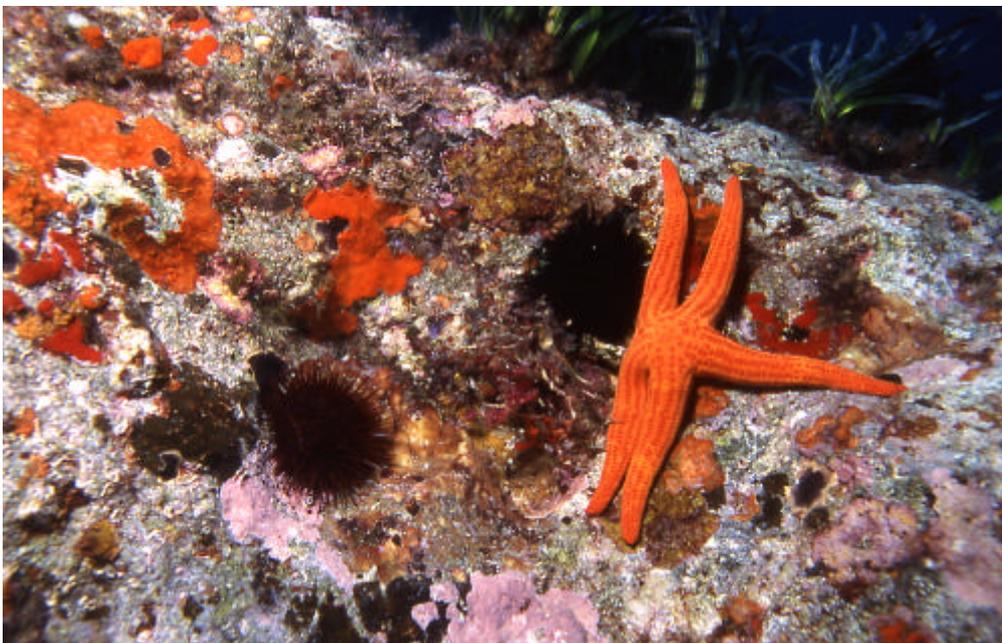


# INDICATEURS DE DIVERSITÉ EN MILIEU MARIN: LES ÉCHINODERMES

## FLUCTUATIONS TEMPORELLES DES PEUPELEMENTS D'ÉCHINODERMES A PORT-CROS 1982-2003



# Indicateurs de Biodiversité en milieu marin: les échinodermes.

## Fluctuations temporelles des peuplements d'Échinodermes

a Port-Cros 1982-2003.

Bernat Hereu<sup>1, 2</sup>, Cristina Linares<sup>1, 3</sup>, David Diaz<sup>1, 3</sup>, Lluís Dantart<sup>4</sup>, Joaquim Garrabou<sup>5</sup>, Enric Sala<sup>6</sup>, Enrique Ballesteros<sup>7</sup>, Jean-Georges Harmelin<sup>6</sup>, Mikel Zabala<sup>1</sup>

1- Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona. Diagonal 645. 08028 Barcelona, Spain.

2- EA.3156 Gestion de la Biodiversité. Laboratoire Environnement Marin Littoral. Faculté de Sciences, Parc Valrose. 06108 Nice Cedex 02, France.

3- Centre Mediterrani d'Investigacions Marines i Ambientals, CMIMA-CSIC. Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49. E-08003 Barcelona, Spain.

4- Centre Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain.

5- Centre d'Océanologie de Marseille. UMR 6540 DIMAR. Station Marine d'Endoume (CNRS). Rue Batterie des Lions 13007 Marseille, France

6- Center for Marine Biodiversity and Conservation, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, CA 92093-0202, USA.

7- Centre d'Estudis Avançats de Blanes, CEAB-CSIC. Camí de Sta Bàrbara s/n, Blanes

**Résumé:** Durant les années 1982-1983 et 1993-2003, la densité de 16 espèces d'échinodermes a été suivie au Parc National de Port-Cros par échantillonnage visuel sur transects fixes avec une périodicité annuelle. Le principal facteur de changement des populations de macro échinodermes a été l'épisode de mortalité massive de *Paracentrotus lividus* due à l'épidémie de « la calvitie des oursins » pendant les années 1980. Après la mortalité, les densités des populations d'oursins n'ont pas récupéré leurs valeurs initiales, mais ont eu tendance à encore diminuer. Cet épisode de mortalité a eu un fort impact au niveau de toute la communauté, puisqu'il a affecté non seulement la dynamique des populations de *P. lividus*, mais aussi celle d'autres espèces de macro échinodermes, comme les holothurides ou astéroïdes. Au niveau des communautés, on peut observer une augmentation de la diversité avec la profondeur et aussi au cours du temps qui découle probablement de la mortalité des oursins puisque la densité relative des espèces est homogénéisée. On discute l'application de résultats sur la gestion du milieu infralittoral dans le Parc National de Port-Cros.

## INTRODUCTION

Les communautés naturelles sont soumises à une série de pressions d'origine naturelle ou anthropique qui peuvent provoquer des changements dans la densité et la structure des populations d'espèces qui les composent. Ces changements peuvent être transmis au reste de la communauté en déstabilisant ainsi tout le système. Pour pouvoir détecter des changements et observer les tendances des populations, on a besoin de valeurs de référence et seules les séries temporelles à longue échelle peuvent donner ce type d'information. Dans les espaces protégés où il y a une gestion du patrimoine naturel, la connaissance de l'évolution à long terme de ces populations devienne un outil indispensable de conservation.

Comme il est impossible de contrôler toute la diversité des organismes d'un système, une forme de surveillance conventionnelle d'un système est la sélection de groupes ou d'espèces représentatifs de toute la communauté. Ce travail présente le suivi des populations d'échinodermes du Parc National de Port-Cros, sur une durée de 20 ans, témoins de la stabilité de la communauté infralittorale (0-10 m).

Ce groupe a été sélectionné pour plusieurs raisons:

1-À un niveau écologique, les échinodermes occupent tous les niveaux de la chaîne trophique: herbivores (echinoidés), carnivores (quelques asteroidés), suspensivores (ophiuroidés, crinoidés) et détritivores (asteroidés, holoturoidés, ophiuroidés).

2-Quelques espèces ont un rôle clef dans le système, ou sont sensibles aux changements du milieu, elles sont aussi de bons indicateurs de la stabilité du système.

Les oursins, et particulièrement *Paracentrotus lividus*, sont considérés comme les herbivores les plus importants de Méditerranée, parce que des densités élevées provoquent des phénomènes de surpâturage (e.g. Kempf, 1962; Nédelec 1982; Verlaque, 1987). De plus, ils sont consommés par des poissons ou d'autres espèces carnivores, ce qui fait que dans une réserve marine, comme à Port-Cros, une forte densité de poissons pourrait maintenir les populations d'oursins dans des densités moyennes. Dans le cas d'autres espèces, comme *Ophiocomina nigra*, il a été suggéré (Harmelin et al. 1981) qu'une charge organique importante dans le sédiment favorisait une augmentation de l'abondance de cette espèce, indiquant ainsi une augmentation de la contamination organique. D'autres espèces, comme *Holothuria sanctori*, qualifiée de thermophile, pourrait être un bon indicateur du réchauffement de l'eau. De plus, toutes ces espèces vivent dans les habitats occupés par les algues envahissantes du genre *Caulerpa*. Ainsi les échinodermes pourraient servir d'indicateurs des changements provoqués par les espèces introduites au niveau de toute la chaîne trophique.

En plus de l'intérêt des propriétés écologiques, ce groupe présente des avantages méthodologiques remarquables. Les échinodermes permettent un échantillonnage *in situ*

relativement facile, bon marché, rapide, non destructif et fiable, puisqu'ils sont bien visibles, faciles à identifier, peu mobiles et sont suffisamment abondants pour pouvoir tester statistiquement l'évolution de leurs populations, en permettant ainsi un protocole d'échantillonnage relativement simple. De plus, leurs dynamiques de population sont suffisamment actives pour détecter des changements à court ou moyen termes.

Les précédentes études sur ce sujet remontent à 1982, quand l'équipe du Dr. Harmelin a initié une étude de la biodiversité marine du Parc National de Port-Cros qui s'est focalisée sur les échinodermes des fonds benthiques rocheux littoraux. Cette étude a été conduite de 1982 à 1984 et a montré une diminution importante de la densité d'oursins due à une maladie d'origine bactérienne (Boudouresque et al., 1980; Azzolina, 1983; 1987). Malgré l'intérêt écologique de cette étude sur les changements des populations d'échinodermes, un groupe considéré clef grâce à son potentiel de structurer les communautés algales, l'étude s'est arrêtée en 1983. En 1993, l'équipe du Dr Zabala, de l'Université de Barcelone, avec celle du Dr. Harmelin, ont repris la série temporelle en suivant la même méthodologie. Depuis cette date, un échantillonnage annuel a été mené sans interruption.

## MATERIEL ET METHODES

La densité de toutes les espèces d'échinodermes et la structure de tailles des oursins ont été analysées par échantillonnage visuel sur transects fixes de 100 m de long et 2 m de large. (total de 200m<sup>2</sup> par transect). Pour calculer la structure de taille des oursins, le diamètre du squelette sans les épines a été mesuré, avec un pied à coulisse d'une précision de  $\pm 1$ mm. Dans chaque transect, un minimum de 100 individus a été mesuré.

Tous les recensements ont été faits en automne afin d'éviter toute variabilité saisonnière et aussi pour faciliter l'échantillonnage (une couverture algal et de *Posidonia oceanica* moyenne).

Grâce au marquage permanent installé sur le fond, qui a été renouvelé tout au long de l'étude, les transects ont été exactement les mêmes pendant ces 20 années. Le protocole initial était moyenné sur la prospection de 3 transect parallèles situés à trois profondeurs différentes: 3, 6 et 9 mètres, dans 6 localités situées autour de l'île. Ce protocole n'était pas parfaitement symétrique à cause de l'absence de fonds appropriés aux profondeurs pré-sélectionnées dans certaines des 6 localités (figure 1).

Les changements de la densité de *Paracentrotus lividus* et de *Arbacia lixula* ont été statistiquement testés à partir de 1994, moment où le protocole d'échantillonnage a été régularisé. Puisque que les trois profondeurs ne se rencontraient pas dans toutes les stations, on

a comparé seulement les stations de la pointe de la Galère et de Montrémian. Pour tester les différences attribuables à la localité et au temps, on a pris les données de tous les transects situés à 3 m de profondeur. Une Analyse en Composantes Principales a été réalisée à un niveau plurispécifique pour déterminer l'évolution des communautés de macro échinodermes aux trois profondeurs au cours du temps. Les valeurs de densité ont été transformées par un log. pour remplir les conditions d'homogénéité des variances (Cochran Q test).

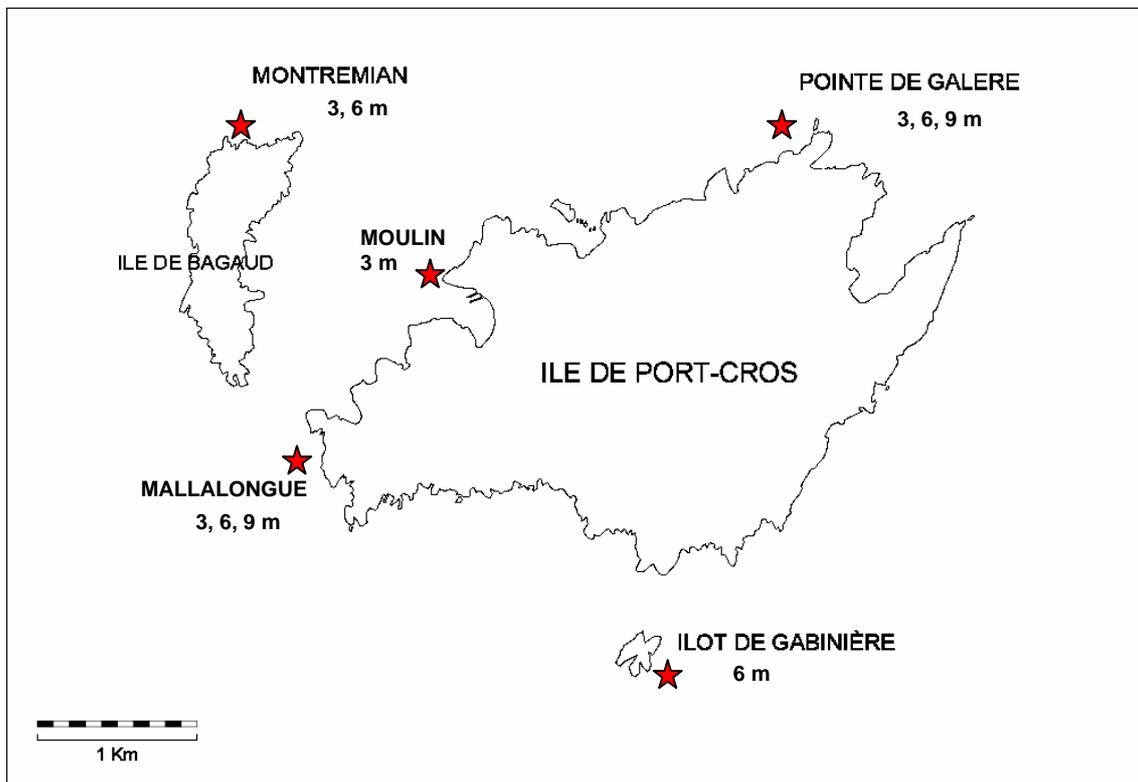


Figure 1- Localisation des stations et des profondeurs d'échantillonnage des échinodermes du Parc National de Port-Cros (France).

## RESULTATS

### Composition faunistique

Cette étude inclut des données de 16 espèces d'échinodermes (Table 1). Cet inventaire peut être considéré comme suffisamment représentatif de la communauté de macro échinodermes infralittorale, si nous ne tenons pas compte des espèces accidentelles, comme *Hacelia attenuata* (Gray, 1840) ou *Astropecten spinulosus* (Philippi, 1837) qui occupent d'habitude des habitats différents, ou les espèces rarement observées comme *Psamechinus microtuberculatus* (Blainville, 1825) car peu visibles. La majorité des 16 espèces se trouvent dans l'ensemble des transects, mais un petit groupe d'espèces de densités moyennes, comme *Asterina gibbosa* (Pennant, 1777) ou *Ophiopsila aranea* (Forbes, 1845), sont apparus surtout à partir de 1993, quand la longueur des transects a augmenté.

On a observé la présence de *Ophiomixa pentagona* (Lamarck, 1816) dans les stations de Galère, de Malalongue et du Moulin, une espèce qui n'était pas citée à Port-Cros jusqu'à ce jour.

Echinoidea	<i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck, 1816).
	<i>Arbacia lixula</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Sphaerechinus granularis</i> (Lamarck, 1816)
Asteroidea	<i>Echinaster sepositus</i> (Retzius, 1805)
	<i>Coscinasterias tenuispina</i> (Lamarck 1816)
	<i>Marthasterias glacialis</i> (Linnaeus, 1758).
	<i>Asterina gibbosa</i> (Pennant, 1777).
Ophiuroidea	<i>Ophioderma longicauda</i> (Retzius, 1789)
	<i>Ophiotrix fragilis</i> (Abildgaard, 1789)
	<i>Ophiopsila aranea</i> (Forbes, 1845)
	<i>Ophiocomina nigra</i> (Müller, 1789)
Holothuroidea	<i>Holothuria tubulosa</i> (Gmelin, 1788)
	<i>Holothuria polii</i> (Delle Chiaje, 1823)
	<i>Holothuria forskali</i> (Delle Chiaje, 1841)
	<i>Holothuria sanctori</i> (Delle Chiaje, 1823)
Crinoidea	<i>Antedon mediterranea</i> (Lamarck, 1816)

Tableau 1- Espèces suivies pendant l'étude.

### Densité et diversité

Une forte variabilité a été observée entre les six localités pour la densité et la richesse spécifique des communautés. Ces différences sont probablement dues aux caractéristiques topographiques de chaque localité; les localités ayant une hétérogénéité spatiale plus important, montraient une plus grande diversité. Ce modèle peut s'expliquer par une plus grande compartimentation de l'habitat et une plus grande diversité de micro habitats des fonds composés de blocs et de dalles,

ce qui offre un refuge contre la lumière pour les espèces nocturnes et une plus grande disponibilité de refuges contre les prédateurs. Néanmoins, les mêmes tendances temporelles ont été observées dans toutes les stations, dans une plus ou moins grande mesure et indépendamment de la variabilité spatiale (Voir annexe 1 pour les résultats détaillés).

## Echinoidea

### *Paracentrotus lividus*.

*P.lividus* est l'espèce la plus fréquente dans les communautés littorales de Port-Cros. Sa distribution dépend de la profondeur, puisqu'il est plus abondant à 3 mètres, et le plus rare à 9 mètres (Figure 2, Table 2). La topographie du fond détermine aussi en grande partie son l'abondance et la distribution de *P.lividus*, car il existe une forte variabilité spatiale (Table 3): ainsi dans les stations présentant la plus grande disponibilité d'habitats, la densité est beaucoup plus élevée grâce à une forte densité de juvéniles (<2 cm).

Les résultats de cette série temporelle montrent que les populations de *Paracentrotus lividus* n'ont pas récupéré les valeurs initiales d'avant la mortalité des années 1980 due à la maladie de "l'oursin chauve" (Boudouresque et al. 1980). De plus, à partir de 1993, les densités diminuent peu à peu jusqu'à des niveaux minimaux en 2003 qui représentent moins de 10 % de la densité observée 20 ans plus tôt (Figure 2). Pour cette deuxième phase (1993-2003), les tests statistiques confirment que la densité des années antérieures à 1995 est supérieure au reste (Table 3, Post-hoc SNK Test). Cette tendance se répète dans toutes les localités et à toutes les profondeurs (Figure 2, Annexe 1).

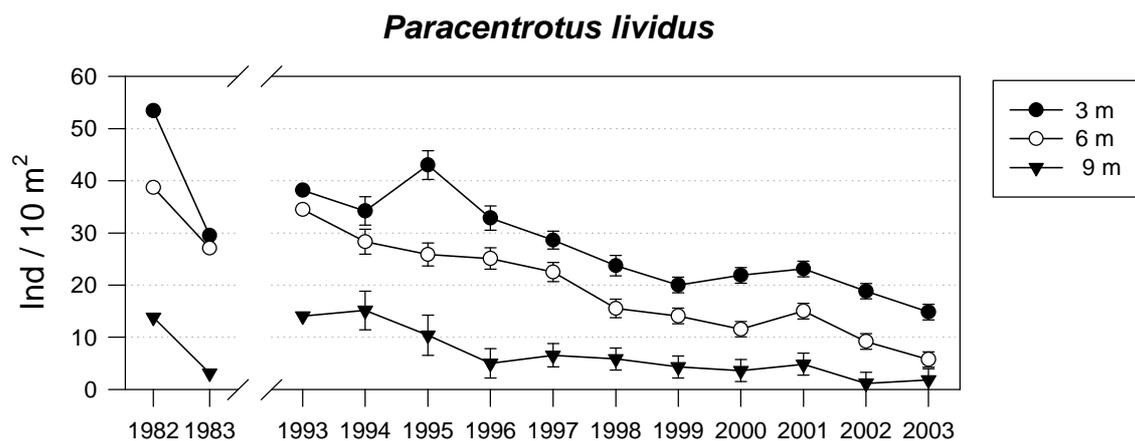


Figure 2- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Paracentrotus lividus* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

Tableau 2-Résultats de l'analyse ANOVA et du test SNK qui compare la densité de *Paracentrotus lividus* entre différentes profondeurs entre 1994 et 2003 dans les transects de Galère et de Malalougue.

	SS	d.f.	MS	F	p
<b>Intercept</b>	772,26	1	772,26	7959,88	< 0,01
<b>Any</b>	22,33	9	2,48	25,58	< 0,01
<b>Prof</b>	74,98	2	37,49	386,46	< 0,01
<b>Any*Prof</b>	5,71	18	0,31	3,27	< 0,01
<b>Error</b>	84,31	869	0,097		

SNK Test: Année: 1994 1995 1996 1997 1998 1999 2000 2001 2002 2003

Profondeur: 3 > 6 > 9 m

Tableau 3- Résultats de l'analyse ANOVA et du test SNK qui compare la densité de *Paracentrotus lividus* entre différentes localités entre 1994 et 2003 dans les transects de 3 m de profondeur.

	SS	d.f.	MS	F	p
<b>Intercept</b>	700,99	1	700,99	4443,13	< 0,01
<b>Lloc</b>	3,714	3	1,23	7,84	< 0,01
<b>Any</b>	8,80	9	0,97	6,20	< 0,01
<b>Lloc*Any</b>	8,24	27	0,30	1,93	< 0,01
<b>Error</b>	85,51	542	0,15		

SNK Test: Année: 1995 1994 1996 1997 1998 1999 2000 2001 2002 2003

Localité: Malalougue > Galere = Moulin > Montrémian

#### *Arbacia lixula*

Cette espèce d'échinoïde est très commune dans les fonds rocheux infralittoraux de Port-Cros, bien que moins abondante que *Paracentrotus lividus* (Figure 3). Sa distribution est restreinte aux habitats plus sciaphiles, elle est plus abondante dans les stations avec une plus grande variabilité topographique. Cette espèce est aussi influencée par la bathymétrie puisqu'elle est très abondante à 3 m et peu à 9 m de profondeur (Table 4). Décrite comme une espèce méridionale (Francour et al., 1994), ses populations semblent avoir augmenté pendant ces dernières décennies dans toute le bassin nord occidental de la Méditerranée.

Au contraire de *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* a subi une forte augmentation (plus du double de ses effectifs) après l'événement de mortalité des années 1980 (qui ne semble pas avoir affecté cette espèce). Cette augmentation s'est maintenue avec certaines oscillations pendant les 10 dernières années dans toutes les localités et profondeurs étudiées (Figure 3, Table 5).

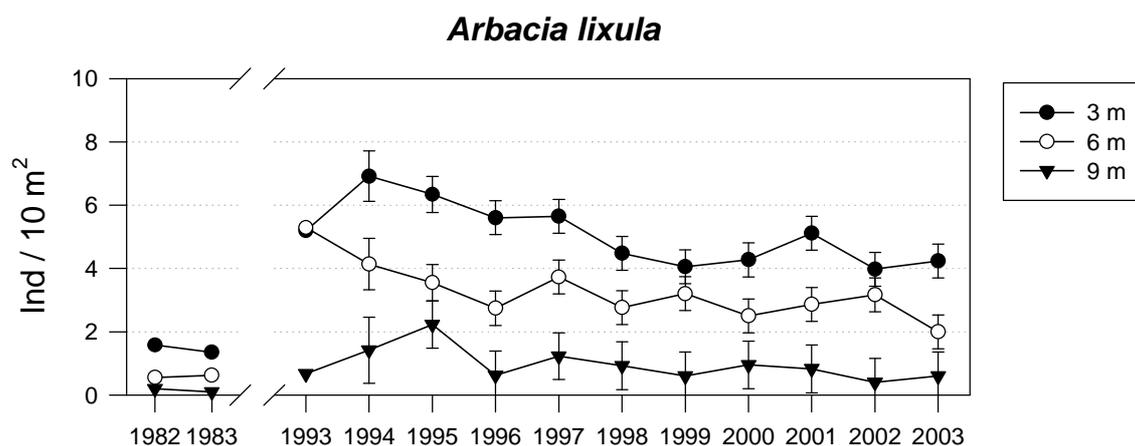


Figure 3- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Arbacia lixula* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

Table 4- Résultats de l'analyse ANOVA et du test SNK qui compare la densité d'*Arbacia lixula* entre différentes localités entre 1994 et 2003 dans les transect de 3 m de profondeur.

	SS	d.f.	MS	F	p
Intercept	238,3222	1	238,3222	1626,946	< 0,01
Lloc	11,7782	3	3,9261	26,802	< 0,01
Any	2,9511	9	0,3279	2,238	= 0,02
Lloc*Any	8,6194	27	0,3192	2,179	< 0,01
Error	103,1250	704	0,1465		

SNK Test: Année: 1994 1995 1996 1997 1998 1999 2000 2001 2002 2003

Localité: Malalougue > Galere = Moulin = Montrémian

Table 5- Résultats de l'analyse ANOVA et du test SNK qui compare la densité d'*Arbacia lixula* entre différentes profondeurs entre 1994 et 2003 dans les transects de Galère et de Malalougue.

	SS	d.f.	MS	F	p
Intercept	223,8827	1	223,8827	2101,396	< 0,01
Any	11,8407	9	1,3156	12,349	< 0,01
Prof	40,9731	2	20,4865	192,290	< 0,01
Any*Prof	2,1208	18	0,1178	1,106	= 0,34
Error	116,9809	1098	0,1065		

SNK Test: Année: 1994 1995 1996 1997 1998 1999 2000 2001 2002 2003

Profondeur: 3 > 6 > 9 m

### *Sphaerechinus granularis*

*S. granularis* est beaucoup moins abondante que les autres oursins, bien que fréquente puisqu'on la retrouve dans 70 % des observations. À la différence des deux autres espèces d'equinoidea recensées, *S. granularis* a des densités élevées à une plus grande profondeur. Cette espèce a aussi subi une diminution importante de sa densité après la mortalité de 1980 (Figure 4). Depuis 1994, elle a subi une diminution lente de sa densité jusqu'à atteindre des valeurs minimales en 2003.

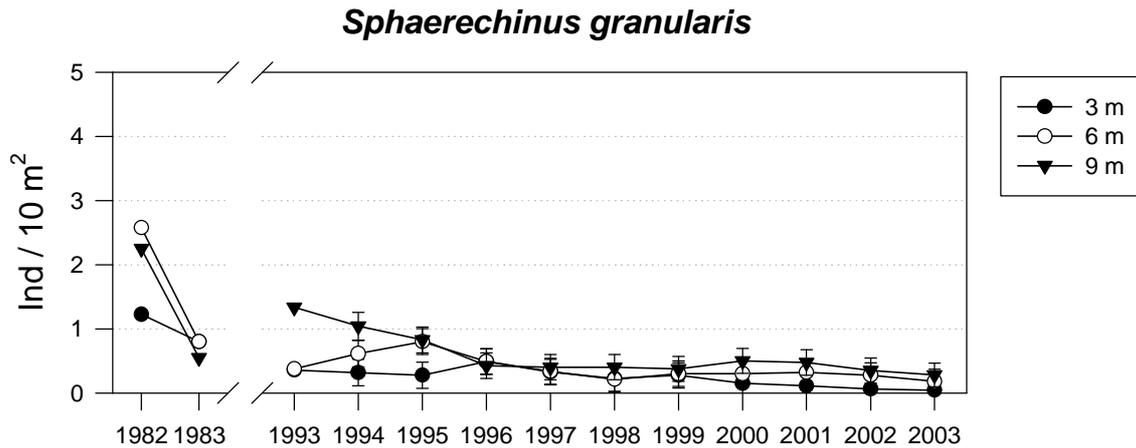


Figure 4- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Sphaerechinus granularis* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

### Asteroidea

*Echinaster sepositus* est l'espèce d'asteroidea dont les populations montrent les plus grandes stabilité et abondance, puisqu'elle est présente dans 86 % des transects. Elle ne semble pas influencée par la bathymétrie puisqu'elle est plus abondante à 6 mètres. Les densités sont constantes, malgré des oscillations, et les populations n'ont pas semblé affectées par la mortalité de 1980 (Figure 5).

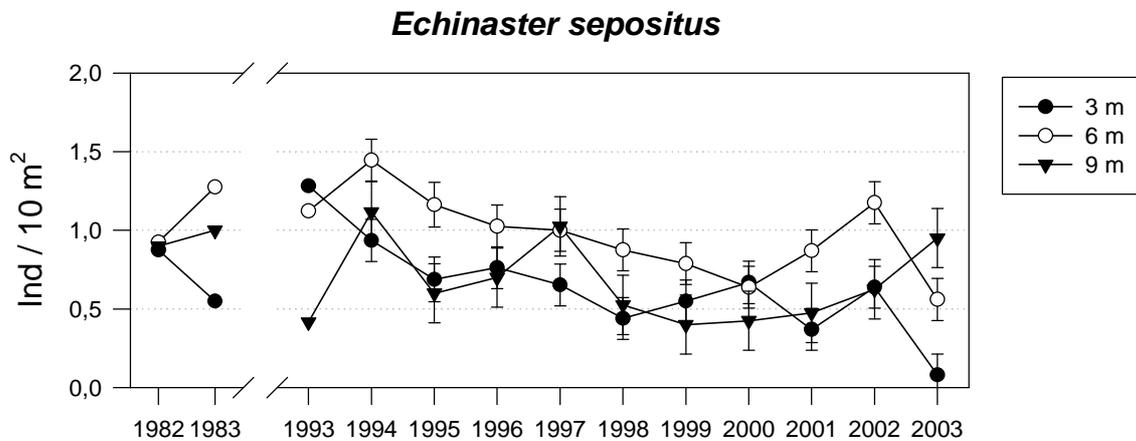


Figure 5- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Echinaster sepositus* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

*Coscinasterias tenuispina* et *Marthasterias glacialis* sont des espèces beaucoup moins abondantes, bien qu'elles apparaissent respectivement dans 32 % et 23 % des transects (Figures 6 et 7). *C. tenuispina* montre une forte variabilité, spécialement dans les stations profondes où elle est plus abondante. Au contraire, les populations de *M. glacialis* sont plus stables. Il est à noter que cette espèce a subi une forte chute de densité dans la période 1983-1993, notamment à 3 mètres, coïncidant avec la forte baisse de densité de *Paracentrotus lividus* à la même période.

*Asterina gibbosa* apparaît seulement dans 7 % des recensements et nous la considérons comme une espèce rare.

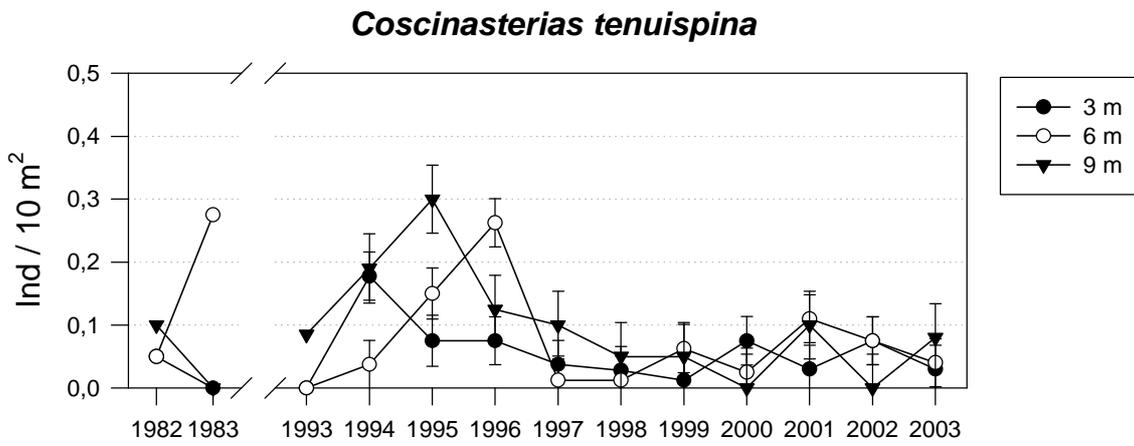


Figure 6- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Coscinasterias tenuispina* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

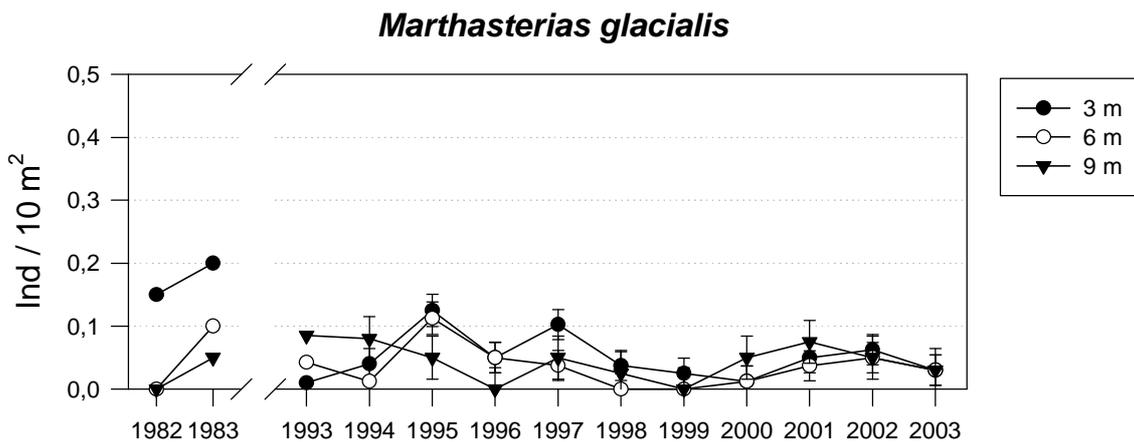


Figure 7- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Marthasterias glacialis* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

## Ophiuroidea

Le groupe des ophiuroïdés montre en général une forte variabilité, probablement à cause d'une dynamique de populations plus active de ces espèces, mais peut-être aussi à cause d'erreurs d'échantillonnages, puisque ces espèces sont nettement sciaphiles et sont difficiles à observer. Dans la période 1982-83, la densité a été estimée de manière semi quantitative et la comparaison avec les suivis postérieurs est difficile. À partir de 1993, la densité semble se maintenir à long terme, mais avec de fortes oscillations et une variabilité interannuelle (Figures 8 à 11).

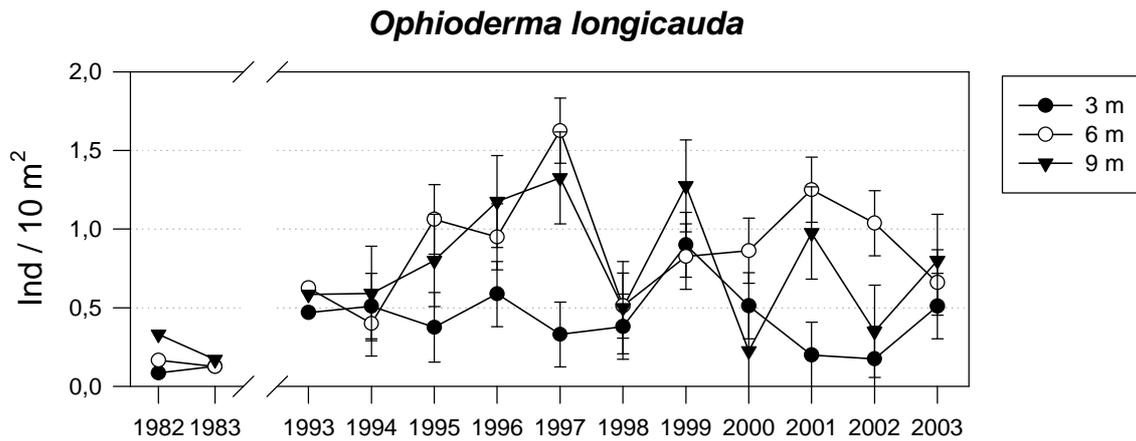


Figure 8- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Ophioderma longicauda* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

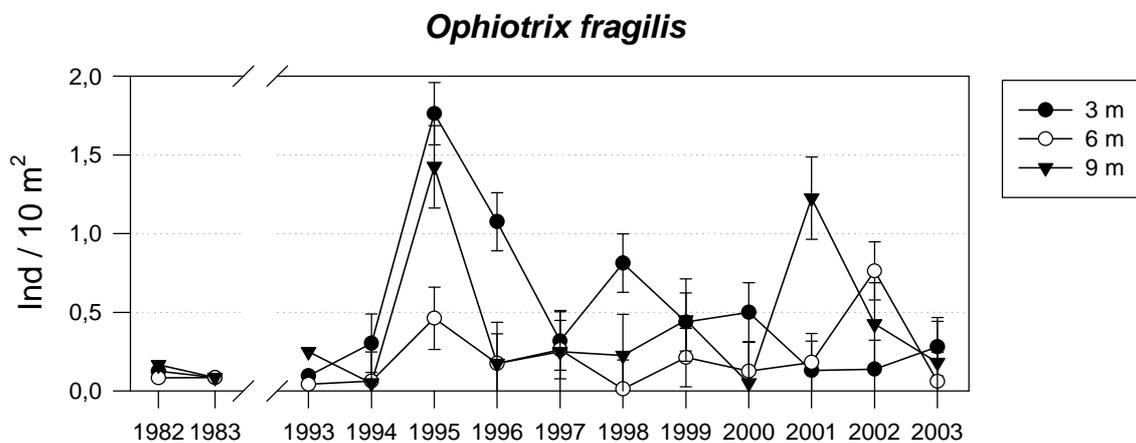


Figure 9- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Ophiotrix fragilis* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

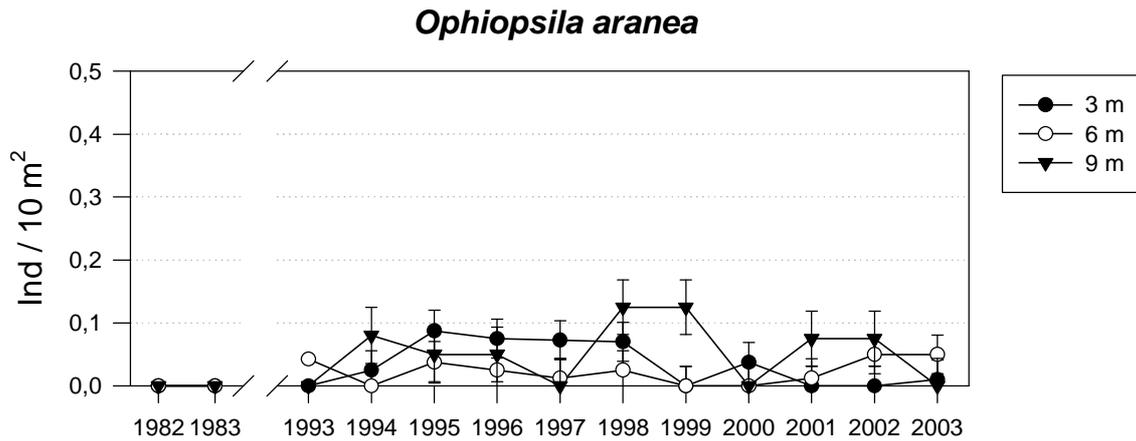


Figure 10- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Ophiopsila aranea* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

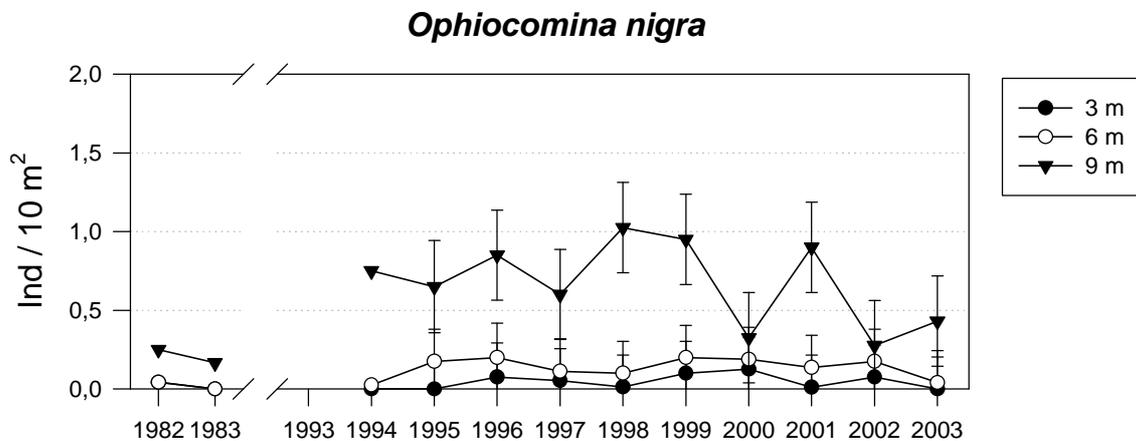


Figure 11- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Ophicomina nigra* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

### Holoturoidea

Entre les années 1983 et 1993, *Holothuria forskali* et *Holothuria polii* ont subi une diminution de densité très importante (de plus d'un ordre de magnitude). Les densités des populations de ces espèces ne sont jamais remontées et ce sont maintenues à des niveaux très bas (Figures 12 et 13).

La densité de *Holothuria tubulosa* a aussi subi une baisse importante, mais seulement à partir des années 1995-1996. Cette baisse de densité reste constante jusqu'à atteindre des valeurs minimales en 2003 (Figure 14).

*Holothuria sanctori* montre des densités moyennes pendant la période d'échantillonnage et on pourrait la considérer comme une espèce occasionnelle puisqu'elle apparaît dans moins de 10 % des transects. Néanmoins, sa présence est restée constante (Figure 15).

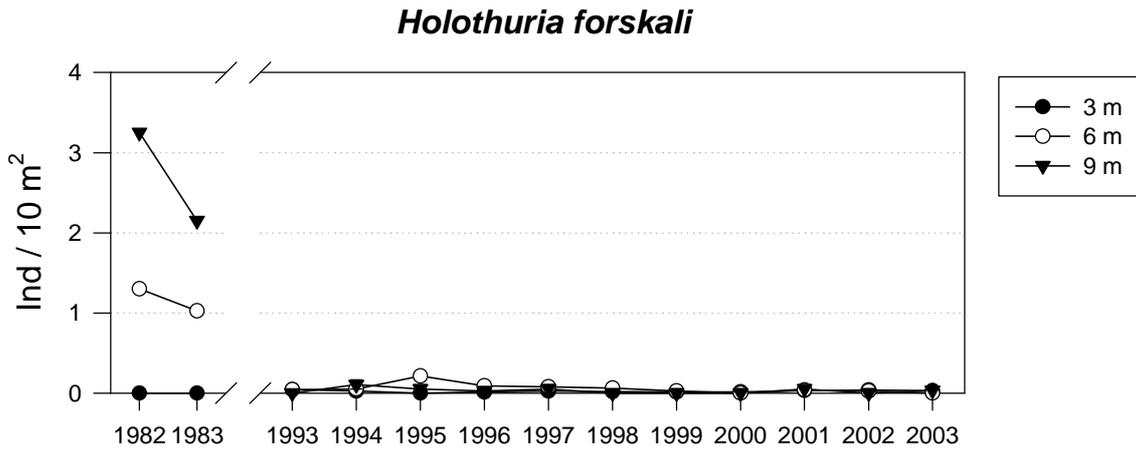


Figure 12- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Holothuria forskali* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

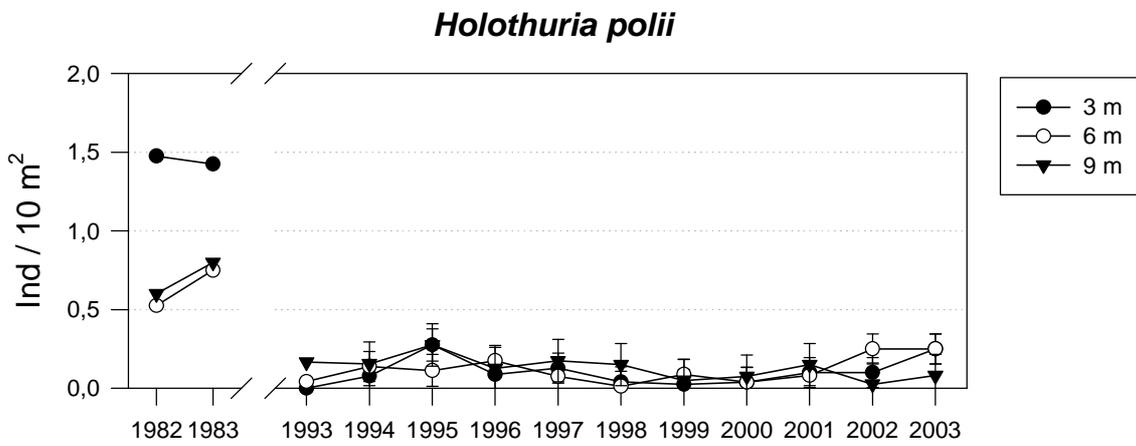


Figure 13- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Holothuria polii* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

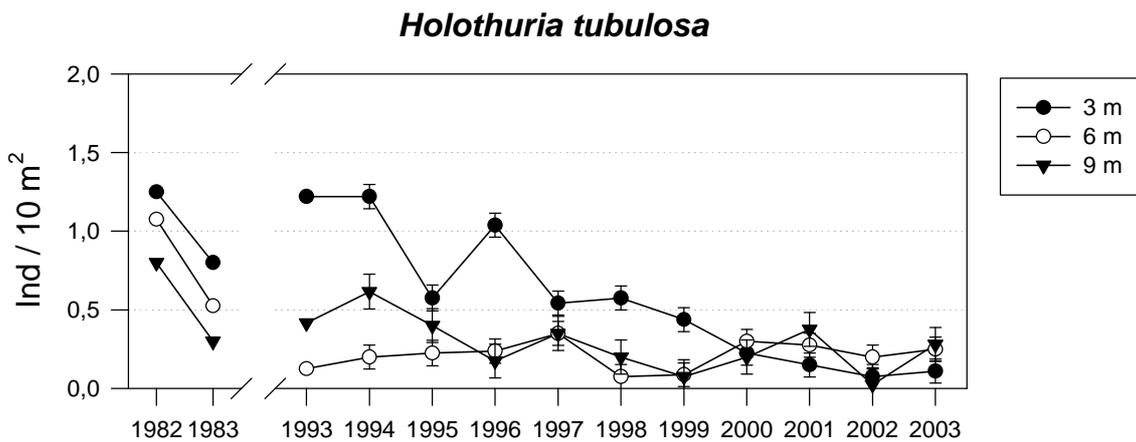


Figure 14- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm e.s.$ ) de *Holothuria tubulosa* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

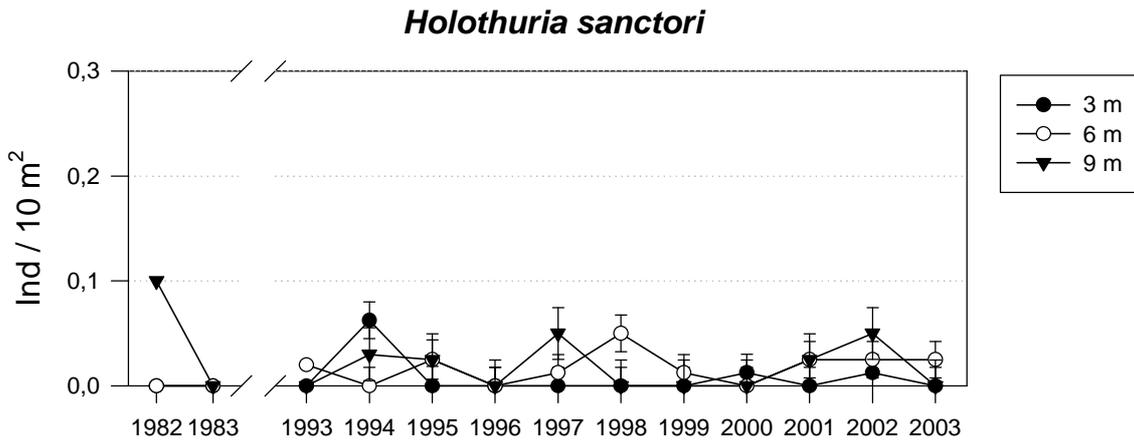


Figure 15- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Holothuria sanctori* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

### Crinoidea

*Antedon mediterranea* montre une forte variabilité spatiale. La bathymétrie influence clairement la densité de l'espèce, puisqu'elle est plus abondante en profondeur.

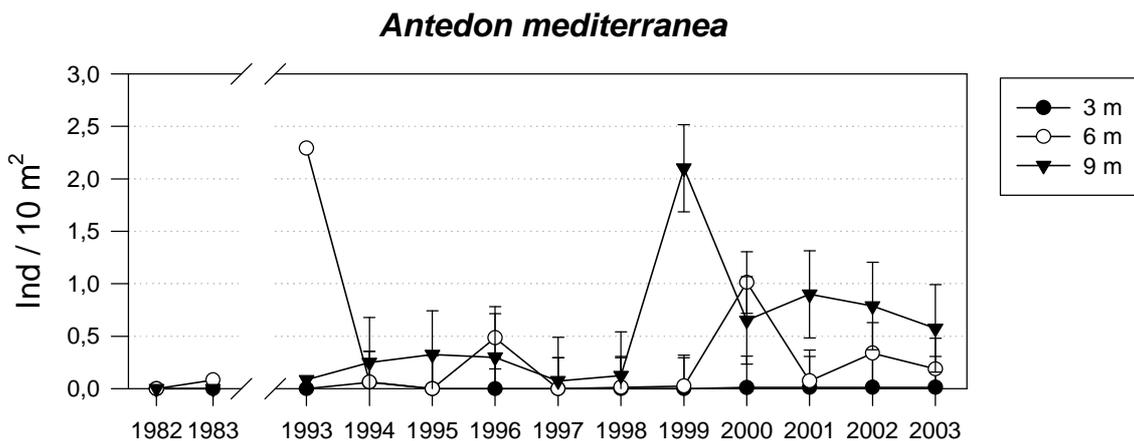


Figure 16- Évolution temporelle de la densité moyenne ( $\pm$  e.s.) de *Antedon mediterranea* à trois profondeurs pour toutes les localités étudiées.

### Evolution de la communauté d'Echinodermes

La communauté de toutes les espèces de macro échinodermes recensées a été analysée avec une Analyse en Composantes Principales. L'analyse ordonne les stations et les espèces sur deux axes principaux qui expliquent respectivement 55,3 % et 21,2 % de la variance (voir Tableau 6). Ces axes ordonnent les stations d'échantillonnage selon un gradient de profondeur et de temps. Par rapport au premier axe, les stations les plus superficielles se situent dans la partie positive de l'axe et les stations les plus profondes dans la partie négative. Le deuxième axe ordonne les stations selon le temps, situant les mesures des années 80 dans la partie positive et les mesures les plus récentes dans l'autre partie (Figure 17).

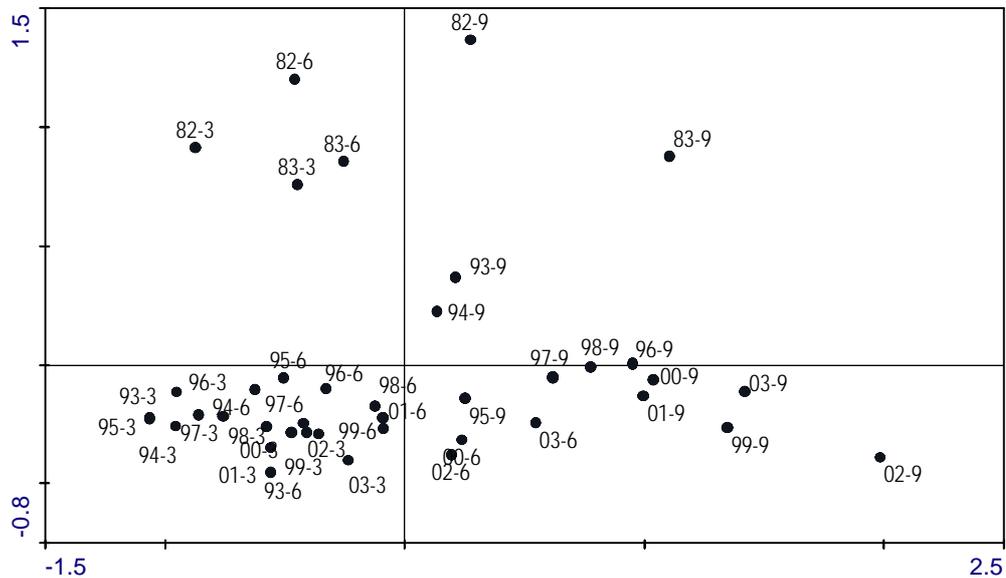


Figure 17- Résultats de l'Analyse en Composantes Principales montrant l'ordination des stations d'échantillonnage et les différentes profondeurs. La légende montre l'année et la profondeur de chaque station (aa-p). ex: 93-6 = année 1993, 6 m.

*Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* sont les espèces qui ont les variances les mieux expliquées par rapport aux axes (Figure 18, Tableau 6). Ainsi, *P.lividus* et *A.lixula* sont corrélés positivement avec le premier axe (bathymétrie). *P.lividus* est corrélé positivement avec le deuxième axe, puisqu'il est plus abondant dans les échantillons des années 80, et *A.lixula* négativement, puisqu'il est plus abondant après les années 80. Les espèces qui ont une distribution plus profonde, comme *Ophiocomina nigra* et *Antedon mediterranea* se situent dans la partie opposée du premier axe.

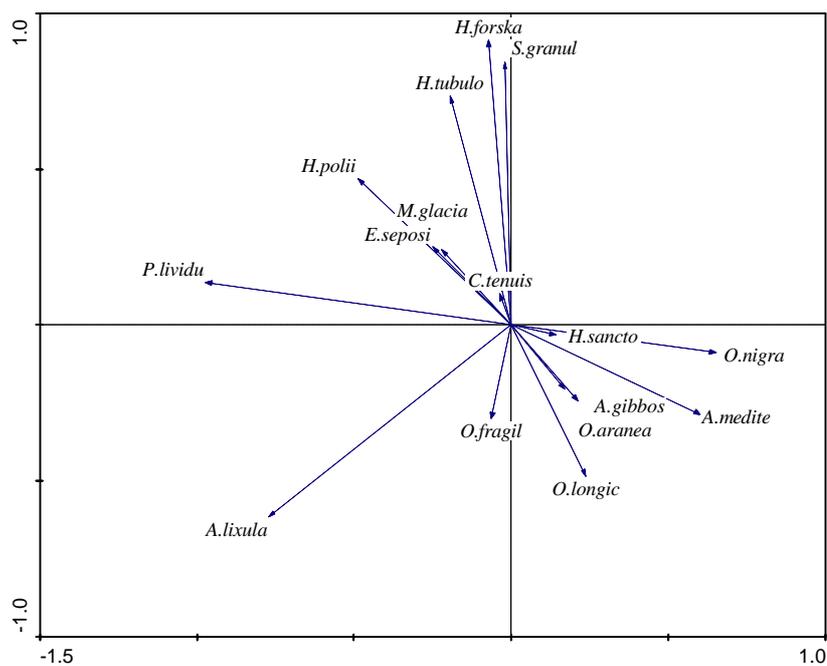


Figure 18- Résultats de l'Analyse en Composantes Principales montrant le classement des espèces.

	Axe 1	Axe 2
% Variance	0.552	0.211
Species scores		
<i>Paracentrotus lividus</i>	-0.973	0.137
<i>Arbacia lixula</i>	-0.771	-0.614
<i>Sphaerechinus granularis</i>	-0.020	0.844
<i>Echinaster sepositus</i>	-0.220	0.241
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	-0.037	0.101
<i>Marthasterias glacialis</i>	-0.249	0.249
<i>Asterina gibbosa</i>	0.172	-0.204
<i>Ophioderma longicauda</i>	0.238	-0.484
<i>Ophiotrix fragilis</i>	-0.063	-0.300
<i>Ophiocomina aranea</i>	0.212	-0.242
<i>Ophiocomina nigra</i>	0.652	-0.088
<i>Holothuria tubulosa</i>	-0.194	0.733
<i>Holothuria polii</i>	-0.487	0.469
<i>Holothuria forskali</i>	-0.072	0.914
<i>Holothuria sanctori</i>	0.142	-0.031
<i>Antedon mediterranea</i>	0.603	-0.286

Table 6- Résultats de l'Analyse en Composantes Principales montrant le pourcentage du variance total expliqué par chaque axe, et la valeur de chaque espèce classée en fonction des stations d'échantillonnage.



## DISCUSSION

Les populations de macro échinodermes des communautés infralittorales du Parc National de Port-Cros ont subi des changements sensibles dans les 20 dernières années. Le facteur principal de changement est l'épisode de mortalité massive de *Paracentrotus lividus* due à l'épidémie de la calvitie des oursins. Cet épisode de mortalité a eu un fort impact au niveau de toute la communauté, puisqu'il a affecté non seulement la dynamique des populations de *P. lividus*, mais aussi celle d'autres espèces de macro échinodermes et, par des effets indirects, celle d'autres espèces du reste de la communauté infralittorale.

La mortalité a causé une diminution de près de 50 % de la densité des individus de la population de *Paracentrotus lividus* entre 1982 et 1983. Malgré le manque de données durant la période 1983-1993, nous pouvons affirmer que la densité n'a plus jamais atteint les niveaux de 1982, et en 1993 seulement nous observons des valeurs légèrement supérieures aux plus basses détectées à la fin de la crise de 1983. À partir de 1995 les populations de *P. lividus* diminuent peu à peu jusqu'à atteindre les valeurs minimales de toute la série en 2003. Cette tendance est très claire puisqu'elle se répète à toutes les stations et à toutes les profondeurs (voire annexe 1). La nature de nos données ne permet pas d'identifier les causes de la réduction progressive de la densité de *P. lividus*.

Puisqu'il s'agit d'un Parc National, la récolte des oursins pour une consommation humaine ne peut expliquer cette faible densité. La diminution pourrait être en partie due à la propre dynamique des populations après la mortalité. Une autre raison pourrait être la perte du potentiel reproducteur à cause d'une diminution de la densité des adultes reproducteurs. Cette hypothèse serait validée uniquement si les populations de Port-Cros fonctionnaient comme des populations fermées et ne recevaient pas les recrues des populations voisines (hypothèse qui devrait être validée expérimentalement), ou la maladie de la calvitie aurait été très étendue. Bien qu'il y ait des preuves de cette mortalité dans des zones proches de Port-Cros (Jangoux et Maes, 1987), l'étendue de la maladie n'est pas connue.

De plus, la diminution de la densité des oursins pourrait avoir causé une baisse du recrutement à cause de l'effet supposé de facilitation du recrutement par les adultes: on sait que les recrues utilisent les individus adultes comme refuges (e.g. Verlaque, 1987); d'autre part, dans la Réserve Naturelle de Scandola, on a observé que le surpâturage des algues gazonnantes par les oursins peut produire plus de refuges dans les roches libres de sédiment et facilite ainsi la survie des recrues (Ballesteros et al., 2003).

L'existence de cascades trophiques dans les interactions entre des prédateurs et des proies du système benthique littoral pourrait aussi expliquer la diminution des populations d'oursins pourrait être La protection des ressources marines de Port-Cros et la régulation de l'effort de

pêche a du causer une augmentation de la densité des poissons et des autres prédateurs (Sala et al., 1998). L'augmentation de la densité de prédateurs entraîne une augmentation de la pression de prédation et par conséquent une plus grande mortalité des oursins, en particulier dans les phases juvéniles (Hereu et al., 2004). Si cette pression est maintenue durant une longue période, les populations d'oursins peuvent diminuer. Néanmoins, ce contrôle des populations d'oursins par les prédateurs n'a pas pu être démontré dans une autre réserve marine méditerranéenne pourvue de longues séries temporelles, comme c'est le cas des Îles Medes (Sala et al., 1998; Hereu 2004). Dans cette réserve, où les comptages d'oursins et de poissons répétés pendant plus de dix ans ont montré l'existence de la plus grande densité de poissons prédateurs (espéradiées) décrits en Méditerranée Occidentale (Garcia-Rubies et Zabala, 1990; Garcia- Garcia-Rubies 1999), les populations d'oursins ne semblent pas être contrôlées par leurs prédateurs. En effet, la densité d'oursins ne montre aucune tendance à la diminution, mais elle subit des oscillations qui semblent découler de la propre dynamique de l'espèce (Sala et al., 1998; Hereu, 2004). Malheureusement, à Port-Cros il n'existe pas de série équivalente de données sur l'évolution des populations de poissons prédateurs d'oursins (principalement sars ou petits labridés). Cette constatation nous amène à proposer la mise en place rapide d'un contrôle systématique de la densité de toute la communauté de poissons de Port-Cros.

La densité de *Sphaerechinus granularis* suit la même évolution que celle de *P. lividus* ce qui démontre que cette espèce a aussi été affectée par la maladie. Ses populations n'ont pas récupéré dans les années suivant la maladie ce qui est en accord avec la lente dynamique de cette espèce.

La dynamique des populations de *A.lixula* semble suivre une évolution contraire à celui de *P.lividus*, ce qui nous laisse penser que cette espèce a été favorisé par la mortalité de *P.lividus*. Néanmoins, il n'y a pas de preuves tangibles que ces deux espèces entrent en compétition pour l'espace ou les ressources. De plus, c'est une espèce qui a été décrite comme thermophile (Francour et al., 1994), donc cette augmentation pourrait être causée par des facteurs diffus de l'environnement difficiles à vérifier.

Le groupe des Asteroidea est le plus stable, bien qu'une diminution de la densité de *Marthasterias glacialis* ait été observée. Cette espèce est décrite comme un prédateur de *P. lividus*, ainsi les fortes densités de *P.lividus* pourraient avoir temporairement favorisé son expansion. La diminution de la densité de *M. glacialis* peut être causée par la forte mortalité des oursins dans les années 80. Comme les précédemment émises, cette hypothèse est indémontrable pour le moment, puisqu'il n'existe ni données sur des taxes de consommation de cette espèce ni expériences qui permettent d'évaluer ses possibles limitations trophiques.

Le groupe des Ofiuroidea montre une forte variabilité interannuelle sans aucun modèle temporel. Cette variabilité est probablement due au style de vie de ce groupe, caractérisé par de très courtes périodes de génération qui permettent une dynamique de population plus active. Nous pensons que les changements observés sont plus attribuables au dynamisme démographique qu'à un possible erreur d'échantillonnage expliquée par le caractère sciaphile et cryptique de ces espèces.

Les densités de *Holothuria forskalii* et de *Holothuria polii* ont subi une diminution très importante durant la période 1983-1993, avec une réduction des densités allant jusqu'à 10 % de leurs valeurs initiales. La forte diminution des populations de ces espèces pourrait être mise en relation avec l'événement des années 80, bien qu'il n'y ait pas des travaux publiés allant dans ce sens. Nous ne connaissons pas d'hypothèse plausible pour expliquer un changement si remarquable. Les populations de *Holothuria tubulosa* n'ont pas diminué durant l'épisode de mortalité massive et durant la décennie suivante; mais à partir de 1996, elles ont subi une lente diminution jusqu'à atteindre des valeurs minimales en 2003. Une fois de plus, nous ignorons les causes de cette régression. En fin *Holothuria sanctori* ne montre pas de tendance nette, puisque sa densité reste très basse durant toute la période d'étude.

### **Changement de diversité et stabilité des populations**

Cette série temporelle nous informe sur un événement catastrophique chez les populations de *P.lividus* et éventuellement chez d'autres échinodermes de la même communauté. D'autres événements semblables ont été décrits pour d'autres espèces. Dans les Caraïbes, l'oursin *Diadema antillarum* a subi une mortalité qui a causé presque l'extinction de cette espèce dans une zone étendue (Lessios, 1988; Carpenter, 1985). Sur les côtes de la Nouvelle-Ecosse (Canada) *Strongylocentrotus droebachiensis* a subi une mortalité de près de 70 % de sa population dans des zones infralittorales (Scheibling and Stephenson, 1984).

A cause de son effet potentiel, les événements documentés de ces perturbations devraient être utiles dans l'avenir pour la gestion du patrimoine naturel. Cette étude est la première série temporelle qui décrit un événement de mortalité et l'évolution postérieure des populations d'oursins en Méditerranée (mais voir Jangoux, 1987). Depuis 1993, on n'a pas détecté de signe de répétition de la mortalité.

Bien que théoriquement, ce type d'événements pourrait déterminer en grande partie la dynamique des populations, la faible fréquence avec laquelle ils se produisent remet en question le rôle effectif du contrôle qu'ils jouent en Méditerranée.

La diminution des effectifs d'un certain nombre d'espèces ne semble pas présenter de danger pour leur survie dans les eaux de Port-Cros, puisque leur densité n'a jamais diminué jusqu'aux limites que nous pouvions considérer comme dangereuses. Au contraire, la densité de *P.lividus*

avant la mortalité massive était excessivement élevée ce qui a probablement fortement contribué à la dispersion de l'épidémie. La densité actuelle est beaucoup plus proche des valeurs considérées comme normales en Méditerranée (e.g. Harmelin et al., 1980; Sala et al., 1998). La diversité générale des échinodermes n'a pas diminué, au contraire, elle a tendance à augmenter au cours du temps. La valeur de diversité de Shannon a augmenté après la diminution de densité de l'espèce dominante (*Paracentrotus lividus*).

De plus, le catalogue d'espèces s'est trouvé enrichi d'une nouvelle espèce (*Ophiomixa pentagona*). Nous ne croyons pas que cette "apparition" soit le fruit de changements dans la composition des communautés mais qu'elle est probablement due à une augmentation de l'effort d'échantillonnage, puisqu'il s'agit d'une espèce de très faible densité ou plus caractéristiques des milieux voisins.

La relative constance dans la composition et la diversité des populations de macro échinodermes entre les années 1993 et 2003 peut être interprétée comme une preuve indirecte de la stabilité des fonds infralittoraux du Parc National de Port-Cros.

### **Conséquences de la diminution des densités de *P.lividus* au niveau de toute la communauté**

Le changement drastique de la densité d'oursins observé entre 1982 et 2003 peut avoir un effet au niveau de toute la communauté. *P.lividus* est l'herbivore le plus important du benthos rocheux de Méditerranée, et avec son pâturage, il est capable de modifier complètement les communautés algales. Des modifications de densité pourraient avoir des conséquences remarquables dans la composition et la structure des communautés algales (Sala et al., 1998; McClanahan and Sala, 1997). Dans le cas de *Diadema antillarum*, de nombreux travaux montrent l'effet de la mortalité des oursins sur les communautés benthiques, où après la mortalité, les fonds ont été colonisés par les macro algues benthiques (Lessios, 1988; Carpenter 1990a,b).

En face des facies de surpâturage provoqués par les oursins, la conservation des communautés algales bien développées peut être considérée comme un facteur positif pour la gestion et la conservation du patrimoine naturel, puisque les communautés algales bien structurées ont et créent une grande diversité de faune et de flore associées. Si c'était le cas, la mortalité en masse des oursins et la récupération supposée des communautés algales libérées de leur pression pourraient avoir indirectement favorisé la diversité de toute la communauté. Malheureusement, dans le cas de Port-Cros il n'y a pas eu de suivi en parallèle des communautés algales. Néanmoins, il est peut-être encore temps de démontrer cet effet puisque le changement des communautés algales sur pâturées en communautés dominées par des algues pérennes peut être très lent (Hereu, 2004). Les espèces climaciques des communautés méditerranéennes (comme celles du genre *Cystoseira*) ont une dynamique relativement lente et une dispersion très limitée (Ballesteros et al., 2003). Nous pensons donc qu'il serait très intéressant d'initier un double

effort de suivi des communautés d'algues infralittorales de Port-Cros. D'un côté, il s'agirait de compiler des données historiques sur l'étendue et la composition des communautés algales antérieures à la mortalité; d'un autre côté, de commencer un suivi de l'évolution des communautés algales à Port-Cros. Des travaux expérimentaux récents (Hereu, 2004) démontrent que l'obtention de données sur la densité de poissons prédateurs d'oursins et l'évolution des communautés algales, en plus d'une continuation du suivi de l'évolution des densités d'oursins, permettraient une meilleure connaissance du fonctionnement des interactions de la chaîne trophique qui conditionne le paysage infralittoral marin, et permettraient aussi de prédire son évolution future.

### **REMERCIEMENTS**

Nous remercions le Parc National de Port-Cros pour l'aide financière et logistique, et tout l'équipe humain pour leur accueil et aide pendant toutes les années que l'étude a duré. Les auteurs remercient également M.L. Susini et T. Thibaut pour leurs corrections et leurs commentaires sur le manuscrit.

Anexe1 - Résultats détaillés de la densité des espèces dans différentes zones et profondeurs étudiées au long de l'étude (1983-2003). Les données se présentent dans un nombre d'individus / 10 m<sup>2</sup>.

Pte. Moulin 3m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>	22,20	12,80	66,11	55,00	82,00	58,85	57,16	39,10	30,50	32,45	25,55	23,85	19,25
<i>A.lixula</i>	3,30	2,00	2,78	5,30	6,90	5,85	8,38	6,55	4,25	5,80	7,50	4,95	5,95
<i>S.granularis</i>	0,00	0,20	0,42	0,37	0,15	1,05	0,90	0,50	0,55	0,20	0,00	0,00	0,05
<i>E.sepositus</i>	0,20	0,20	2,63	0,79	1,35	0,95	0,66	1,01	0,40	1,25	1,10	1,50	0,30
<i>C.tenuispina</i>	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,05	0,00	0,01	0,00	0,15	0,05	0,05	0,05
<i>M.glacialis</i>	0,30	0,50	0,04	0,11	0,15	0,10	0,11	0,10	0,00	0,05	0,15	0,15	0,05
<i>A.gibbosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,04	0,05	0,90	0,00	0,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.longicauda</i>	0,17	0,17	1,54	1,89	1,05	2,15	1,17	1,27	3,35	1,25	0,55	0,55	1,80
<i>O.fragilis</i>	0,17	0,17	0,21	1,21	6,75	4,20	1,22	3,25	1,60	1,80	0,50	0,50	1,05
<i>O.aranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,30	0,29	0,23	0,00	0,15	0,00	0,00	0,05
<i>O.nigra</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,11	0,05	0,15	0,20	0,05	0,05	0,00
<i>H.tubulosa</i>	0,80	0,50	0,79	1,00	1,10	0,85	0,94	0,78	0,55	1,05	0,20	0,20	0,40
<i>H.polii</i>	3,50	2,50	4,38	4,63	2,00	3,80	1,77	2,20	1,45	0,60	0,40	0,40	0,90
<i>H.forskali</i>	3,70	2,00	0,00	0,16	0,25	0,20	0,11	0,16	0,10	0,15	0,15	0,15	0,10
<i>H.sanctori</i>	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>A.mediterranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,05	0,05

Gabinière 6m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>		17,80	9,17	11,14	19,21	15,61	16,60	10,05	16,10	8,70	17,45	13,65	4,10
<i>A.lixula</i>		0,50	2,33	2,05	1,90	0,20	3,55	2,85	3,75	3,45	3,15	3,80	2,10
<i>S.granularis</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00
<i>E.sepositus</i>		0,20	0,33	1,15	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1,50	0,00
<i>C.tenuispina</i>		0,70	0,00	0,00	0,10	0,55	0,00	0,05	0,05	0,30	0,10	0,05	0,05
<i>M.glacialis</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,15	0,00
<i>A.gibbosa</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00
<i>O.longicauda</i>		0,00	0,00	0,00	0,20	0,20	0,15	0,05	0,15	0,40	0,35	1,25	0,05
<i>O.fragilis</i>		0,00	0,00	0,05	0,30	0,05	0,00	0,05	0,25	0,05	0,05	2,55	0,00
<i>O.aranea</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00
<i>O.nigra</i>		0,00	0,00	0,00	0,70	0,75	0,00	0,00	0,15	0,15	0,10	0,10	0,00
<i>H.tubulosa</i>		0,00	0,00	0,05	0,20	0,35	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,30	0,00
<i>H.polii</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,65	0,00
<i>H.forskali</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00
<i>H.sanctori</i>		0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>A.mediterranea</i>		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00

Mallalongue 3m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>	78,70	44,50	27,50	28,66	36,00	33,11	25,15	20,83	20,95	20,89	27,20	26,20	23,60
<i>A.lixula</i>	1,80	2,70	12,17	11,72	11,10	10,05	8,45	6,50	5,65	3,89	5,35	5,90	6,55
<i>S.granularis</i>	0,20	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>E.sepositus</i>	0,30	0,00	0,00	0,20	0,10	0,05	0,05	0,15	0,15	0,22	0,10	0,15	0,00
<i>C.tenuispina</i>	0,00	0,00	0,00	0,15	0,05	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05
<i>M.glacialis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,20	0,00	0,05	0,00	0,05	0,05	0,00
<i>A.gibbosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.longicauda</i>	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	0,05	0,15	0,00	0,05	0,05	0,10
<i>O.fragilis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05
<i>O.aranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.nigra</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H.tubulosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H.polii</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H.forskali</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H.sanctori</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>A.mediterranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Mallalongue 6m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>	49,00	30,70	69,50	45,16	33,20	33,14	31,67	31,00	17,00	18,35	21,10	10,60	9,20
<i>A.lixula</i>	2,20	1,00	12,50	7,66	7,70	7,00	7,10	5,20	6,15	2,95	5,35	3,95	2,55
<i>S.granularis</i>	0,20	0,20	0,17	0,15	0,05	0,16	0,10	0,00	0,00	0,05	0,15	0,15	0,00
<i>E.sepositus</i>	1,00	1,50	1,50	1,00	0,95	0,55	0,70	1,10	0,60	0,50	0,90	0,80	0,85
<i>C.tenuispina</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00
<i>M.glacialis</i>	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00
<i>A.gibbosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.longicauda</i>	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	0,00	0,05	0,10	0,10	0,00	0,35	0,20	0,00
<i>O.fragilis</i>	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
<i>O.aranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.nigra</i>	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,20	0,40	0,15	0,00	0,00
<i>H.tubulosa</i>	0,20	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,05	0,00	0,10	0,20	0,05	0,05	0,00
<i>H.polii</i>	0,30	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H.forskali</i>	0,30	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00
<i>H.sanctori</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,15	0,05	0,00	0,10	0,10	0,00
<i>A.mediterranea</i>	0,00	0,33	9,17	0,25	0,00	1,94	0,00	0,05	0,10	1,45	0,30	1,10	0,75

Mallalongue 9m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>	22,80	4,50	17,17	14,00	12,00	5,85	9,31	6,70	6,85	5,80	8,10	1,25	2,90
<i>A.lixula</i>	0,20	0,20	0,67	1,50	3,40	0,84	1,90	1,15	1,00	1,40	0,65	0,30	0,50
<i>S.granularis</i>	0,70	0,30	0,67	0,80	0,60	0,20	0,15	0,10	0,20	0,35	0,45	0,25	0,45
<i>E.sepositus</i>	1,30	1,20	0,83	1,90	0,75	0,85	1,55	1,05	0,75	0,45	0,80	0,80	0,75
<i>C.tenuispina</i>	0,20	0,00	0,00	0,10	0,05	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>M.glacialis</i>	0,00	0,00	0,17	0,10	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00
<i>A.gibbosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.longicauda</i>	0,33	0,17	1,00	0,90	1,30	1,30	0,95	1,00	2,55	0,25	1,40	0,40	1,10
<i>O.fragilis</i>	0,33	0,17	0,33	0,10	1,70	0,20	0,25	0,45	0,90	0,10	2,45	0,85	0,35
<i>O.aranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00
<i>O.nigra</i>	0,50	0,33	0,00	1,50	1,30	1,60	1,20	2,05	5,85	0,65	1,75	0,55	0,85
<i>H.tubulosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,05	0,30
<i>H.polii</i>	1,30	0,30	0,50	0,90	0,45	0,25	0,15	0,40	0,05	0,25	0,15	0,05	0,00
<i>H.forskali</i>	1,20	1,50	0,33	0,20	0,35	0,15	0,25	0,20	0,10	0,10	0,20	0,00	0,05
<i>H.sanctori</i>	0,80	1,30	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00
<i>O.pentagona</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	15,75	0,20
<i>A.mediterranea</i>	0,00	0,00	0,17	0,50	0,65	0,60	0,15	0,25	4,20	1,30	1,80	0,00	1,15



Montremian 3m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>	59,20	35,50	15,00	16,33	26,50	16,16	16,90	17,30	16,40	15,15	15,15	9,75	7,65
<i>A.lixula</i>	0,00	0,00	2,83	4,30	2,20	3,00	2,35	1,95	3,70	4,15	4,40	3,25	4,30
<i>S.granularis</i>	1,50	0,50	0,33	0,20	0,40	0,30	0,25	0,30	0,50	0,10	0,35	0,20	0,10
<i>E.sepositus</i>	1,20	0,30	1,33	1,60	0,80	1,45	1,75	0,40	1,15	0,90	0,20	0,65	0,00
<i>C.tenuispina</i>	0,20	0,00	0,00	0,25	0,10	0,10	0,10	0,05	0,05	0,15	0,05	0,10	0,00
<i>M.glacialis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00
<i>A.gibbosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.longicauda</i>	0,17	0,17	0,17	0,05	0,10	0,10	0,15	0,10	0,10	0,65	0,20	0,05	0,10
<i>O.fragilis</i>	0,33	0,17	0,17	0,00	0,10	0,10	0,05	0,00	0,10	0,20	0,05	0,05	0,00
<i>O.aranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.nigra</i>	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,05	0,00	0,25	0,25	0,00	0,25	0,00
<i>H.tubulosa</i>	0,70	0,70	0,50	0,10	0,50	0,20	0,25	0,10	0,00	0,55	0,40	0,10	0,05
<i>H.polii</i>	1,30	0,70	0,50	0,25	0,30	0,20	0,40	0,00	0,30	0,30	0,00	0,00	0,10
<i>H.forskali</i>	1,50	0,20	0,00	0,05	0,20	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H.sanctori</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>A.mediterranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Montremian 6m	1982	1983	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>P.lividus</i>	69,80	41,50	20,00	15,17	18,70	17,33	11,50	5,24	9,15	6,60	7,15	6,10	3,80
<i>A.lixula</i>	0,00	0,20	0,83	0,83	1,10	2,36	2,75	1,75	2,05	4,15	2,10	3,60	2,50
<i>S.granularis</i>	3,30	1,80	0,50	0,75	1,60	0,30	0,50	0,35	0,65	0,75	0,50	0,25	0,00
<i>E.sepositus</i>	1,00	2,30	1,33	2,30	1,90	2,50	2,20	1,85	1,55	1,65	1,00	1,45	0,85
<i>C.tenuispina</i>	0,20	0,30	0,00	0,10	0,10	0,05	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,10	0,00
<i>M.glacialis</i>	0,00	0,00	0,00	0,05	0,40	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>A.gibbosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>O.longicauda</i>	0,33	0,17	1,67	0,75	1,50	0,90	1,45	0,80	1,15	0,90	1,90	2,00	0,20
<i>O.fragilis</i>	0,33	0,17	0,00	0,10	0,80	0,35	0,70	0,00	0,60	0,20	0,20	0,15	0,05
<i>O.aranea</i>	0,00	0,00	0,17	0,00	0,10	0,10	0,05	0,10	0,00	0,00	0,05	0,10	0,00
<i>O.nigra</i>	0,17	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,20	0,35	0,45	0,10	0,20	0,35	0,15
<i>H.tubulosa</i>	2,80	1,20	0,50	0,50	0,60	0,50	0,80	0,25	0,10	0,35	0,75	0,40	0,00
<i>H.polii</i>	1,50	2,00	0,00	0,40	0,20	0,55	0,10	0,05	0,20	0,10	0,20	0,35	0,00
<i>H.forskali</i>	0,70	0,80	0,17	0,15	0,50	0,10	0,10	0,05	0,05	0,00	0,05	0,05	0,00
<i>H.sanctori</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>A.mediterranea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00

## BIBLIOGRAPHIE

- Azzolina JF (1983) Evolution de la maladie de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* (Lmck) dans la baie de Port-Cros (Var, France). Rapp. P.-v Réun. Int. Explor. scient. Mer Méditerr. 28: 263-264.
- Azzolina JF (1987) Evolution à long terme de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* dans la baie de Port-Cros (Var, France). Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. CF Boudouresque ed., GIS Posidonie publ., Marseille. p. 257-269.
- Ballesteros E, Hereu B, Zabala M, Alcoverro T, Garrabou J, Sala E (2003) Rapport mission Scandola. *Cystoseira* 2000. Trav Sci Parc Nat Rég Corse 60: 95-115
- Boudouresque CF, Nedelec H, Shepherd SA (1980) Decline of a population of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the bay of Port-Cros. Trav Scient Parc nat Port-Cros 6: 243-252.
- Carpenter RC (1985) Sea urchins mass mortality: effects on reef algal abundance, species composition and metabolism of other reef herbivores. Proc. 5th int. Coral Reefs Congr., Gabrié C. et al. eds. Aتنne Museum – EPHE, Moorea, French Polinesia 4: 53-60.
- Carpenter RC (1990a) Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. Mar Biol 104: 67-77.
- Carpenter RC (1990b) Mass mortality of *Diadema antillarum*. 2. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. Mar Biol 104: 79-96.
- Francour P, Boudouresque JG, Harmelin JG, Harmelin-Bivien ML, Quignard JP (1994) Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. Marine Pollution Bulletin 28: 523-526.
- Garcia-Rubies A, Zabala M (1990) Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean). Sci Mar 54: 317-328.
- Garcia-Rubies A (1999) Effects of fishing on community structure and on selected populations of Mediterranean coastal reef fish. Naturalista Siciliano 23: 59-81
- Harmelin JG, Bouchon C, Hong JS (1981) Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée Nord-Occidentale). Thétis, 10 (1).
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E (2004) The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. Marine Biology (Online First)
- Hereu (2004) The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the Northwestern Mediterranean rocky infralittoral. PhD Thesis. Universitat de Barcelona.
- Jangoux M, Maes P (1987) Les epizooties chez les oursins réguliers (Echinodermata). - In: Boudouresque CF ed. GIS Posidonie, pp. 299-307.
- Jangoux M (1987) Diseases of echinodermata. I. Agents microorganisms and protists. Dis Aquat Org. 2: 147-162.
- Kempf M (1962) Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L). Rec Trav St Mar Endoume 25 (39): 47-115.
- Nédelec H (1982) Etologie alimentaire de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Galeria (Corse) et son impact sur les peuplements de phytobenthoniques. PhD thesis, Univ Pierre et Marie Curie and Univ Aix-Marseille II
- Lessios HA (1988) Mass mortality of *Diadema antillarum* in the caribbean: What have we learned? Ann Rev Ecol Syst 19: 371-393.
- McClanahan TR, Sala E (1997) A Mediterranean rocky-bottom ecosystem fisheries model. Ecological Modelling 104: 145-164.

- Sala E, Boudouresque CF, Harmelin-Vivien M (1998) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *OIKOS* 82: 425-439.
- Sala E, Ribes M, Hereu B, Zabala M, Alvà V, Coma R, Garrabou J (1998) Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series* 168: 135-145.
- Scheibling RE, Stephenson RL (1984) Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) of Nova Scotia, Canada. *Mar Biol* 78: 153-164.
- Verlaque M (1987) Contribution a l'etude du phytobenthos d'un ecosysteme photophile thermophile marin en Mediterranee Occidentale. Université d'aix-Marseille II. Faculté des Sciences de Luminy, p. 387