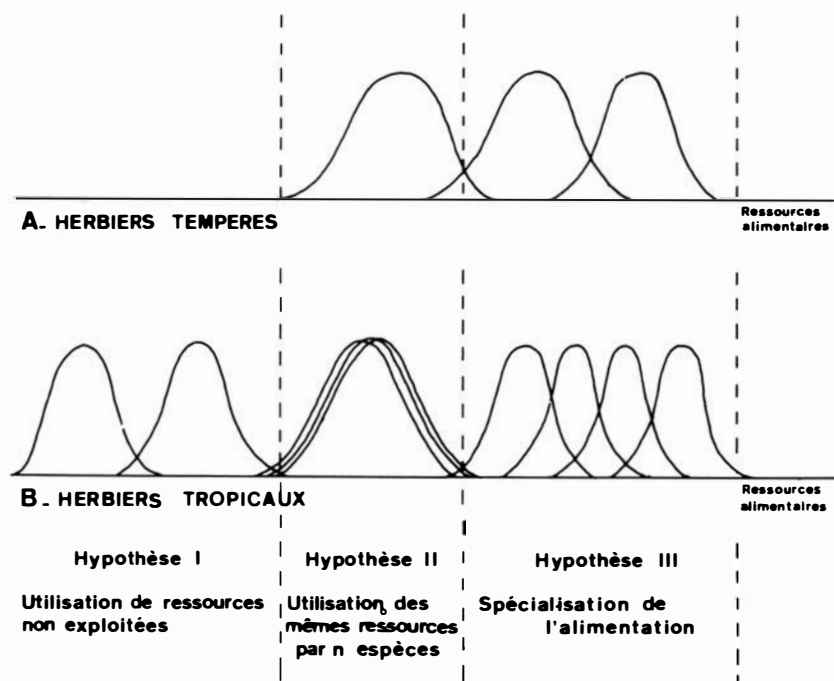


FIGURE 9 : Schéma hypothétique de l'utilisation des ressources alimentaires par les poissons dans les herbiers de Phanérogames marines tempérés (A) et tropicaux (B) et hypothèses expliquant la richesse spécifique élevée observée en milieu tropical.

cément par l'augmentation de la densité des populations ou par l'expansion des niches écologiques des espèces restantes ; de nombreuses niches peuvent rester vacantes, ce qui implique une compétition interspécifique faible entre ces insectes. Le même phénomène, c'est-à-dire l'existence de niches inoccupées et de ressources inutilisées, se retrouve aussi pour l'ichtyofaune des herbiers tempérés.

L'absence flagrante dans les herbiers de la région marseillaise d'herbivores, d'omnivores, de brouteurs d'invertébrés sessiles et de planctonophages nocturnes a été mise en évidence, bien que les types de proies utilisées par ces poissons soient largement représentés dans ces herbiers. A Marseille, la plupart des poissons habitant les herbiers utilisent des ressources hautement énergétiques, essentiellement des Crustacés et des Poissons. Il est probable que l'augmentation du nombre des espèces en milieu tropical et celle de la compétition qui en résulte font que l'utilisation de ressources à valeur nutritive moindre devient rentable dans la mesure où la lutte pour leur accession est plus faible.

Lawton (1982) souligne que la plupart des végétaux ne sont pas pleinement exploités par les insectes et estime que cette sous-exploitation par les herbivores est un caractère constant de la plupart des plantes. Cet auteur insiste sur le fait que les communautés d'insectes phytophages apparaissent souvent comme étant « insaturées » et qu'elles semblent donc très différentes des communautés de Vertébrés étudiées par de nombreux auteurs (Cody et Diamond, 1975 ; Pianka, 1974 ; Hutchinson, 1978 ; MacArthur, 1972 ; May, 1981) qui ont servi de base à la plupart des grandes théories écologiques actuelles.

2°) Klopfer et MacArthur (1961) avaient suggéré qu'un des facteurs importants de la diversité élevée en milieu tropical était la capacité des espèces tropicales à tolérer un haut degré de recouvrement. Plus tard, plusieurs auteurs ont montré que l'abondance des ressources entraînait l'augmentation du chevauchement des niches sans que la compétition entre les espèces en soit pour cela accrue (Zaret et Rand, 1971 ; Livingston, 1982, etc).

May et MacArthur (1972), par contre, estiment qu'il existe une limite au chevauchement des niches dans la nature. Cependant, l'utilisation des mêmes ressources par différentes espèces taxonomiquement voisines a été remarquée par plusieurs auteurs dont Choat (1969) chez les Scaridae sur la Grande Barrière d'Australie. La plupart des Scaridae ont un régime identique formé du gazon algal qui croît sur les coraux morts et ils forment souvent des bancs plurispécifiques lors de la recherche de la nourriture. Leur morphologie est voisine et les colorations des juvéniles et des immatures sont souvent tellement proches qu'une identification *in situ* des espèces est très difficile. Généralement, seuls les mâles adultes présentent des livrées différentes, d'ailleurs hautement colorées. La différenciation d'espèces aussi proches a-t-elle été favorisée par l'abondance des ressources et surtout par la stabilité de l'environnement comme le pensent May et MacArthur (1972) ou bien a-t-elle été rendue possible par des changements continus de milieu ainsi que l'estime Connell (1978) ?

3°) Connell (1978) pense, en effet, que la forte diversité spécifique observée dans certains milieux tropicaux (récifs coralliens, forêts humides) est due autant à un état de déséquilibre permanent caractérisant ces communautés qu'à la diversification poussée des niches écologiques soutenue par MacArthur (1972). Il serait donc intéressant, pour vérifier la validité de la

troisième hypothèse dans le cas présent, c'est-à-dire la diminution de la largeur des niches de certaines espèces en milieu tropical, de calculer la largeur des niches des poissons d'herbier à Marseille et à Tuléar, de même que leur recouvrement. Cette étude devrait porter plus particulièrement sur certaines familles caractéristiques des herbiers dans les deux zones étudiées, comme les Labridae (10 spp. à Marseille, 15 spp. à Tuléar) ou les Syngnathidae (3 spp à Marseille, 9 spp à Tuléar), dont les régimes alimentaires sont apparemment constitués des mêmes catégories de proies dans les deux régions.

Ces différentes hypothèses ne s'excluent pas, mais portent sur des constituants différents du peuplement. Toutes concourent à une utilisation plus complète des ressources des herbiers par les poissons en milieu tropical.

Quelle que soit la région, le peuplement total des herbiers est qualitativement et quantitativement plus riche la nuit que le jour. Cependant, la population active est plus riche et plus diversifiée de jour que de nuit. La principale caractéristique différenciant les structures trophiques des ichtyofaunes des herbiers en milieu tropical (Tuléar) et en milieu tempéré (Marseille) est une diversité plus élevée des régimes alimentaires sous les tropiques aussi bien le jour que la nuit, se traduisant par une abondance plus élevée d'herbivores et d'omnivores et par l'existence de brouteurs d'invertébrés sessiles pendant la journée et par l'importance des planctonophages nocturnes.

En Méditerranée, l'extension verticale importante des Posidonies entraîne la subdivision des herbiers en deux sous-systèmes, l'herbier superficiel (0-10 m) et l'herbier profond (10-35 m) dont les rôles trophiques vis-à-vis de l'ichtyofaune sont différents. L'herbier superficiel, avec la présence des Saupes, *Sarpa salpa*, espèce brouteuse d'algues et de Phanérogames, possède une affinité plus forte avec les herbiers tropicaux, alors que l'herbier profond se singularise par la présence exclusive de poissons carnivores.

Les poissons brouteurs de Phanérogames marines, bien que plus nombreux dans les herbiers tropicaux, représentent toujours une faible part du peuplement ichtyologique de ces écosystèmes. D'une façon générale, les herbivores brouteurs de Phanérogames sont rares bien que leurs populations, comme celles de certains Echinides notamment, puissent être localement denses. Globalement, on admet que la consommation directe des Phanérogames ne dépasse pas 5 % de leur production annuelle (Klug, 1980). Il est probable que c'est ce faible taux de consommation qui est responsable de l'absence de dérivés secondaires toxiques chez ces végétaux (Hegnauer, 1933 ; McLure, 1970 ; Boutard, 1972). La majeure partie de la biomasse des Phanérogames marines n'est donc pas directement utilisée par les herbivores, mais fournit une masse importante de détritus qui, après avoir subi une succession de fractionnements, de dégradations et de transformations, sont réintroduits dans les réseaux trophiques des herbiers et d'autres écosystèmes vers lesquels ils sont exportés, par l'intermédiaire d'invertébrés dits détritivores, mais qui se nourrissent en fait essentiellement de la microflore et de la microfaune se développant sur les particules détritiques (Fenchel, 1976 ; Klug, 1980). Ainsi, malgré leur apparence, les herbiers de Phanérogames marines sont-ils moins les équivalents des prairies de Graminées terrestres que ceux des forêts dont le fonctionnement est également basé en grande partie sur l'utilisation de la biomasse végétale après sa dégradation (cf. Golley *et al.*, 1983).

SUMMARY

The fish communities of seagrass beds around Tulear (Madagascar) and Marseilles (France) are compared, particular attention being given to community structure and resource partitioning.

Physical and biotic conditions are more variable in the polyspecific tropical seagrass meadows of the Mozambique Channel than in the monospecific Mediterranean beds of *Posidonia oceanica*. Around Tulear seagrasses extend from the surface to a depth of 6 metres, and emerge in part at low tide. Composed of 7 species they form a mosaic of habitats. Around Marseilles, *P. oceanica* beds are found from 0.3 m to 35 m deep ; our study sites being located between 15 and 20 m. Their internal structure is complex and stratified, and they offer a variety of habitats to the fish fauna.

The overall species richness of fish is lower around Marseilles (49 spp.) than around Tulear (157 spp.), the greater number of species being found in the polyspecific seagrass meadows on the reef. The fish species characteristic of seagrass beds are both more numerous and more abundant in our tropical study site (30 % of the community) than in our temperate one (10 %). In both locations, species richness, species diversity, fish numbers and fish biomasses are higher by night than by day. The diet of these fish is very different at these two time periods : by night all species actively feeding are carnivorous, whereas all herbivorous and omnivorous fish, as well as those feeding on sessile invertebrates, are active by day. At Tulear and at Marseilles, the main prey of seagrass beds fish are Crustaceans (53 to 70 %), Fish (17 to 25 %), Molluscs (4 to 10 %) and Polychaetes (1 to 5 %). However, herbivorous and omnivorous fish, and nocturnal zooplankton feeders, are less numerous in the North West Mediterranean than in the Mozambique Channel, whereas there are no sessile invertebrate feeders around Marseilles. Fish diet diversity is therefore higher in tropical waters than in the Mediterranean, particularly with regard to the fish population actively feeding during the day.

The potential competition arising from the large number of fish species living in tropical seagrass beds is quite likely avoided in the following three different ways at least : (1) consumption by tropical fish of some food resources not used in temperate waters, (2) consumption of some very abundant and highly predictable resources by several species, and (3) decrease in niche breadth and dietary overlap of other species.

The only herbivorous fish (*Sarpa salpa*) found in the Mediterranean only lives in the shallow *Posidonia* beds, not entering the deeper part of the beds. The seagrass browsers are more numerous in tropical waters, but they only represent a small part of the seagrass beds fish fauna. In both locations, the low consumption rate of live seagrasses by fish may be responsible for the lack of toxic secondary compounds noticed in these aquatic phanerogams.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS S.M. (1976 a) - The ecology of eelgrass *Zostera marina* (L.), fish communities. I. Structural analysis. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 22 : 269-291.
ADAMS S.M. (1976 b) - The ecology of eelgrass, *Zostera marina* (L.), fish communities. II. Functional analysis. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 22 : 293-311.

- ADAMS S.M. (1976 c) - Feeding ecology of eelgrass fish communities. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 4 : 514-519.
- AUGIER H., CALVERT H., WOLLASTON E. et SANTIMONE M. (1982) - A comparison of the C, H, N, protein and amino-acid composition of *Posidonia australis* Hook.F. with that of *Posidonia oceanica* (L.) Delile and several other marine Phanerogams. *Aquat. Bot.*, 12 : 69-80.
- AUGIER H. et SANTIMONE M. (1979) - Contribution à l'étude chimique de la Phanérogame marine *Posidonia oceanica* Delile : Composition en cendres, carbone, hydrogène, azote, protéines et acides aminés en milieu exempt de pollution en fonction de la profondeur dans le Parc National de Port-Cros. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 5 : 105-123.
- BELL J.D., BURCHMORE J.J. et POLLARD D.A. (1978 a) - Feeding ecology of three sympatric species of Leatherjackets (Pisces : Monacanthidae) from a *Posidonia* seagrass habitat in New South Wales. *Aust. J. mar. Freshwater Res.*, 29 : 631-643.
- BELL J.D., BURCHMORE J.J. et POLLARD D.A. (1978 b) - Feeding ecology of a Scorpaenid fish, the Fortescue *Centropogon australis*, from a *Posidonia* seagrass habitat in New South Wales. *Aust. J. mar. Freshwater Res.*, 29 : 175-185.
- BELL J.D. et HARMELIN-VIVIEN M.L. (1982) - Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. I : Community structure. *Téthys*, 10 : 337-347.
- BELL J.D. et HARMELIN-VIVIEN M.L. (sous presse) - Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. II : Feeding habits. *Thétys*.
- BEN-ELIAHU M.N. et S AFRIEL U.N. (1982) - A comparison between species diversities of Polychaetes from tropical and temperate structurally similar rocky intertidal habitats. *J. Biogeogr.*, 9 : 371-390.
- BIRCH W.R. (1975) - Some chemical and calorific properties of tropical marine Angiosperms compared with those of other-plants. *J. appl. Ecol.*, 12 : 201-212.
- BOUDOURESQUE C.F. et MEINESZ A. (1982) - Découverte de l'herbier de Posidonie. Parc national de Port-Cros, Parc Naturel régional de la Corse, *Cahier n°* 4 : 1-81.
- BOURLIÈRE F. (1983) - Animal species diversity in tropical forests. In *Tropical rain forest ecosystems* (F.B. Golley ed.). 77-91, Elsevier Scientific Publ. Comp., Amsterdam.
- BOUTARD B. (1972) - Contribution à l'étude des flavonoïdes de *Potamogeton natans* L. et autres Fluviales. *Thèse 3^e cycle*, Univ. Claude Bernard, Lyon.
- BROOK I.M. (1977) - Trophic relationships in a seagrass community (*Thalassia testudinum*) in Card Sound, Florida. Fish diets in relation to macrobenthic and cryptic faunal abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106 : 219-229.
- CARR W.E.S. et ADAMS C.A. (1973) - Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 102 : 511-540.
- CAYE G. (1980) - Sur la morphologie et le cycle végétatif de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Thèse 3^e cycle*, Univ. Aix-Marseille II, 121 pp.
- CHESSA L.A., FRESI E. et SOGGIU L. (sous presse) - Preliminary data on consumers food web in a *Posidonia oceanica* (L.) Delile bed. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, Cannes 1982.
- CHOAT J.H. (1969) - Studies on the biology of Labroid fishes (Labridae and Scaridae) at Heron Island, Great Barrier Reef. Part 2 : Ecology. *Ph. D. Thesis*, Univ. Queensland, Brisbane, 433 pp.
- CODY M.L. et DIAMOND J.M. (1975) - *Ecology and Evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge Mass.
- CONACHER M.J., LANZING W.J.R. et LARKUM A.W.D. (1979) - Ecology of Botany Bay. II : Aspects of the feeding ecology of the Fanbelled Leatherjacket, *Monacanthus chinensis* (Pisces : Monacanthidae), in *Posidonia australis* seagrass beds in Quibray Bay, Botany Bay, New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 30 : 387-400.
- CONNELL J.H. (1978) - Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1309.

- CONOVER J.T. (1958) - Seasonal growth of benthic marine plants as related to environmental factors in an estuary. *Inst. Mar. Sci.*, 5 : 97-140.
- DREW E.A. (1980) - Soluble carbohydrate composition of seagrasses. In *Handbook of seagrass biology : an ecosystem perspective* (R.C. Phillips & C.P. MacRoy, Eds), Garland STPM Press, New-York.
- EUGENE C. (1978) - Etude de l'épifaune des herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile du littoral provençal. *Thèse 3^e cycle*, Univ. Aix-Marseille II, 129 pp.
- FAGGIANELLI D.J. et COOK E. (1981) - Contribution à l'étude de l'écologie de la Saupé (*Sarpa salpa* L.) sur la côte occidentale de Corse. *Parc nat. région. Corse, Lab. Hydrol. mar. Montpellier et Lab. Biol. vég. mar. Fac. sci. Luminy*, 92 pp.
- FENCHEL T. (1970) - Studies on the decomposition of organic detritus derived from the Turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 14-20.
- GAUDY R. (1973) - Les Copépodes pélagiques de la région de Tuléar (Madagascar). I : l'environnement physique (Octobre 1963 - Juin 1964). *Téthys*, Suppl. 5 : 117-132.
- GIRAUD R. (1977) - Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Thèse 3^e cycle*, Univ. Aix-Marseille II, 150 pp.
- GOLLEY F.B. (Ed) (1983) - *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Part A : *Structure and Function*. 382 pp., Elsevier Amsterdam.
- HARADA E. (1962) - A contribution to the biology of the Black Rockfish, *Sebastes inermis* Cuvier et Valenciennes. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 10 : 307-362.
- HARMELIN J.G. (1964) - Etude de l'endofaune des « mattes » d'herbiers de *Posidonia oceanica* Delile. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, 35 : 43-106.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. (1979) - Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : Ecologie et relations trophiques. *Thèse de Doctorat ès-Sciences*, Univ. Aix-Marseille II.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. (1981) - Trophic relationships of reef fishes in Tuléar (Madagascar). *Oceanologica Acta*, 4 : 365-374.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. (sous presse a) - Ichtyofaune des herbiers de Posidonies du Parc National de Port-Cros. I : Composition et variations spatio-temporelles. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. (sous presse b) - Ichtyofaune des herbiers de Posidonies des côtes provençales françaises. *Rapp. Comm. int. Mèr Médit.*, Cannes 1982.
- HARTOG C. Den (1970) - *Seagrasses of the World*. North Holland Publ. Co., Amsterdam.
- HATANAKA M. et IIZUKA K. (1962) - Studies on the fish community of the *Zostera* area. III : Efficiency of production of *Sebastes inermis*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 28 : 305-313.
- HAYASE S. et TANAKA S. (1980) - Growth and reproduction of three species of Embiotocid fishes in the *Zostera marina* belt of Odawa Bay. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, 46 : 1089-1096.
- HECK K.L. J' (1979) - Some determinants of the composition and abundance of motile macro-invertebrate species in tropical and temperate turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadows. *J. Biogeogr.*, 6 : 183-200.
- HEGNAUER R. (1963) - *Chemotaxonomie des Pflanzen*. Band 2 : *Monocotyledoneae*. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart.
- HUTCHINSON G.E. (1978) - *An Introduction to Population Ecology*. Yale U.P., New Haven.
- HUTOMOTO M. et MARTOSEWOJO S. (1977) - The fishes of seagrass community on the West Side of Burung Island (Pari Islands, Seribu Islands) and their variations in abundance. *Mar. Res. Indonesia*, 17 : 147-172.
- KARR J.R. (1971) - Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecol. Monogr.*, 41 : 207-233.
- KIKUCHI T. (1966) - An ecological study on animal communities of the *Zostera marina* belt in Tomioka Bay, Amakusa, Kyushu. *Publ. Amakusa mar. biol. Lab.*, 1 : 1-82.
- KIKUCHI T. (1974) - Japanese contributions on consumer ecology in eelgrass (*Zostera marina* L.) beds, with special reference to trophic relationships in resources in inshore fisheries. *Aquaculture*, 4 : 145-160.

- KIKUCHI T. (1980) - Faunal relationships in temperate seagrass beds. In *Handbook of Seagrass Biology : An Ecosystem Perspective*. (R.C. Phillips & C.P. MacRoy, Eds), 153-172, Garland STPM Press, New-York.
- KIKUCHI T. et PERES J.M. (1977) - Consumer ecology of seagrass beds. In *Seagrass Ecosystems. A Scientific Perspective* (C.P. MacRoy & C. Helfferich, Eds), 147-193, *Mar. Sci.*, 4 : 1-314.
- KLOPPER P.H. et MACARTHUR R.H. (1961) - On the causes of tropical species diversity : niche overlap. *Amer. Nat.*, 95 : 223-226.
- KLUG M.J. (1980) - Detritus-decomposition relationships. In *Handbook of Seagrass Biology : An Ecosystem Perspective* (R.C. Phillips & C.P. MacRoy, Eds), 225-245, Garland STPM Press, New York.
- LABOREL-DEGUEN F. et LABOREL J. (1977) - Broutage des posidonies à la plage du Sud. *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 3 : 213-214.
- LAWTON J.H. (1982) - Vacant niches and unsaturated communities : a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *J. Anim. Ecol.*, 51 : 573-595.
- LEDOYER M. (1962) - Etude de la faune vagile des herbiers superficiels de *Zosteracés* et de quelques biotopes d'algues littorales. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 25 : 117-233.
- LEDOYER M. (1964 a) - La faune vagile des herbiers de *Zostera marina* et de quelques biotopes d'algues infralittorales dans la zone intertidale en Manche, et comparaison avec des milieux Méditerranéens identiques. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 34 : 227-240.
- LEDOYER M. (1964 b) - Les migrations nyctémérales de la faune vagile au sein des herbiers de *Zostera marina* de la zone intertidale en Manche et comparaison avec les migrations en Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 34 : 241-248.
- LEDOYER M. (1966) - Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. II. Données analytiques sur les herbiers de Phanérogames (1). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 41 : 135-164.
- LEDOYER M. (1968) - Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens. IV. Synthèse. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 44 : 125-295.
- LIVINGSTON R.J. (1975) - Impact of kraft pulp-mill effluents on estuarine and coastal fishes in Apalachee Bay, Florida, USA. *Mar. Biol.*, 32 : 19-48.
- LIVINGSTON R.J. (1982) - Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7 : 1-12.
- LIMAN C.M., KUIKEN K.A. et HALE F. (1956) - Essential amino-acid content of farm feeds. *J. Agric. Food Chem.*, 4 : 1008-1013.
- MACARTHUR R.H. (1972) - *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New-York.
- MACCLURE J.W. (1970) - Secondary constituents of aquatic Angiosperms. In *Phytochemical Phylogeny* (J.B. Harborne, Ed), 233-270, Academic Press, London & New York.
- MACROY C.P. et HELFFERICH C. (Eds) - Seagrass ecosystems. A scientific perspective. *Mar. Sci.*, 4 : 1-314.
- MARTIN F.D. et COOPER M. (1981) - A comparison of fish faunas found in pure stands of two tropical Atlantic seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme*. *Northeast Gulf Science*, 5 : 31-38.
- MASSUTI O.M. (1965) - Estudio de los fondos de pesca de Baleares. Nota I : Ciclo anual de los peces de las praderas de *Caulerpa* y *Posidonia* capturados por en pequeño arte de arrastre en la bahia de Palma de Mallorca. *Bol. Inst. esp. Oceanogr.*, 119 : 1-57.
- MAY R.M. (Ed.) (1981) - *Theoretical Ecology. Principles and Applications*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- MAY R.M. et MACARTHUR R.H. (1972) - Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 69 : 1109-1113.
- MINAS H. (1972) - Observations hydrologiques dans le golfe de Marseille (Années 1961 à 1965). *Téthys*, 3, 447-458.
- MOLINIER R. et PICARD J. (1952) - Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 27 : 157-234.

- OGDEN J.C. (1976) - Some aspects of herbivore-plant relationships on Caribbean reefs and seagrass beds. *Aquat. Bot.*, 2 : 103-116.
- OGDEN J.C. (1980) - Faunal relationships in Caribbean seagrass beds. In *Handbook of Seagrass Biology : An Ecosystem Perspective* (R.C. Phillips & C.P. MacRoy, Eds), 173-198, Garland STPM Press, New York.
- OGDEN J.C., BROWN R. et SALESKY N. (1973) - Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Phillipi : Formation of halos around West Indian patch reefs. *Science*, 182 : 715-717.
- OGDEN J.C. et ZIEMAN J.C. (1977) - Ecological aspects of coral reef-seagrass bed contacts in the Caribbean. *Third intern. Coral Reef Symp.*, Miami, 1 : 377-382.
- ORTH R.J. et HECK K.L. (1980) - Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay. *Fishes. Estuaries*, 3 : 278-288.
- PANAYOTIDIS T. (1980) - Contribution à l'étude qualitative et quantitative de l'association *Posidonietum oceanicae* Funk. 1927. Thèse Doc. 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 213 pp.
- PATRIQUIN D. (1973) - Estimation of growth rate, production and age of the marine Angiosperm *Thalassia testudinum* König. *Carib. J. Sci.*, 13 : 111-121.
- PERES J.M. et PICARD J. (1964) - Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 31 (47) : 1-137.
- PETERSEN C.J.G. (1918) - The sea bottom and its production of fish food. A survey of the work done in connection with evaluation of the Danish waters from 1883 to 1917. *Rep. Danish Biol. Stn*, 25 : 1-82.
- PHILLIPS R.C. et MACROY C.P. (Eds) (1980) - *Handbook of Seagrass Biology : An Ecosystem Perspective*. Garland STPM Press, New York.
- PIANKA E.R. (1974) - *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.
- PICARD J. (1967) - Essais de classement des grand types de peuplements marins benthiques tropicaux d'après les observations effectuées dans les parages de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, Suppl. 6 : 3-24.
- PICHON M. (1978) - Recherches sur les peuplements à dominance d'Anthozoaires dans les récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). *Atoll Res. Bull.*, 222 : 1-447.
- RANDALL J.E. (1965) - Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies. *Ecology*, 46 : 255-260.
- RANDALL J.E. (1967) - Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr. (Miami)*, 5 : 665-847.
- ROBERTSON A.I. (1980) - The structure and organization of an eelgrass fish fauna. *Oecologia*, 47 : 76-82.
- SCOTT J.K., DYBDAHL R., D'ARCY-EVANS A.J., SLACKSMITH M.J., WOOD W.F. et WORK A. (in press) - Overlap in food utilization among fishes inhabiting seagrass beds from Cockburn Sound, Western Australia.
- SHIMIZU T. (1980) - Fishes of *Zostera* zone in Odawa Bay. 3. Lives of important species. *Bull. Kanagawa Prefect. Fish. Exp. Stn*, 2 : 37-54.
- STANTON N.L. (1979) - Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites. *Ecology*, 60 : 295-304.
- TALBOT F.H. (1965) - A description of the coral structure of Tutia reefs (Tanganyika territory, East Africa) and its fish fauna. *Proc. Zool. Soc. London*, 145 : 431-470.
- THELIN I. et BOUDOURESQUE C.F. (sous presse) - Longévité des feuilles de *Posidonia oceanica* dans un herbier superficiel de la Baie de Port-Cros (Var, France). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, Cannes 1982.
- THOMASSIN B.A. (1978) - Peuplements de sédiments coralliens de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar) et leur insertion dans le contexte côtier Indo-Pacifique. *Thèse de Doctorat ès-Sciences*, Univ. Aix-Marseille II.
- TRAVERS A. (1962) - Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille : I. Étude qualitative des Diatomées et des Dinoflagellés du Golfe de Marseille. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 26 : 7-69.
- TRIBBLE G.W. (1981) - Reef-based herbivores and the distribution of two seagrasses *Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum* in the San Blas Islands (Western Caribbean). *Mar. Biol.*, 65 : 277-281.
- TRUE-SCHLENZ R. (1965) - Données sur les peuplements des sédiments à petites Phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson)

- comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 39 : 95-125.
- VASSEUR P. (1981) - Recherches de bionomie sur les peuplements benthiques sciaphiles des récifs coralliens de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Thèse de Doctorat ès-Sciences*, Université d'Aix-Marseille II.
- VERLAQUE M. (1981) - Preliminary data on some *Posidonia* feeders. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27 : 201-202.
- VERLAQUE M. (en préparation) - Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile, thermophile marin en Méditerranée Occidentale. *Thèse de Doctorat ès-Sciences*, Université d'Aix-Marseille II.
- VIVIEN M.L. (1974) - Ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar). I : Les peuplements et leur distribution écologique. *Téthys*, 5 : 425-436.
- YAÑEZ-ARANCIBIA A., LARA A.L., SANCHEZ P., VARGAS I., CHAVANCE P., AMEZCUA F., AGUIRRE A. et DIAZ S. (1981 a) - Ecosystem dynamics in Puerto Réal, a natural tidal inlet of Terminos lagoon in the southern Gulf of Mexico : patterns of nycthemeral and seasonal programming of fish migration, diversity and abundance. *Sym. intern. Lagunes Côtières, Bordeaux 1981, France*.
- YAÑEZ-ARANCIBIA A., LARA A.L., SANCHEZ P., CHAVANCE P., VARGAS I., AMEZCUA F., AGUIRRE A. et DIAZ S. (1981 b) - Estuary-shelf fish community interactions in southern Gulf of Mexico : Fish habitat comparisons. *Sixth Biennial Intern. Estuarine Research Federation Conference, Gleneden Beach, Oregon, 1981..*
- WEINSTEIN M.P. et HECK K.L. Jr (1979) - Ichtyofauna of seagrass meadows along the Caribbean coast of Panama and in the Gulf of Mexico : Composition, structure and community ecology. *Mar. Biol.*, 50 : 97-107.
- WEINSTEIN M.P., HECK J.L. Jr, GIEBEL P.E. et GATES J.E. (1982) - The role of herbivory in Pinfish (*Lagodon rhomboides*) : a preliminary investigation. *Bull. Mar. Sci.*, 32 : 791-795.
- ZARET T.M. et RAND A.S. (1971) - Competition in tropical stream fishes : support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 : 336-342.
- ZEI M. (1962) - Preliminary observations on the life in *Posidonia* beds. *Publ. Staz. zool. Napoli*, 32, Suppl. : 86-90.
- ZIEMAN J.C. (1975 a) - Quantitative and dynamic aspects of the ecology of Turtle grass, *Thalassia testudinum*. In *Estuarine Research*, 541-562, Academic Press, New York.
- ZIEMAN J.C. (1975 b) - Seasonal variation of Turtle grass, *Thalassia testudinum* König., with reference to temperature and salinity effects. *Aquat. Bot.*, 1 : 107-123.