

Méditerranée
Sarpa salpa
 Régime alimentaire
 Poissons brouteurs
 Relations algue-prédateur
 Mediterranean Sea
Sarpa salpa
 Diet
 Browser fishes
 Alga-predator relationships

Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal méditerranéen

Marc VERLAQUE

Laboratoire de Biologie Marine et d'Écologie du Benthos, Faculté des Sciences de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 9, France.

Reçu le 23/6/89, révisé le 5/10/89, accepté le 24/10/89.

RÉSUMÉ

L'étude du comportement trophique de *Sarpa salpa* (L.) dans trois régions (Corse, Bouches-du-Rhône, Var) montre qu'il est le principal poisson herbivore de Méditerranée occidentale. Au cours de son développement, la sélectivité de son alimentation change avec l'accroissement de l'amplitude de sa répartition verticale et de ses capacités de broutage. Dans les peuplements algaux denses, *S. salpa* se comporte comme un herbivore très sélectif. Quand les ressources sont surexploitées, il tend à devenir un brouteur généraliste. Les jeunes préfèrent les algues épiphytes ou gazonnantes (Rhodophyta et Fucophyceae) alors que les adultes consomment aussi des algues dressées (surtout Fucophyceae et Ulvophyceae) ainsi que les feuilles plus ou moins épiphytées de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Les effets du broutage de *S. salpa* sont analysés et discutés. La répartition et les caractéristiques des algues s'accordent souvent avec les stratégies adaptatives de « refuge » et de « défense ». L'intensité de la prédation de *S. salpa* et des autres poissons brouteurs pourrait expliquer certaines particularités du phytobenthos méditerranéen.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 3, 373-388.

ABSTRACT

Relationships between *Sarpa salpa* (L.) (Teleosteen, Sparidae), other browser fishes, and the Mediterranean algal phytobenthos

Study of the feeding behaviour of *Sarpa salpa* (L.) in three areas (Corsica, Bouches-du-Rhône, Var) shows that it is the main herbivorous fish of the western Mediterranean. Its dietary selectivity changes according to the increase of vertical distribution and grazing ability. In dense algal settlements, *S. salpa* behaves as a highly selective herbivorous browser. When the trophic resources are overgrazed, it tends to become a generalist grazer. Young specimens show a marked preference for the epiphytic algae and the algal "turfs" (Rhodophyta and Fucophyceae), while adults also feed upon erect algae (Fucophyceae and Ulvophyceae essentially), and upon more or less epiphytized *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves. The effects of grazing of *S. salpa* are analyzed and discussed. The distribution and the characteristics of algae are frequently in accordance with the adaptative strategies of "refuge" and "defense". The intensity of predation of *S. salpa* and other browser fishes could explain some peculiarities of the Mediterranean phytobenthos.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 3, 373-388.

INTRODUCTION

Dans la zone tropicale, le contrôle du développement du phytobenthos par l'Ichthyofaune herbivore constitue une condition indispensable à l'équilibre des formations récifales (Hiatt et Strasburg, 1960; Ogden, 1976; Ogden et Lobel, 1978; Hatcher, 1983; Hay et Goertemiller, 1984). L'extraordinaire richesse spécifique des poissons, herbivores et omnivores, va de pair avec leur haut degré de spécialisation (brouteurs, racleurs, broyeurs). Consommateurs de 20 à 90 % de la production primaire (Hatcher, 1983), ils peuvent agir, non seulement sur la biomasse mais aussi sur la diversité et sur la répartition des végétaux. Parallèlement, l'intensité de la prédation est à l'origine de la sélection chez ces derniers de caractéristiques diverses (morphologiques, anatomiques, physiologiques ou biologiques) qui réduisent leur vulnérabilité au broutage ou bien qui permettent leur développement dans des biotopes «refuges», non ou peu fréquentés par les poissons (= stratégies adaptatives de «défense» ou de «fuite», Ogden et Lobel, 1978; Hay, 1981 *a* et *b*, 1984; Littler *et al.*, 1983 *a* et *b*). En région tropicale, les liens de dépendance existant entre le phytobenthos et l'Ichthyofaune se révèlent être si étroits qu'il paraît bien difficile d'interpréter la composition et la répartition de l'un sans aborder celles de l'autre.

A l'opposé, d'après Choat (1982), il n'y aurait aucun impact important de l'Ichthyofaune sur les phytocénoses benthiques des mers tempérées. Bernstein et Jung (1979) signalent cependant, en Californie, l'élimination de Laminaires due à la consommation des plantules par un Labridae. De même, Seoane-Camba (1965) constate un synchronisme entre la réduction saisonnière de la biomasse des phytocénoses algales et l'apparition des bancs de *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) sur le littoral atlantique espagnol. En Afrique du Sud, ce Sparidae aurait la capacité de modifier la composition des communautés superficielles d'algues Rouges et d'algues Vertes (Joubert et Hanekom, 1980).

En Méditerranée, l'influence des poissons sur les algues benthiques n'a été envisagée qu'à de très rares occasions (Lundberg, 1980). Par l'importance de ses bancs (jusqu'à plusieurs centaines d'individus) et la taille des adultes (longueur totale : 30 à 40 cm, pour un poids de 0,7 à 1 kg), *Sarpa salpa* apparaît comme l'espèce la plus apte à influencer la végétation. Dans le cadre de l'étude des relations flore-faune herbivore dans le bassin occidental (Verlaque, 1987), nous avons entrepris des recherches sur l'éthologie alimentaire de ce Sparidae. Nous présentons ici nos résultats et une discussion sur le rôle éventuel de ce poisson et, plus généralement, de l'Ichthyofaune dans la genèse du phytobenthos méditerranéen.

MÉTHODOLOGIE

La très grande variété des ressources algales de Méditerranée occidentale, nous a incité à diversifier l'échantillonnage dans le but d'obtenir une évaluation correcte du spectre trophique de *Sarpa salpa*.

Les spécimens, pris au filet ou à l'arbalète, proviennent de trois régions du littoral français:

- Corse (surtout de la côte occidentale) ($n = 75$)
- golfe de Marseille (Bouches-du-Rhône) ($n = 25$)
- Port-Cros (Var) ($n = 32$)

Après leur sortie de l'eau, nous mesurons la Longueur Totale (LT) de chaque poisson et fixons son tube digestif avec de l'eau de mer formolée à 5 %. Afin d'éviter un biais lié à la digestion, nous ne considérons que l'estomac ou la partie antérieure de l'intestin. Pour les gros individus (LT > 22 cm), l'état des fragments ingérés autorise un tri *in toto* sous une loupe. Nous estimons ensuite l'abondance de chaque aliment, en fonction de son recouvrement, après l'avoir étalé sur une surface quadrillée. Pour les poissons de LT < 22 cm, nous utilisons la méthode des contacts (Jones, 1968), en prenant 450 identifications par spécimen. Dans les deux cas, la Dominance (Di) s'exprime en pourcentages de la totalité du contenu digestif. Dans le but de suivre l'évolution du comportement trophique au cours de la croissance, nous distinguons arbitrairement cinq classes de taille (LT = 7,5 à 10 cm; 10 à 15 cm; 15 à 22 cm; > 22 cm, hors fraie; > 22 cm, fraie). Les données brutes indiquent qu'en général les contenus digestifs diffèrent peu entre les membres d'un même banc (tous les poissons ayant exploité les mêmes ressources trophiques), aussi, pour les captures simultanées, nous considérons les Dominances moyennes et maximales. L'analyse des «Di max», très contestable dans le cas d'un poisson carnivore qui peut avaler une proie volumineuse fortuitement, se justifie dans le cas de *S. salpa* par le fait qu'une Dominance élevée résulte toujours de nombreux «coups de dents» (ingestion intentionnelle). Pour les grands individus (LT > 22 cm) qui ont brouté à la fois les phytocénoses algales et les herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, nous établissons la Dominance des proies sans retenir la fraction, très fluctuante, de cette phanérogame. L'analyse de l'incidence du poisson sur les peuplements algaux prend en compte, d'une part, les caractéristiques des taxons consommés ou évités et, d'autre part, l'ensemble de nos connaissances sur les phytocénoses benthiques méditerranéennes.

RÉSULTATS

Répartition et comportement

S. salpa forme des bancs constitués en majorité d'individus de même classe de taille. La distribution verticale des bancs évolue au cours de la croissance. Les juvéniles (LT: 1-5 cm) restent en pleine eau. Les jeunes (LT: 5-10 cm) se déplacent près de la surface (0-2 m de profondeur environ). Les individus de taille moyenne (LT: 10-22 cm) se cantonnent en général entre 0 et 5-6 m de profondeur. En dehors de la période de reproduction, les grands spécimens (LT > 22 cm) atteignent des fonds d'une vingtaine de mètres. A la fin de l'été (septembre), les géniteurs se rassemblent près de la côte avant de descendre frayer dans l'Infralittoral inférieur et le Circalittoral (entre -40 et -50 m, d'après nos

captures). Actif de l'aube jusqu'au crépuscule, *S. salpa* alterne les phases de déplacement et d'alimentation puis passe la nuit à proximité du fond. D'après Faggianelli et Cook (1981), chaque banc se cantonne à un territoire assez restreint (quelques dizaines à quelques centaines de mètres de longueur suivant la taille des individus) dans lequel il effectue des parcours orientés et réguliers. Des informations similaires nous ont été rapportées par des pêcheurs professionnels et par des plongeurs. Les observations *in situ* montrent que chez ce Sparidae, comme chez la plupart des poissons brouteurs diurnes, la vue tient une large place dans la localisation des proies. Ces caractéristiques comportementales se traduisent, au niveau du phytobenthos, par des attaques répétées, focalisées sur des aires limitées (quelques mètres carrés), d'un nombre élevé d'individus.

Caractéristiques générales du régime alimentaire

Pour l'intervalle de taille échantillonné (7,5 à 37 cm), la fraction végétale l'emporte toujours très largement dans les contenus digestifs (tab. 1). Passé le stade juvénile, *S. salpa* broute intensivement le phytobenthos. Jusqu'à une longueur (LT) de 25 cm environ, il exploite surtout le couvert algal. Au-delà, il s'attaque aussi aux phanérogames marines *P. oceanica*, *Cymodocea nodosa*

(*Ucria*) Ascherson et *Zostera noltii* Hornemann; les contenus digestifs des spécimens de plus de 30 cm pouvant être exclusivement constitués par des fragments de feuilles de Posidonies et leurs épiphytes.

En Corse et à Marseille, les ressources phytobenthiques abondent et la part relative de la faune, faible chez les poissons de tailles moyennes, devient négligeable chez les plus gros spécimens (d'autant que pour ceux-ci, elle est calculée sans prendre en compte la fraction de *Posidonia* broutée). Les espèces consommées (spongiaires, hydriques, bryozoaires) appartiennent à la faune fixée sur les végétaux ingérés.

A Port-Cros, en revanche, les restes animaux (hydriques) peuvent tenir une place notable dans l'alimentation d'un adulte. Ceci semble résulter de la pauvreté des ressources algales due à leur surexploitation par les poissons et les oursins *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et *Arbacia lixula* (L.). *S. salpa* racle la roche comme en témoigne l'ingestion, non constatée dans les autres régions, des bases de certaines algues (*Stypocaulon scoparium*) et de fragments de substrat.

Types architecturaux des algues consommées

Nous distinguons deux catégories: les algues épiphytes et/ou gazonnantes et les algues dressées, arbustives et arborescentes. Les espèces massives, comme *Codium*

Tableau 1-3.

Composition des contenus digestifs de *Sarpa salpa* (L.): Dominance moyenne (écart-type).

Diet composition of *Sarpa salpa* (L.): mean percentage (standard deviation).

Tableau
Catégories ingérées.
Ingested categories.

Localités Classe, LT cm Etat Nombre individus	CORSE					VAR (PORT-CROS)			BOUCHES-DU-RHONE	
	7.5-10	10-15	15-22	≥ 22*	≥ 22* fertile	10-15	15-22	≥ 22 *	10-15	≥ 22*
	5	12	13	6	12	4	5	9	2	16
Flore Di%	91.0 (9.1)	98.4 (1.2)	95.3 (5.9)	98.0 (2.3)	99.1 (0.8)	96.3 (3.1)	95.6 (3.9)	94.6 (5.0)	98.2 - 99.3 non calculé	99.3 (0.9)
Faune	0.8 (0.5)	1.5 (1.1)	4.7 (5.9)	2.0 (2.3)	0.9 (0.8)	1.9 (2.4)	4.3 (3.9)	5.2 (5.0)	0.8 - 0.7 non calculé	0.7 (0.9)
Détritus, faeces	8.2 (9.3)	0.1 (0.3)	.	.	.	1.6 (3.1)
Fraction minérale	0.2 (0.1)	0.1 (0.1)	0.1 (0.4)	.	.
Epiphytes + Alg. gaz.	86.2 (6.0)	96.4 (1.3)	53.6 (15.7)	34.8 (31.0)	35.4 (20.1)	68.4 (18.2)	52.9 (13.8)	23.5 (23.3)	70.8 - 67.7 non calculé	29.3 (20.6)
Algues dressées	13.7 (6.0)	3.6 (1.3)	46.4 (15.7)	65.2 (31.0)	64.6 (20.1)	31.6 (18.2)	47.1 (13.8)	76.5 (23.3)	29.2 - 32.2 non calculé	70.6 (20.6)
Diatomo- phyceae	2.2 (1.6)	14.0 (4.8)	4.2 (7.0)	1.2 (2.0)	+	1.9 (2.2)	0.3 (0.4)	+	+ - 7.2 non calculé	0.6 (1.6)
Cyanophyta	0.4 (0.4)	0.8 (1.1)	0.2 (0.2)	0.5 (0.7)	0.6 (0.6)	1.4 (1.1)	0.4 (0.5)	0.1 (0.2)	0.5 - + non calculé	0.1 (0.2)
Rhodophyta	74.5 (8.3)	39.6 (5.9)	22.8 (23.2)	18.7 (10.1)	27.1 (13.2)	54.4 (15.3)	48.4 (14.2)	23.1 (14.6)	87.8 - 53.7 non calculé	25.8 (18.8)
Fucophyceae	9.1 (1.7)	35.9 (5.1)	58.6 (21.4)	75.8 (12.5)	71.1 (13.1)	18.3 (13.5)	33.0 (18.8)	68.4 (21.0)	6.2 - 16.2 non calculé	42.1 (24.5)
Ulvoiphyceae	4.4 (2.4)	6.8 (2.3)	7.1 (7.2)	1.8 (1.1)	0.3 (0.7)	15.2 (15.8)	7.5 (3.2)	3.0 (5.8)	1.8 - 22.1 non calculé	30.6 (23.8)
Alg. indé- terminées	4.8 (6.2)	1.0 (0.6)	.	.	.
<i>Posidonia</i> <i>oceanica</i>	0.4 (0.4)	1.3 (0.6)	2.3 (2.1)	isolée	isolée	0.4 (0.4)	5.1 (4.3)	isolée	2.8 - + non calculé	isolée

Tableau
Types morphologiques dans la fraction algale.
Morphological types in the algal component.

Tableau
Grands groupes systématiques végétaux.
Main systematic groups of plants.

LT : Longueur Totale.

Tl: Total length.

+Di < 0,1 %.

* : pourcentages sans *P. oceanica*.

*: Percentages without *P. oceanica*.

Alg. gaz. : Algues gazonnantes.

Turf algae.

bursa (L.) C. Agardh, ou en lames adhérentes au substrat (Corallinales, Squamariaceae, Fucophyceae « ralfsioides », *Codium* spp.) échappent au broutage grâce à leur morphologie particulière. Les seuls taxons encroûtants consommés sont ceux qui possèdent un thalle assez « tendre » à bords libres (*Peyssonnelia squamaria*, *P. rubra* et *Cutleria adspersa*); nous les assimilons à des formes « dressées ». Dans nos trois régions, nous notons un élargissement du spectre trophique au cours de la vie de *S. salpa* : régime alimentaire à base d'algues épiphytes et/ou filamenteuses chez les jeunes, puis importance croissante des taxons dressés (tab. 2, fig. 1). Par ailleurs, les espèces filamenteuses et celles à thalles foliacés paraissent toujours très appréciées.

Dominance des grands groupes systématiques

Dans l'ensemble, les jeunes se nourrissent surtout de Rhodophyta (composante majeure de la flore épiphyte

et/ou gazonnante). Par la suite, l'alimentation s'oriente différemment suivant la région (tab. 3, fig. 2-4): vers les Fucophyceae, en Corse et à Port-Cros, vers les Fucophyceae et les Ulvophyceae dans les Bouches-du-Rhône.

C'est-à-dire, dans les deux cas, vers les éléments prépondérants de la strate dressée des phytocénoses photophiles infralittorales.

Taxons consommés

Afin d'alléger le texte, les tableaux bruts d'analyse des contenus digestifs (Verlaque, 1987) ne seront pas repris ici. Dans les tableaux 4 à 6, nous disposons les principales proies (arbitrairement: Di max $\geq 2\%$) en fonction de leur type architectural et en les classant selon l'ordre suivant:

— Rhodophyta

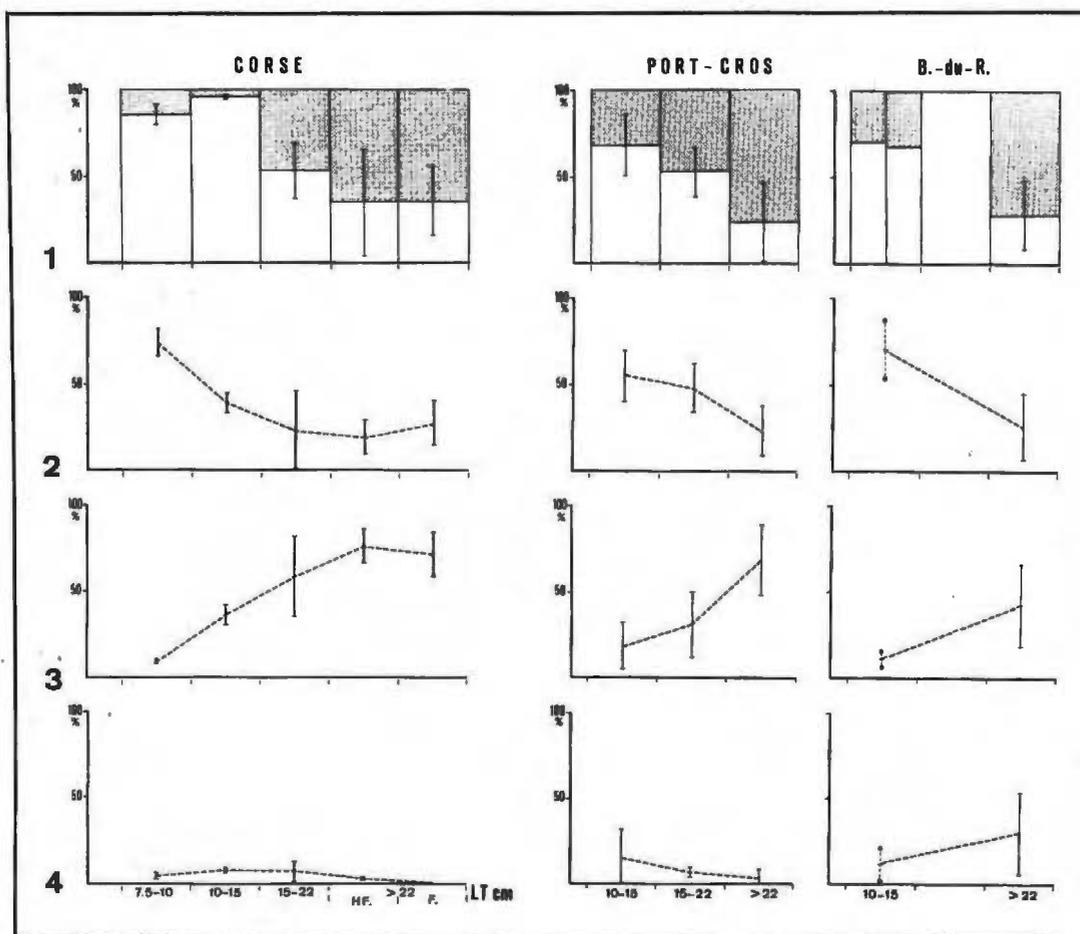


Figure 1-4

Composition des contenus digestifs de *Sarpa salpa* (L.) (Dominance moyenne $\pm s$).

Diet composition of *Sarpa salpa* (L.) (Mean percentage $\pm s$).

1
Principaux types structuraux dans la fraction algale ingérée:
— blanc: épiphytes et algues gazonnantes;
— grisé: algues dressées.

Main structural types in ingested algae:

— white: epiphytes and turf algae;
— hatched: upright algae.

2
Rhodophyta
Rhodophyta

3
Fucophyceae.
Fucophyceae.

4
Ulvophyceae,
Ulvophyceae.

- Fucophyceae (= Phaeophyceae)
- Ulvophyceae
- Diatomophyceae
- Cyanophyta

Pour chaque groupe taxinomique, de nombreux genres sont communs aux trois secteurs d'étude. Les plus importants (Di max ≥ 10 %) sont signalés par un astérisque (*).

Rhodophyta

Les algues Rouges les plus consommées, tant par les jeunes que par les adultes, appartiennent en majorité aux Ceramiales, groupe qualitativement prépondérant dans les phytocénoses infralittorales: *Acrosorium**, *Alsidium*, *Aphanocladia*, *Apoglossum*, *Bornetia*, *Brongnartella**, *Callithamnion*, *Ceramium**, *Chondria*, *Dasyopsis*, *Erythrocytis*, *Griffithsia*, *Halopitys*, *Herposiphonia**, *Hypoglossum*, *Laurencia**, *Lophosiphonia*, *Ophidocladus*, *Polysiphonia**, *Pterosiphonia**, *Rytiphloea**, *Spermothamnion*, *Spyridia**, *Vidalia**, *Wrangelia*.

Les autres Rhodophyta se répartissent comme suit:

- Acrochaetiales: *Audouinella*, *Rhodothamniella*;
- Bonnemaisoniales: "*Falkenbergia*";
- Corallinales: *Corallina** (*C. granifera*, à Port-Cros), *Jania*;
- Gelidiales: *Gelidium**, *Pterocladia*;
- Gigartinales: *Cryptonemia*, *Feldmannophycus*, *Gigartina**, *Grateloupia*, *Gymnogongrus*, *Halarachnion*, *Peyssonnelia*, *Phyllophora*, *Plocamium*, *Rhodophyllis*;
- Rhodymeniales: *Botryocladia*, *Champia*, *Chrysymenia*, *Chylocladia*, *Gastroclonium**, *Gloiocladia*, *Lomentaria*, *Rhodymenia*.

Fucophyceae

Exception faite des taxons encroûtants adhérent au substrat, *S. salpa* mange la plupart des algues Brunes de la zone subtidale. Compte tenu de leurs capacités limitées de broutage, les jeunes se nourrissent des espèces filamenteuses gazonnantes ou épiphytes appartenant aux genres suivants:

- Chordariales: *Castagnea**, *Nemacystus*;
 - Ectocarpales: *Ectocarpus*, *Feldmannia*, *Giffordia*, *Kuckuckia*;
 - Sphacelariales: *Discosporangium*, *Sphacelaria**.
- Au cours de leur croissance, ils étendent peu à peu leurs attaques aux Fucophyceae arbustives et arborescentes, plus coriaces:
- Dictyotales: *Dictyopteris**, *Dictyota**, *Dilophus**, *Padina**, *Taonia*;
 - Fucales: *Cystoseira**, *Sargassum*;
 - Sphacelariales: *Cladostephus**, *Halopteris*, *Stypocaulon**.

D'autres algues Brunes peuvent être consommées plus ponctuellement, notamment des espèces à développement saisonnier et, pendant la fraie, des algues de profondeur; nous citerons les genres:

- Arthrocladia**, *Asperococcus*, *Colpomenia**, *Cutleria*, *Elachista*, *Liebmannia**, *Nereia**, *Scytosiphon**, *Sperma-*

*tochnus**, *Sporochnus**, *Stictyosiphon*, *Zosterocarpus*.

Ulvophyceae

Dans cette Classe, les algues les plus broutées se rapportent aux genres suivants:

- Cladophorales: *Chaetomorpha*, *Cladophora*;
- Codiales: *Bryopsis*, *Codium**;
- Ulvales: *Enteromorpha**, *Ulva**.

En Corse, la faible proportion d'algues Vertes dans les phytocénoses photophiles infralittorales explique leur rareté dans les contenus digestifs. En revanche, dans la région de Marseille, ce groupe contribue pour une large part à l'alimentation de *S. salpa*, grâce à l'existence de vastes peuplements de *Codium vermilara* et au développement saisonnier d'Ulvales, notamment *Ulva rigida*, en hiver, et *Ulva olivescens*, en été. L'ingestion du *Codium* doit cependant être considérée avec prudence car les fragments avalés portent toujours un duvet dense et rose de *Rhodothamniella codii* (= *R. codicola* (Boergesen, Bidoux et Magne) qui pourrait bien accroître l'attractivité de l'algue. La Dominance des genres de Caulerpales (*Halimeda*, *Udotea*, *Pseudochlorodesmis*) n'excède jamais 3 % du contenu digestif.

Sélectivité du broutage

Nous qualifions d'«évitées» les algues qui, par leur forme, leur répartition et leur abondance, se rangent parmi les ressources trophiques potentielles des biotopes occupés par *S. salpa* et qui, malgré cela, restent toujours rares ou absentes dans ses contenus digestifs. Peu nombreuses, elles ne se rencontrent que chez les Rhodophyta (*Amphiroa*, *Asparagopsis*-«*Falkenbergia*», *Bonnemaisonia*, *Corallina*, *Galaxaura*, *Jania*, *Liagora*, *Plocamium*, *Sphaerococcus*) et les Ulvophyceae (*Acetabularia*, *Halimeda*, *Udotea*). Dans les régions riches en algues (Corse et Marseille), plusieurs représentants de ces genres sont, de toute évidence, ingérés accidentellement si l'on considère:

- leur Dominance faible (Di max ≤ 5 %) par rapport à leur abondance voire leur pullulation dans le milieu naturel («*Falkenbergia rufolanosa*», *Jania corniculata* et *Plocamium cartilagineum*, à Marseille, et *Corallina granifera* en Corse);
- la présence, sur les seuls fragments ingérés, d'épiphytes très appréciés par *S. salpa* (*Corallina elongata* couvert de Ceramiales, à Marseille).

La consommation élevée de *Corallina granifera* à Port-Cros semble résulter de la pauvreté du phytobenthos.

Les espèces dominantes de son alimentation représentent-elles un choix réel ou simplement une consommation plus ou moins aléatoire, en fonction de leur abondance sur le parcours du banc? Les observations *in situ* démontrent que *S. salpa* sélectionne ses proies avec discrimination. Ainsi, il dépense beaucoup d'énergie pour atteindre des biotopes difficiles d'accès (hydrodynamisme important, faible profondeur) où il recherche avidement:

- *Ceramium diaphanum*
- *C. rubrum*
- *Chondria boryana*

Tableau 4

Principales algues consommées par *S. salpa* en Corse (Di max).Main algae consumed by *S. salpa* in Corsica (Di max).

LT, cm	7.5 - 10	10 - 15
	<u>Ceramium spp. (54.0%)</u> <u>Polysiphonia spp. (9.2)</u> <u>Herposiphonia secunda (7.8)</u> <u>Chondria tenuissima (3.5)</u> <u>Callithamnion corymbosum (3.1)</u> <u>Erythrocystis montagnei (2.7)</u> <u>Chylocladia verticillata (2.5)</u> <u>Polysiphonia triplinata (2.5)</u>	<u>Ceramium spp. (34.4)</u> <u>Polysiphonia triplinata (11.0)</u> <u>Polysiphonia spp. (2.9)</u> <u>Audouinella daviesii (2.3)</u>
ALGUES EPIPHYTES ET/OU CAZONNANTES	<u>Castagnea spp. (5.8)</u> <u>Ectocarpaceae (3.8)</u> <u>Nemacystus ramulosus (3.5)</u>	<u>Castagnea spp. (35.2)</u> <u>Sphacelaria spp. (4.8)</u>
	<u>Cladophora spp. (6.7)</u>	<u>Cladophora spp. (8.9)</u> <u>Cladomorpha aerea (2.2)</u>
	<u>Diatomophyceae (3.6)</u>	<u>Diatomophyceae (26.4)</u>
	<u>Laurencia spp. (15.6)</u>	<u>Laurencia spp. (4.6)</u>
	<u>Padina pavonica (4.6)</u>	
ALGUES DRESSEES		

- *Cystoseira barbata*
- *C. compressa*
- *C. crinita*
- *C. stricta*
- *Enteromorpha* spp.
- *Gastroclonium clavatum*
- *Grateloupia filicina*
- *Gymnogongrus crenulatus*
- *Laurencia pinnatifida*

- *Liebmannia leveillei*
- *Polysiphonia fruticulosa*
- *Polysiphonia* spp.
- *Scytosiphon lomentarius*
- *Ulva rigidae*.

Il est aussi capable de prélever des espèces peu abondantes dans le milieu, comme le démontrent les petites algues Rouges, assez proches d'aspect (*Acrosorium*, *Apoglossum*, *Hypoglossum*, *Rhodophyllis*) que l'on

Castagnea spp. : *C. cylindrica*, *C. irregularis*, *C. mediterranea*.

Ceramium spp. : *C. ciliatum*, *C. circinatum*, *C. diaphanum*, *C. echinotum*, *C. fastigiatum*, *C. fastigiramosum*, *C. tenuissimum*.

Ectocarpaceae : *Feldmannia caespitula*, *F. globifera*, *Giffordia sandriana*, *Kuckuckia spinosa*.

Laurencia spp. : *L. microcladia*, *L. pinnatifida*.

Peyssonelia spp. : *P. rubra*, *P. squamaria*.

Sphacelaria spp. : *S. cirrosa*, *S. rigidula*, *S. tribuloides*.

15 - 22	22 (HORS FRAI)	22 (FRAI)
<i>Ceramium</i> spp. (21.7)	<i>Ceramium</i> spp. (11.9)	<i>Polysiphonia subulifera</i> (13.0)
<i>Acrosorium uncinatum</i> (12.0)	<i>Chylocladia verticillata</i> (3.8)	<i>Polysiphonia fruticulosa</i> (9.6)
<i>Dasyopsis plana</i> (9.7)	<i>Corallina granifera</i> (2.7)	<i>Spyridia filamentosa</i> (2.6)
<i>Chylocladia furcata</i> (8.1)	<i>Polysiphonia</i> spp. (2.6)	
<i>Polysiphonia tripinnata</i> (6.0)		
<i>P. subulifera</i> (3.9)		
<i>Herposiphonia secunda</i> (2.9)		
<i>Feldmannophycus rayssiae</i> (2.7)		
<i>Corallina granifera</i> (2.3)		
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (2.0)		
<i>Halarachnion ligulatum</i> (2.0)		
<i>Sphacelaria</i> spp. (63.8)	<i>Sphacelaria</i> spp. (45.4)	<i>Ectocarpus confervoides</i> (60.0)
Ectocarpaceae (31.8)	Ectocarpaceae (34.4)	<i>Dictyota linearis</i> (34.9)
<i>Castagnea</i> spp. (23.7)		<i>Sphacelaria cirrosa</i> (11.0)
		<i>Zosterocarpus cedogonium</i> (5.6)
		<i>Elachista intermedia</i> (9.8)
		<i>E. jakubae</i> (2.7)
		<i>Choristocarpus tenellus</i> (2.3)
<i>Enteromorpha flexuosa</i> (20.4)	<i>Cladophora</i> spp. (2.6)	
<i>Valoniopsis utricularis</i> (4.6)		
<i>Bryopsis</i> spp. (4.2)		
<i>Cladophora</i> spp. (3.7)		
Diatomophyceae (16.9)	Diatomophyceae (5.3)	
Cyanophyta (3.3)		Cyanophyta (2.0)
<i>Laurencia</i> spp. (17.5)	<i>Botryocladia botryoides</i> (4.8)	<i>Bronniartella byssoides</i> (42.0)
<i>Botryocladia botryoides</i> (9.0)	<i>Laurencia microcladia</i> (4.0)	<i>Vidua volubilis</i> (37.3)
<i>Cryptonemia lomatium</i> (4.5)	<i>L. pinnatifida</i> (3.9)	<i>Phyllophora nervosa</i> (6.6)
<i>Rhodomyenia ardissoni</i> (3.6)	<i>Gelidium latifolium</i> (3.8)	<i>Pterocladia capillacea</i> (3.3)
<i>Peyssonelia</i> spp. (2.3)	<i>Vidua volubilis</i> (2.9)	<i>Laurencia microcladia</i> (3.3)
<i>Chrysiomena verticosa</i> (2.1)	<i>Rytiphloea tinctoria</i> (2.4)	<i>Rytiphloea tinctoria</i> (3.2)
		<i>Rhodomyenia ardissoni</i> (2.6)
<i>Cystoseira balearica</i> & <i>compressa</i> (40.2)	<i>Dictyopteris membranacea</i> (43.9)	<i>Padina pavonica</i> (50.1)
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (22.7)	<i>Dilophus fasciata</i> (26.8)	<i>Dictyopteris membranacea</i> (35.0)
<i>Padina pavonica</i> (18.3)	<i>Cystoseira balearica</i> (19.9)	<i>Spermatochus paradoxus</i> (26.3)
<i>Dilophus fasciata</i> (10.5)	<i>Dictyota</i> sp. (16.5)	<i>Arthrocladia villosa</i> (26.0)
<i>Stylocaulon scoparium</i> (10.3)	<i>Stylocaulon scoparium</i> (14.4)	<i>Dilophus fasciata</i> (25.0)
<i>Halopteris filicina</i> (4.8)	<i>Padina pavonica</i> (12.9)	<i>Cystoseira balearica</i> (12.?)
<i>Dictyopteris membranacea</i> (4.5)	<i>Cystoseira compressa</i> (11.6)	<i>Sporochnus pedunculatus</i> (12.0)
<i>Dictyota</i> sp. (2.7)	<i>Sargassum flavifolium</i> (7.3)	<i>Claudestephus hirsutus</i> (11.3)
	<i>Halopteris filicina</i> (4.8)	<i>Nereia filiformis</i> (11.1)
	<i>Yonia atonaria</i> (3.4)	<i>Stylocaulon scoparium</i> (8.3)
		<i>Asterococcus turneri</i> (7.6)
		<i>Cystoseira cf. spinosa</i> (6.4)
		<i>Cutleria chilosa</i> (6.1)
		<i>Halopteris filicina</i> (5.2)
		<i>Sargassum</i> sp. (4.6)
		<i>Dictyota</i> sp. (4.0)
		<i>Stictosiphon adriaticus</i> (2.0)
<i>Udotea petiolata</i> (2.8)		

retrouve, sous forme de boulettes plurispécifiques, dans son estomac. Enfin, un dernier témoignage de son goût pour certaines algues nous est donné par la taille, parfois importante, des fragments avalés: morceau d'*Arthrocladia villosa* de 15 cm de longueur dans le tube digestif d'un spécimen adulte (LT: 31,8 cm, largeur de la bouche: 1 cm environ). Son broutage est d'autant plus sélectif que les ressources trophiques sont diversifiées.

En conclusion, lorsque le phytobenthos est riche, les végétaux dominants dans les contenus digestifs correspondent bien, selon nous, aux *preferenda* alimentaires de l'espèce.

Observations sur les phytocénoses algales

En raison de son comportement de brouteur diurne et de sa répartition, *S. salpa* exploite surtout les ressources infralittorales et notamment les communautés photophiles. Par ses attaques groupées et répétées, il contribue, dans une large mesure, à l'hétérogénéité de la végétation. La consommation des parties distales des thalles provoque un arasement du peuplement qui devient prostré et plus ou moins compact; c'est le cas, par exemple, pour les phytocénoses à:

— *Sphacelaria*, *Polysiphonia*, *Lophosiphonia*, *Corallina* et *Dictyotales*, en Corse;

Tableau 5

Principales espèces consommées par *Sarpa salpa* autour de l'île de Port-Cros (Var) (Di max).Main algae consumed by *Sarpa salpa* around Port-cros Island (Var) (Di max).*Ceramium* spp. : *C. ciliatum*, *C. circinatum*, *C. diaphanum*, *C. echionotum*, *C. fastigiatum*, *C. tenuissimum*.*Lophosiphonia* spp. : *L. cristata*, *L. subadunca*.*Castagnea* spp. : *C. cylindrica*, *C. irregularis*.*Sphacelaria* spp. : *S. cirrosa*, *S. rigidula*, *S. tribuloides*.Ectocarpaceae : *Feldmannia irregularis*, *F. sp.*, *Kuckuckia spinosa*.

LT,	cm	10 - 15	15 - 22	> 22	
ALGUES EPIPHYTES ET/OU GAZONNANTES		<u>Ceramium</u> spp. (30.0%) <u>Spyridia filamentosa</u> (19.4) <u>Gelidium crinale</u> (17.3) <u>Chylocladia verticillata</u> (10.6) <u>Polysiphonia fruticulosa</u> (6.5) <u>Griffithsia</u> sp. (5.2) <u>Polysiphonia</u> spp. (3.1) <u>Herposiphonia secunda</u> (3.0) <u>Alsidium helminthochorton</u> (2.6) <u>Polysiphonia opaca</u> (2.6) <u>Chondria curvilineata</u> (2.4) <u>Gelidium spathulatum</u> (2.4) <u>Lophosiphonia</u> spp. (2.1)	<u>Ceramium</u> spp. (13.0) <u>Gigartina acicularis</u> (9.8) <u>Herposiphonia secunda</u> (6.7) <u>Hypoglossum hypoglossoides</u> (6.5) <u>Gelidium crinale</u> (6.5) <u>Spermothamnion</u> sp. (5.2) <u>Feldmannophycus rayssiae</u> (4.1) <u>Spyridia filamentosa</u> (4.0) <u>Dasyopsis plana</u> (3.6) <u>Corallina granifera</u> (3.2) <u>Lophosiphonia scopulorum</u> (3.0) <u>Polysiphonia</u> spp. (2.6)	<u>Herposiphonia secunda</u> (19.7) <u>Spyridia filamentosa</u> (15.4) <u>Corallina granifera</u> (14.7) <u>Polysiphonia fruticulosa</u> (9.6) <u>Polysiphonia opaca</u> (8.5) <u>Gelidium crinale</u> (3.1) <u>Jania corniculata</u> (2.9) <u>Polysiphonia subulifera</u> (2.6) <u>Champia parvula</u> (2.4) <u>Ceramium</u> spp. (2.3)	
		<u>Castagnea</u> spp. (10.7) <u>Sphacelaria</u> spp. (7.4) <u>Discosporangium mesarthrocarpum</u> (6.0) <u>Ectocarpaceae</u> (3.1)	<u>Sphacelaria</u> spp. (9.4). <u>Ectocarpaceae</u> (3.0)	<u>Sphacelaria</u> spp. (15.4)	
		<u>Cladophora</u> spp. (3.4)	<u>Bryopsis</u> sp. (4.8) <u>Cladophora</u> spp. (3.9) <u>Pseudochlorodesmis furcellata</u> (3.0)	<u>Cladophora</u> spp. (9.3) <u>Bryopsis</u> sp. (3.9) <u>Chaetomorpha aerea</u> (3.1)	
		<u>Diatomophyceae</u> (4.2)			
		<u>Cyanophyta</u> (2.6)			
	ALGUES DRESSEES		<u>Laurencia microcladia</u> (14.0) <u>Gastroclonium clavatum</u> (11.0) <u>Laurencia pinnatifida</u> (7.0) <u>Chondria boryana</u> (5.6)	<u>Laurencia pinnatifida</u> (10.7) <u>L. microcladia</u> (9.8) <u>Rytiphloea tinctoria</u> (3.4)	<u>Rytiphloea tinctoria</u> (17.9) <u>Laurencia microcladia</u> (8.4) <u>L. pinnatifida</u> (5.1) <u>Corallina elongata</u> (4.9) <u>Peyssonnelia squamaria</u> (2.3) <u>Gelidium latifolium</u> (2.0)
			<u>Dictyota & Dilophus</u> spp. (14.4) <u>Cystoseira compressa</u> (5.9) <u>Dictyopteris membranacea</u> (4.7) <u>Cystoseira caespitosa & stricta</u> (3.1)	<u>Stypocaulon scoparium</u> (35.3) <u>Dictyota & Dilophus</u> spp. (18.9) <u>Cystoseira caespitosa & C. stricta</u> (8.0) <u>Padina pavonica</u> (5.7) <u>Dictyopteris membranacea</u> (4.6) <u>Cystoseira compressa</u> (3.4)	<u>Stypocaulon scoparium</u> (81.9) <u>Cystoseira caespitosa & stricta</u> (46.4) <u>Dictyota & Dilophus</u> spp. (32.9) <u>Cystoseira compressa</u> (24.3) <u>Padina pavonica</u> (10.4) <u>Cladostephus hirsutus</u> (10.0) <u>Cystoseira barbata</u> (8.3) <u>Taonia atomaria</u> (8.0) <u>Dictyopteris membranacea</u> (7.9) <u>Scytosiphon lomentaria</u> (2.2)
			<u>Ulva rigida</u> (33.3) <u>Enteromorpha</u> spp. (12.2)	<u>Ulva rigida</u> (4.3) <u>Enteromorpha</u> spp. (3.3)	<u>Ulva rigida</u> (6.9)

Tableau 6

Principales espèces consommées par *Sarpa salpa* dans le golfe de Marseille (Bouches-du-Rhône) (Di max).

Main algae consumed by *Sarpa salpa* in Marseille Gulf (Bouches-du-Rhône) (Di max).

Ceramium spp. : *C. ciliatum*, *C. diaphanum*, *C. echionotum*, *C. fastigiramosum*, *C. rubrum*, *C. tenuissimum*.

Ectocarpaceae : *Ectocarpus confervoides*, *Feldmannia caespitula*, *F. globifera*, *F. irregularis*, *F. sp.*, *Giffordia sp.*, *Kuckuckia spinosa*.

Sphacelaria : *S. cirrosa*, *S. rigidula*.

LT,	cm	10 - 15	22
		<i>Gigartina acicularis</i> (15.5) <i>Pterosiphonia spinifera</i> (15.2%) <i>Ceramium</i> spp. (10.3) <i>Bornetia secundiflora</i> (0.9) <i>Pterosiphonia pennata</i> (7.7) <i>Polysiphonia triplinnata</i> (7.5) <i>Polysiphonia fruticulosa</i> (5.5) <i>Polysiphonia opaca</i> (5.4)	<i>Polysiphonia fruticulosa</i> (15.9) <i>Acrosorium uncinatum</i> (13.7) <i>Ceramium</i> spp. (11.6) <i>Gigartina acicularis</i> (10.5) <i>Polysiphonia flocculosa</i> (9.6) <i>Pterosiphonia spinifera</i> (7.8) <i>Rhodothamniella codii</i> (7.3) <i>Wrangella penicillata</i> (5.5) <i>Aphanocladia stichidiosa</i> (5.3) "Falkenbergia rufolanosa" (4.5) <i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (4.0) <i>Rhodophyllis divaricata</i> (3.7) <i>Pterosiphonia pennata</i> (3.0) <i>Lomentaria clavellosa</i> (3.0) <i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (2.7) <i>Apoglossum ruscifolium</i> (2.3) <i>Herposiphonia secunda</i> (2.0) <i>Halodictyon mirabile</i> (2.0)
ALGUES EPIPHYTES ET/OU GAZONNANTES		<i>Ectocarpaceae</i> (9.7) <i>Sphacelaria</i> spp. (5.7)	<i>Ectocarpaceae</i> (19.9) <i>Sphacelaria</i> spp. (8.5)
		<i>Cladophora</i> spp. (29.1) <i>Bryopsis</i> sp. (3.3)	
		<i>Diatomophyceae</i> (7.2)	<i>Diatomophyceae</i> (5.2)
		***** <i>Gelidium latifolium</i> (8.2) <i>Laurencia pinnatifida</i> (7.5) <i>L. obtusa</i> & <i>L. paniculata</i> (5.9) <i>Haloptys incurvus</i> (5.0) <i>Polysiphonia flexella</i> (3.5) <i>Nyctiphoea tinctoria</i> (3.5)	***** <i>Laurencia obtusa</i> & <i>L. paniculata</i> (10.0) <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (7.2) <i>Corallina elongata</i> (7.2) <i>Laurencia pinnatifida</i> (6.0) <i>Gastroclonium clavatum</i> (5.8) <i>Phyllophora nervosa</i> (5.0) <i>Gelidium latifolium</i> (3.8) <i>Grateloupia filicina</i> (3.3) <i>Rhodymenia ardissoni</i> (2.6) <i>Plocamium cartilagineum</i> (2.6)
		<i>Stypocaulon scoparium</i> (2.2)	<i>Dictyota</i> spp. (62.2) <i>Cystoseira stricta</i> (61.6) <i>Dictyopteris membranacea</i> (29.9) <i>Padina pavonica</i> (26.4) <i>Cystoseira compressa</i> (23.1) <i>Colpomenia sinuosa</i> (20.0) <i>Cystoseira crinita</i> (15.0) <i>Stypocaulon scoparium</i> (13.9) <i>Liebmannia levelleii</i> (13.3) <i>Dilophus spiralis</i> (7.4) <i>Taonia atomaria</i> (6.0) <i>Cladostephus hirsutus</i> (5.1) <i>Cutleria adspersa</i> (3.8)
ALGUES DRESSEES		<i>Ulva rigida</i> (17.7) <i>Enteromorpha compressa</i> (3.7)	<i>Ulva olivescens</i> (95.3) <i>Codium vermilara</i> (38.6) <i>Ulva rigida</i> (32.9) <i>Enteromorpha compressa</i> (8.7) <i>Udotea petiolata</i> (2.2)

— *Gigartina acicularis*, *Gelidium* et diverses Ceramiales à Marseille

— *Cystoseira* à port buissonnant, signalées dans les Pyrénées-Orientales (Gros, 1978) et retrouvées dans nos trois régions.

L'incidence sur le phytobenthos semble atteindre un pic à la fin de l'été (septembre) dans les zones où se rassemblent les adultes avant leur descente sur les frayères. A cette époque, des étendues plus ou moins grandes, entre 0 et 10 m de profondeur environ, voient leur couverture végétale réduite à l'état d'un « gazon » algal très ras.

Parallèlement à son action sur la physionomie des peuplements, *S. salpa* nous paraît aussi capable d'in-

fluencer leur composition. Lorsque son broutage est modéré, la couverture phytobenthique photophile se caractérise, en effet, par sa richesse en espèces bien "armées" pour supporter son attaque grâce à certaines adaptations structurales et biologiques. Ce sont:

— un port gazonnant (*Aphanocladia*, *Ceramium*, *Feldmannophycus*, *Gelidiella*, *Gelidium*, *Gigartina*, *Herposiphonia*, *Lophosiphonia*, *Polysiphonia*, *Pterosiphonia*, *Sphacelaria*, *Cladophora*) ou cespiteux (*Cystoseira balearica*, *C. caespitosa*, *C. compressa*, *C. crinita*, *C. stricta*)

— une base rampante stolonifère (*Dilophus fasciola* var. *repens* (J. Agardh) Feldmann, *Padina pavonica* forme « *vaughaniella* »)

— de nombreuses zones de croissance et des frondes caduques (*Laurencia*, Dictyotales, *Cystoseira*)

— le nanisme. L'abondance des thalles nains, peu détectables, constitue même une des spécificités du phytobenthos méditerranéen; ils existent chez un grand nombre d'espèces (*Castagnea*, *Ceramium*, *Chondria*, *Chylocladia*, *Cladophora*, *Cystoseira*, Delesseriaceae, Ectocarpaceae, *Enteromorpha*, *Gastroclonium*, *Gelidium*, *Laurencia*, *Lomentaria*, *Nemacystus*, *Padina*, *Polysiphonia*, *Rhodophyllis*, *Ulva*). Le rôle de la prédation dans leur sélection est conforté par le fait que beaucoup d'entre elles atteignent une taille normale dans les biotopes non fréquentés par les brouteurs;

— un cycle de développement court « Ephemeral species ». Petites et capables de se reproduire très rapidement, ces éphémérophytes sont très bien préparées pour se perpétuer malgré la prédation.

Dans les secteurs à végétation réduite, le poisson dévore ses proies jusqu'à leur extrême base et contribue à la formation de faciès d'algues encroûtantes et filamenteuses où les seuls taxons dressés que l'on rencontre, appartiennent au groupe évité par le poisson.

Enfin, la répartition des principaux taxons consommés par *S. salpa* s'accorde assez bien avec la notion de biotope « refuge » (non soumis à la prédation). Les biotopes sciaphiles (sous-strate d'algues dressées, surplombs) où des espèces peuvent passer inaperçues grâce à diverses caractéristiques (forme, couleur, transparence), représentent un premier type de biotope « refuge » au sein du territoire exploité par les bancs. Nous y rencontrons beaucoup d'algues convoitées par le poisson (*Botryocladia botryoides*, *Cladophora* spp., diverses Delesseriaceae, *Dictyopteris membranacea*, *Dictyota* spp., *Pterocladia capillacea*). Les taxons « évités » peuvent constituer, dans une certaine mesure, un autre type de refuge. Ainsi en Corse, une proie de *S. salpa*, *Vidalia volubilis*, subsiste dans les biotopes superficiels grâce à une couverture de Corallinaceae épiphytes (*Corallina granifera* et *Jania* spp.) qui diminue son attractivité. A l'inverse, des algues normalement brouillées vivent souvent en épiphytes sur des hôtes « évités » (*Sphaerococcus coronopifolius* Stackhouse et *Corallina elongata*). Le broutage de *S. salpa* nous paraît suffisamment intense pour jouer aussi un rôle dans la distribution verticale des algues, comme le laisse entrevoir le développement d'espèces très attractives dans des biotopes inaccessibles: prolifération de *Ceramium*, *Chondria*, *Cystoseira*, *Enteromorpha*, *Grateloupia*, *Gymnogongrus*, *Laurencia*, *Polysiphonia*, *Ulva* dans la frange superficielle. Leur « descente » dans l'Infralittoral, observée dans les sites non visités par le poisson (lagunes, abris portuaires, cuvettes littorales...), étaye également cette hypothèse. Plusieurs Rhodophyta, communes dans les contenus digestifs du Sparidae, possèdent même une répartition bathymétrique discontinue: présentes près de la surface, elles se retrouvent dans l'Infralittoral inférieur et le Circalittoral, c'est-à-dire de part et d'autre de la zone occupée le plus souvent par *S. salpa*. Nous citerons *Botryocladia botryoides*, *Chylocladia verticillata*, *Polysiphonia fruticulosa*, *Spyridia filamentosa*, *Wrangelia penicillata*; notons que *C. verticillata* et *S. filamentosa* se rencontrent aussi dans l'Infralittoral supérieur mais seulement sous la forme de petits thalles épiphytes.

DISCUSSION

Comportement et spectre trophique de *Sarpa salpa*

Nos résultats confirment son comportement d'herbivore diurne très mobile (Joubert et Hanekom, 1980; Faggianelli et Cook, 1981; Gerking, 1984; Velimirov, 1984). En Afrique du Sud, à partir de 2,5 cm de longueur, *S. salpa* passe rapidement d'un régime carnivore, à base d'harpacticoïdes et d'amphipodes, à un régime microphage herbivore, dominé par les Diatomophyceae; son alimentation s'oriente ensuite vers les algues macroscopiques qui assurent 98 % du contenu digestif des spécimens de 12,5 à 15 cm (Christensen, 1978). L'ingestion de copépodes par les juvéniles a également été constatée en Méditerranée (Bini, 1968; Tortonese, 1975; Lasiak, 1986). Ce changement de comportement trophique au cours de la croissance (carnivore → herbivore ou omnivore) s'observe chez de multiples poissons brouteurs (Talbot, 1955; Vu-Tan-Tue, 1964; Albertini-Berhaut, 1973; Joubert et Hanekom, 1980; Stoner et Livingston, 1984; Rosecchi, 1985). Hormis quelques auteurs qui le rangent parmi les omnivores (Talbot, 1955; Peres, 1976; Mater, 1976), *S. salpa* est considéré, au stade adulte, comme un herbivore. A de rares exceptions près (Christensen, 1978; Joubert et Hanekom, 1980), les informations concernant son régime alimentaire se révèlent des plus succinctes et se limitent souvent à une liste spécifique sans indication d'abondance ou de fréquence dans les contenus digestifs. Les groupes dominants de végétaux varient suivant la région prospectée (Tab. 7). Parmi les taxons cités par Gourret (1892), Sauvageau (1920), Talbot (1955), Seoane-Camba (1965), Bombace et Ligreci (1973), Christensen (1978), Joubert et Hanekom (1980), Anato et Ktari (1983), Hutchings in Gerking (1984), Velimirov (1984) et Whitehead *et al.* (1984), nous avons recensé les genres suivants:

RHODOPHYTA: *Acrosorium*, *Arthrocardia*, *Centroceras*, *Ceramium*, *Champia*, *Corallina*, *Gelidium*, *Gigartina*, *Hypnea*, *Jania*, *Laurencia*, *Lomentaria*, *Polysiphonia*, *Polyzonia*, *Pterocladia*, *Pterosiphonia*, *Tayloriella*;

FUCOPHYCEAE: *Cladostephus*, *Cystoseira*, *Dictyopteris*, *Dictyota*, *Fucus*, *Sargassum*, *Sphacelaria*, *Stypocaulon*;

ULVOPHYCEAE: *Acetabularia*, *Caulerpa*, *Cladophora*, *Codium*, *Enteromorpha*, *Ulva*;

PHANEROGAMES: *Cymodocea*, *Posidonia*, *Ruppia*, *Zostera*.

Groupes	Localités	Références
RHODOPHYTA	Afrique du Sud	CHRISTENSEN, 1978 JOUBERT et HANEKOM, 1980
ULVOPHYCEAE	Afrique du Sud	TALBOT, 1955 CHRISTENSEN, 1978
FUCOPHYCEAE	Méditerranée Turquie	MATER, 1976
PHANEROGAMES	Méditerranée Turquie	MATER, 1976
	Afrique du Sud	TALBOT, 1955
	Méditerranée Tunisie	ANATO et KTARI, 1983
	Corse	VELIMIROV, 1984

Tableau 7

Groupes systématiques dominants dans l'alimentation de *S. salpa* adulte.

Predominant systematic groups of diet of adults S. salpa.

La voracité du poisson, vis-à-vis de *Laurencia pinnatifida* et d'*Ulva*, est bien connue des pêcheurs qui les utilisent comme appâts (Sauvageau, 1920; Centelles, 1979; Faggianelli et Cook, 1981).

En Méditerranée occidentale, *S. salpa* consomme la plupart des algues non-encroûtantes des phytocénoses infralittorales. Parmi les genres précédents, tous ceux représentés dans cette mer ont été retrouvés dans les contenus digestifs. Son régime alimentaire évolue avec la croissance, en relation avec l'augmentation simultanée de l'amplitude verticale de sa répartition et de ses capacités de préhension (taille et efficacité de ses mâchoires) qui lui donne accès à des ressources de plus en plus variées (fig. 5):

— les juvéniles (LT: 1-5 cm), carnivores planctonophages, restent en pleine eau:

— les jeunes (LT: 5-10 cm) broutent, entre 0 et 2 m de profondeur environ, les phytocénoses gazonnantes photophiles des substrats rocheux dominées par les Rhodophyta

— les *S. salpa* de taille moyenne (LT: 10-22 cm), s'alimentent, entre 0 et 5-6 m de profondeur, à la fois sur roche, avec une prédilection croissante pour les

algues dressées, et dans les herbiers de *P. oceanica* (ingestion d'épiphytes)

— en dehors de la fraie, les spécimens de LT > 22 cm exploitent le phytobenthos, notamment les algues arbustives et arborescentes (Fucophyceae, Ulvophyceae), jusqu'à une vingtaine de mètres de profondeur; les plus grands individus (LT > 30 cm environ) peuvent aussi se nourrir de feuilles de *Posidonia*

— en période de reproduction, les géniteurs descendent vers 45 m et mangent les algues (Fucophyceae et Rhodophyta) des phytocénoses rhéophiles apparentées au *Cystoseiretum zosteroidis*, Giaccone

Les taxons « évités » possèdent tous des caractéristiques impliquées, en zone tropicale, dans les mécanismes de lutte contre le broutage: production de calcaire ou de métabolites secondaires (cétones halogénées, terpènes, et autres composés halogénés) à effets dissuasifs sur les herbivores (« structural and chemical defenses » *sensu* Hay, 1984) (Fenical, 1975; Ragan, 1981; Norris et Fenical, 1982; Littler *et al.*, 1983 *a et b*; Ragan et Glombitza, 1986) (tab. 8). L'une ou l'autre de ces particularités, voire les deux (beaucoup d'algues calcifiées possèdent également des défenses chimiques, Paul et Hay, 1986),

Figure 5

Répartition bathymétrique des bancs de *Sarpa salpa* (L.) et phytocénoses benthiques exploitées.

Bathymetric distribution of schools of Sarpa salpa (L.) and foraged benthic phytocenosis.

1 : Juveniles (LT = 1-5 cm, d'après Christensen, 1978).

Juveniles (LT = 1-5 cm, according to Christensen, 1978).

2 : Jeune (LT = 5-10 cm).

Young fishes (LT = 5-10 cm).

3 : Poissons de taille moyenne (LT = 10-22 cm).

Mean-size fishes (LT = 10-22 cm).

4 : Poissons de grande taille (LT > 22 cm).

Large fishes (LT > 22 cm).

F.I. : Fraie infralittorale.

Infralittoral Fringe.

G. ph. : « gazon » algal photophile superficiel.

Photophilous superficial algal turf.

A. ph. : Algues photophiles de mode relativement calme.

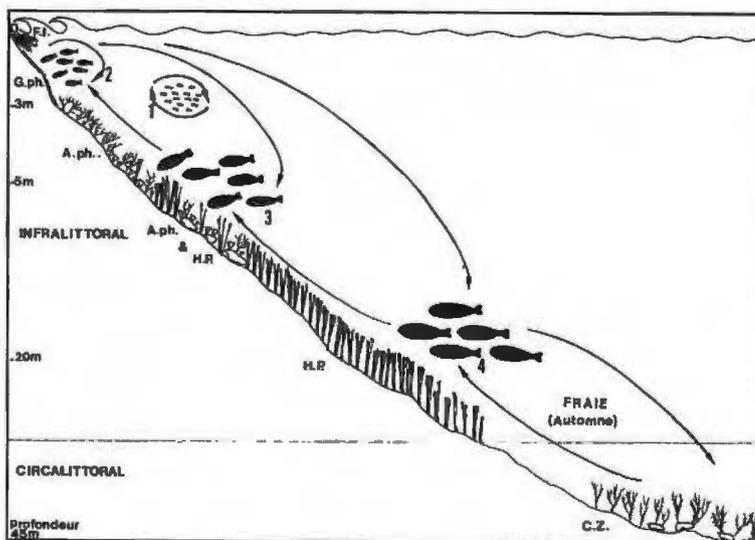
Photophilous algae of relatively quiet environment.

H.P. : Herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile.

Posidonia oceanica (L.) Delile beds.

C.Z. : *Cystoseiretum zosteroidis* Giaccone.

Cystoseiretum zosteroides Giaccone.



se trouvent sans doute à l'origine de la réaction d'évitement de *S. salpa*. Sur le littoral atlantique espagnol (Cadix), *Asparagopsis armata* Harvey et *Plocamium cartilagineum* sont également négligés par le Sparidae (Seoane-Camba, 1965). Des genres qui possèdent d'autres métabolites secondaires (polyphénols et composés azotés, par exemple) (*Caulerpa*, *Dictyota*, *Lawencia*, *Sargassum*) se rangent malgré tout dans le groupe des végétaux «appréciés» par *S. salpa*. C'est le cas, en Tunisie, pour *Caulerpa prolifera* (obs. pers.), le poisson est alors réputé toxique (Whitehead *et al.*, 1984-1986) ou hallucinogène. Ces genres interviennent aussi dans l'alimentation d'autres poissons (Lundberg, 1980; Littler *et al.*, 1983 *a* et *b*; Hay, 1984; Lewis, 1985).

La sélectivité de l'alimentation décroît avec la réduction des ressources trophiques. Les adultes, brouteurs de frondes («browsers» *sensu* Ogden, 1976) dans les zones riches en végétaux (Marseille, Corse), tendent à adopter un comportement de racleur omnivore («grazer» *sensu* Ogden, 1976) lorsque la couverture algale est rase (Port-Cros). L'élargissement du spectre trophique, consécutif à un appauvrissement du milieu, est un phénomène fréquent surtout chez des animaux voraces comme *S. salpa*.

Tableau 8

Genres d'algues évitées ou peu consommées par *S. salpa* et types de substances produites.

Algal genera avoided or poorly ingested by S. salpa and categories of produced substances.

Production de	calcaire	métabolites secondaires
Rhodophyta	Helminthocladiaceae - <i>Liagora</i>	Bonnemaisoniaceae - <i>Asparagopsis</i> & "Falkenbergia"
	Chaetangiaceae - <i>Galaxaura</i>	- <i>Bonnemaisonia</i>
	Corallinaceae - <i>Amphiroa</i>	Plocamiaceae - <i>Plocamium</i>
	- <i>Corallina</i>	Sphaerococcaceae - <i>Sphaerococcus</i>
	- <i>Jania</i>	
Ulvoephyceae	Acetabulariaceae - <i>Acetabularia</i>	Udoteaceae - <i>Halimeda</i> - <i>Udotea</i>

Incidence de *Sarpa salpa* sur la genèse du phytobenthos

En Méditerranée, *S. salpa* semble jouer un rôle prépondérant dans la différenciation du couvert algal. Les attaques répétées et localisées de nombreux individus provoquent un arasement, plus ou moins sévère, de la végétation. Des observations analogues ont été réalisées dans les herbiers de *P. oceanica* où des parcelles complètement tondues jouxtent d'autres, en apparence, épargnées (Laborel-Deguen et Laborel, 1977; Velimirov, 1984; Verlaque obs. pers.). Le phénomène peut être spectaculaire, à la fin de l'été, juste avant la reproduction.

Les caractéristiques des algues broutées ou évitées nous incitent à penser qu'à l'instar des poissons herbivores et omnivores des mers tropicales, *S. salpa* influence également la composition et la distribution des phytocénoses, en particulier lorsque son broutage reste modéré. L'exploitation sélective des ressources algales par le poisson entraîne, selon nous, la régression des espèces

préférées et la multiplication d'autres, mieux adaptées pour résister à la prédation (défenses structurales et chimiques). L'élimination des algues dressées (Dictyotales, Fucales, Sphacelariales, Ulvales) par *S. salpa* favorise l'extension d'espèces moins compétitives, encroûtantes ou gazonnantes (concepts de «grazer-dependent» et «grazer-tolerant species» Ogden et Lobel, 1978; Littler et Littler, 1980). De même, la sélection de formes naines constatée chez de nombreux taxons appréciés par le poisson et la «miniaturisation» subséquente des phytocénoses photophiles infralittorales méditerranéennes pourraient résulter, pour une large part, de l'intensité de la prédation (= «size escape» *sensu* Lubchenco et Gaines, 1981 et Gaines et Lubchenco, 1982). Enfin, la localisation des algues vulnérables au broutage dans des biotopes «refuges» trouve des exemples équivalents dans les mers tropicales (localisation dans la frange superficielle: Adey, 1975; Ste-neck et Adey, 1976; Hoek *et al.*, 1978; Hay, 1981 *a*; Hay *et al.*, 1983; distribution verticale discontinue: Hay, 1981 *a*; Tribble, 1981; association avec un taxon évité: Littler *et al.*, 1986). Ces considérations s'appuient sur les résultats obtenus avec *S. salpa*, qu'en est-il des autres poissons brouteurs de Méditerranée?

Influence des autres poissons sur le phytobenthos méditerranéen

Le nombre et le degré de spécialisation des poissons brouteurs, s'avèrent beaucoup plus faibles en Méditerranée que dans les mers chaudes. D'après les travaux de Talbot (1955), Vu-Tan-Tue (1964), Gibson (1968, 1972), Hickling (1970), Odum (1970), Vegas-Velez (1972), Albertini-Berhaut (1973), Gurgel et Vegas (1973), Tortonese (1975), Farrugio (1976), Zander et Heymer (1977), Joubert et Hanekom (1980), Lundberg (1980), Carvalho (1982), Bell et Harmelin-Vivien (1983), Cottiglia *et al.* (1983), Whitehead *et al.* (1984-1986), Rosecchi (1985), Jardas *et al.* (1986), Seret et Opic (1986), Zander (1986), Fischer *et al.* (1987), Fredj et Maurin (1987) et nos observations personnelles, nous avons inventorié dans cette mer 48 espèces (nomenclature d'après Whitehead *et al.*, 1984-1986) pouvant posséder, à un stade de leur développement, une fraction végétale notable dans leurs contenus digestifs:

Blenniidae :

Aidablennius sphynx (Valenciennes, 1836).

Coryphoblennius galerita (Linnaeus, 1758).

Lipophrys adriaticus (Steindachner et Kolombatovic, 1883).

L. canevoi (Vinciguerra, 1880)

L. dalmatinus (Steindachner et Kolombatovic, 1883)

L. nigriceps nigriceps (Vinciguerra, 1883)

L. pavo (Risso, 1810)

L. pholis (Linnaeus, 1758)

L. trigloides (Valenciennes, 1836).

Parablennius gattorugine (Brünnich, 1768)

P. incognitus (Bath, 1968)

P. rouxi (Cocco, 1833)

P. sanguinolentus (Pallas, 1811)

P. zvonimiri zvonimiri (Kolombatovic, 1892)

Centracanthidae :

Spicara maena (Linnaeus, 1758).

- Spicara smaris* (Linnaeus, 1758)
- Gadidae :
- Gaidropsarus mediterraneus* (Linnaeus, 1758)
- Gobiidae :
- Gobius auratus* Risso, 1810
G. bucchichi Steindachner, 1870
G. cobitis Pallas, 1811
G. vittatus Vinciguerra, 1883
Thorogobius ephippiatus (Lowe, 1839)
- Hemiramphidae :
- Hemiramphus far* (Forsskål, 1775)*
- Kyphosidae :
- Crenidens crenidens* (Forsskål, 1775)*
Kyphosus sectator (Linnaeus, 1766)
- Labridae :
- Symphodus melops* (Linnaeus, 1758)
- Monacanthidae :
- Stephanolepis diaspros* Fraser-Brünner, 1940
- Mugilidae :
- Chelon labrosus* (Risso, 1826)
Liza aurata (Risso, 1810)
L. ramada (Risso, 1826)
L. saliens (Risso, 1810)
Mugil cephalus Linnaeus, 1758
- Scaridae :
- Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758)
- Sciaenidae:
- Sciaena umbra* Linnaeus, 1758
Umbrina cirrosa (Linnaeus, 1758)
- Siganidae :
- Siganus luridus* (Rüppell, 1828)*
S. rivulatus (Forsskål, 1775)*
- Sparidae :
- Boops boops* (Linnaeus, 1758)
Diplodus annularis (Linnaeus, 1758)
D. cervinus (Lowe, 1841)
D. puntazzo (Cetti, 1777)
D. sargus sargus (Linnaeus, 1758)
Oblada melanura (Linnaeus, 1758)
Pagellus acarne (Risso, 1826)
Sarpa salpa (Linnaeus, 1758)
Sparus aurata Linnaeus, 1758
Spondylisoma cantharus (Linnaeus, 1758)
- Tripterygiidae :
- Tripterygion delaisi* Cadenat et Blache, 1971
 ssp. *xanthosoma* Zander et Heymer, 1971
- (* : immigrants par le canal de Suez)

L'ingestion de plantes est sans doute accidentelle chez plusieurs de ces poissons. Seuls, *Parablennius sanguinolentus*, *Crenidens crenidens*, *Hemiramphus far*, *Kyphosus sectator*, *Sarpa salpa*, *Sparisoma cretense*, *Siganus luridus* et *S. rivulatus* semblent être, à leur stade adulte, de grands consommateurs de végétaux macroscopiques. Egalement herbivore, *Mugil cephalus* se distingue par un régime microphage détritivore à base de microflore benthique et de détritrus végétaux (Odum, 1970). Les autres se rangent plutôt parmi les omnivores (compte tenu des données très partielles concernant leur alimentation). Cette liste est probablement incomplète, en particulier pour les petites espèces littorales (Blenniidae

et Gobiidae) dont le régime alimentaire reste inconnu. En Méditerranée orientale, Lundberg (1980) a obtenu des résultats similaires aux nôtres, avec un autre poisson consommateur de frondes (« browser ») : *Siganus rivulatus*. Les peuplements broutés se caractérisent par la prolifération d'algues filamenteuses à cycle court et par la présence d'espèces « évitées » (taxons calcifiés et Fucophyceae coriaces: défenses structurales). Les algues les plus recherchées se rencontrent, quant à elles, dans des biotopes « refuges » d'accès difficile (platiers superficiels). En revanche, l'auteur n'a mis en évidence aucune défense chimique.

S. rivulatus et d'autres espèces brouteuses ne se rencontrent pas dans le bassin méditerranéen occidental, néanmoins les ressources végétales y sont exploitées, non seulement par de grandes populations de *S. salpa* mais aussi par de nombreux autres poissons dont l'incidence reste quasiment méconnue. La présence de matériel végétal dans le tube digestif de divers Sparidae, a souvent été qualifiée d'accidentelle. Or, en l'absence d'un examen détaillé des plantes ingérées, la possibilité d'une consommation intentionnelle ne doit pas être exclue.

Ainsi, dans les contenus digestifs de *Diplodus annularis*, nous avons observé des boulettes composées exclusivement d'algues très recherchées par *S. salpa* (Delesseriaceae, *Dictyopteris membranacea*, *Gloiocladia furcata*, *Laurencia*) (Port-Cros, Houry, 1987). De même, en Adriatique, les genres : *Ceramium*, *Chondria*, *Cladophora*, *Enteromorpha* et *Polysiphonia*, constituent l'essentiel de l'alimentation des jeunes de cette espèce (Jardas *et al.*, 1986). Selon Sauvageau (1920), l'utilisation de *Laurencia pinnatifida*, comme appât, permettrait la capture de trois espèces de *Diplodus*. Le peuplement algal pourrait donc être influencé par *S. salpa* mais aussi par l'intensité et la sélectivité de la prédation d'autres représentants de l'Ichthyofaune. Des conclusions analogues ont été émises, en Afrique du Sud, par Joubert et Hanekom (1980). L'étude du comportement trophique de chaque espèce et l'expérimentation *in situ* (utilisation de cages, transplantations de végétaux) devraient permettre de tester cette hypothèse.

CONCLUSION

En raison de l'importance de ses populations, des caractéristiques de son comportement et enfin de l'intensité et de la sélectivité de son broutage, *Sarpa salpa* apparaît comme un des agents prépondérants de différenciation du phytobenthos. Dans un travail précédent (Verlaque, 1988), nous avons insisté sur le rôle « clé » de l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lmck) au sein de l'Infralittoral, il s'avère que *S. salpa* et probablement d'autres poissons (Sparidae, notamment) jouent aussi un rôle capital dans le fonctionnement de l'écosystème côtier. En Méditerranée, la très grande richesse en algues naines et en Ephémérophyces des phytocénoses infralittorales semble directement liée à la prédation intense par l'Ichthyofaune. De façon plus générale, la végétation marine de cette région présente des analogies évidentes avec celle, fortement conditionnée par les brouteurs, des récifs

tropicaux. Par sa composition spécifique, ses affinités biogéographiques et ses relations avec la faune, elle s'apparente beaucoup plus à celle d'une mer chaude dépourvue de formations coralliennes qu'à celle des côtes océaniques tempérées. Trop longtemps négligés par les scientifiques, les paramètres biotiques (compétition, coopération et prédation) devraient être pris en considération dans toute étude phytobenthique en Méditerranée, au même titre que l'environnement physico-chimique. Ces problèmes ouvrent un large champ d'investigation et d'expérimentation tant au niveau de l'échelon primaire qu'au niveau de ses consommateurs.

Principales algues macroscopiques consommées par *S. salpa* dans les → secteurs étudiés (Di max \geq 2%).
Main macroalgae ingested by *S. salpa* in the → investigated areas (Di max \geq 2%).

RHODOPHYTA :

Acrosorium uncinatum (Turner) Kylin.
Alsidium helminthochorton (La Tourette) Kützing.
Aphanocladia stichidiosa (Funk) Ardré.
Apoglossum ruscifolium (Turner) J. Agardh.
Rhodothamniella codii (Crouan & Crouan) Feldmann.
Audouinella daviesii (Dillwyn) Woelkerling.
Bornetia secundiflora (J. Agardh) Thuret.
Botryocladia botryoides (Wulfen in Jacquin) Feldmann.
Brongniartella byssoides (Goodenough & Woodward) Schmitz.
Callithamnion corymbosum (Smith) Lyngbye.
Ceramium ciliatum (Ellis) Ducluzeau.
Ceramium circinatum (Kützing) J. Agardh.
Ceramium diaphanum (Lightfoot) Roth.
Ceramium echionotum J. Agardh.
Ceramium fastigiramosum Boo & Lee f. *flaccidum* Peters. ex Børgesen.
Ceramium flaccidum (Harv. ex Kütz.) Ardissonne = *C. byssoides* Harv.
Ceramium rubrum (Hudson) C. Agardh.
Ceramium tenuissimum (Lyngbye) J. Agardh.
Champia parvula (C. Agardh) Harvey.
Chondria boryana (De Notaris ex J. Agardh) De Toni.
Chondria curvilineata Collins & Hervey.
Chrysomenia ventricosa (Lamouroux) J. Agardh.
Chylocladia verticillata (Lightfoot) Bliding.
Corallina elongata Ellis & Solander.
Corallina granifera Ellis & Solander.
Cryptonemia lomation (Bertoloni) J. Agardh.
Dasyopsis plana (C. Agardh) Zanardini.
Erythrocytis montagnei (Derbès & Solier ex Derbès) Silva
 « *Falkenbergia rufolanosa* (Harv.) Schm. in Engl. & Prantl » stadium.
Feldmannophycus raysiae (Feld. & Feld.) Augier & Boudouresque.
Gastroclonium clavatum (Roth) Ardissonne.
Gelidium crinale (Turner) Lamouroux.
Gelidium latifolium (Greville) Bornet.
Gelidium spathulatum (Kützing) Bornet.
Gigartina acicularis (Roth) Lamouroux.
Gloiocladia furcata (C. Agardh) J. Agardh.
Grateloupia filicina (Lamouroux) C. Agardh.
Griffithsia spp.
Gymnogongrus crenulatus (Turner) J. Agardh.
Halarachnion ligulatum (Woodward) Kützing.
Halodictyon mirabile Zanardini.
Halopithys incurvus (Hudson) Batters.
Herposiphonia secunda (C. Agardh) Ambronn.
Hypoglossum hypoglossoides (Stackhouse) Collins & Hervey.
Jania corniculata (Linnaeus) Lamouroux.
Laurencia microcladia Kützing.
Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux.
Laurencia paniculata (C. Agardh) J. Agardh.
Laurencia pinnatifida (Gmelin) Lamouroux.
Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon.
Lophosiphonia cristata Falkenberg.
Lophosiphonia scopulorum (Harvey) Womersley.
Lophosiphonia subadunca (Kützing) Falkenberg.

Remerciements

Ces recherches ont été menées sous l'égide du Comité scientifique de la Réserve Naturelle de Scandola. Elles ont bénéficié d'un financement conjoint du Ministère chargé de l'Environnement et la Région Corse. Nous remercions les membres du Parc Naturel Régional de Corse pour leur aide au cours de nos missions ainsi que le Parc National de Port-Cros pour son autorisation de pêche.

Ophidocladus simpliciusculus (Crouan & Crouan) Falkenberg.
Peyssonnelia rubra (Greville) J. Agardh.
Peyssonnelia squamaria (Gmelin) Decaisne.
Phyllophora nervosa (De Candolle) Greville ex J. Agardh.
Plocamium cartilagineum (Linnaeus) Dixon.
Polysiphonia flexella J. Agardh.
Polysiphonia flocculosa Kützing.
Polysiphonia fruticulosa (Wulfen in Jacquin) Sprengel.
Polysiphonia opaca (C. Agardh) Zanardini.
Polysiphonia subulifera (C. Agardh) Harvey.
Polysiphonia tripinnata J. Agardh.
Polysiphonia spp.
Pterocladia capillacea (Gmelin) Bornet ex Bornet & Thuret.
Pterosiphonia pennata (Roth) Falkenberg.
Pterosiphonia spinifera (Kützing) Ardré.
Rhodophyllis divaricata (Stackhouse) Papenfuss.
Rhodymenia ardissoni J. Feldmann.
Rytiphloea tinctoria (Clemente) C. Agardh.
Spermothamnion spp.
Spyridia filamentosa (Wulfen) Harvey in Hooker.
Vidalia volubilis (Linnaeus) J. Agardh.
Wrangelia penicillata C. Agardh.

FUCOPHYCEAE :

Arthrocladia villosa (Hudson) Duby.
Asperococcus turneri (Smith) Hooker.
Castagnea cylindrica Sauvageau.
Castagnea irregularis Sauvageau.
Castagnea mediterranea (Kützing) Hauck.
Choristocarpus tenellus (Kützing) Zanardini.
Cladostephus hirsutus (L.) Boud. & Perret ex Boudouresque & al.
Colpomenia sinuosa (Mertens ex Roth) Derbès & Solier in Castagne.
Cutleria adpersa (Mertens ex Roth) De Notaris.
Cutleria chilosa (Falkenberg) Silva = *C. monoica* Ollivier.
Cystoseira balearica Sauvageau.
Cystoseira barbata J. Agardh.
Cystoseira caespitosa Sauvageau.
Cystoseira compressa (Esper) Gerloff & Nizamuddin.
Cystoseira crinita (Desfontaines) Duby.
Cystoseira spinosa Sauvageau ?
Cystoseira stricta (Montagne) Sauvageau.
Dictyopteris membranacea (Stackhouse) Batters.
Dictyota linearis (C. Agardh) Greville.
Dictyota spp.
Dilophus fasciola (Roth) Howe.
Dilophus spiralis (Montagne) Hamel.
Discosporangium mesarthrocarpum (Meneghini) Hauck.
Ectocarpus siliculosus (Dill.) Lyngbye.
Elachista intermedia Crouan & Crouan.
Elachista jakubae Ercegovic.
Feldmannia caespitula (J. Agardh) Knoepffler-Péguy.
Feldmannia globifera (Kützing) Hamel.
Feldmannia irregularis (Kützing) Hamel.
Feldmannia spp.
Giffordia sandriana (Zanardini) Hamel.
Giffordia spp.
Halopteris filicina (Grateloup) Kützing.
Kuckuckia spinosa (Kützing) Kuckuck.
Liebmannia leveillei J. Agardh.
Nemacystus ramulosus Derbès & Solier.
Nereia filiformis (J. Agardh) Zanardini.
Padina pavonica (Linnaeus) Thivy.
Sargassum flavifolium Kützing.

Sargassum sp.
Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link.
Spermatochnus paradoxus (Roth) Kützing.
Sphacelaria cirrosa (Roth) C. Agardh.
Sphacelaria rigidula Kützing.
Sphacelaria tribuloides Meneghini.
Sporochnus pedunculatus (Hudson) C. Agardh.
Stictosiphon adriaticus Kützing.
Stypocaulon scoparium (Linnaeus) Kützing.
Taonia atomaria (Woodward) J. Agardh.
Zosterocarpus oedogonium (Meneghini ex Kützing) Bornet.

ULVOPHYCEAE :

Bryopsis spp.

Caulerpa prolifera (Forsskal) Lamouroux.
Chaetomorpha aerea (Goodenough ex Dillwyn) Kützing.
Cladophora spp.
Codium vermilara (Olivi) Delle Chiaje.
Enteromorpha compressa (Linnaeus) Greville.
Enteromorpha flexuosa (Wulfen ex Roth) J. Agardh.
Enteromorpha sp.
Pseudochlorodesmis furcellata (Zanardini) Børgesen.
Udotea petiolata (Turra) Børgesen.
Ulva olivescens Danggaard.
Ulva rigida C. Agardh.
Valonia utricularis (Roth) C. Agardh.

RÉFÉRENCES

- Adey W. H. (1975). The algal ridges and coral reefs of St-Croix. Their structure and holocene development. *Atoll Res. Bull.*, **187**, -67.
- Albertini-Berhaut J. (1973). Biologie des stades juvéniles de Téléostéens Mugilidae *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. I. Régime alimentaire. *Aquaculture*, **2**, 251-266.
- Anato C. B. et M. H. Ktari (1983). Régime alimentaire de *Boops boops* (Linné 1758) et de *Sarpa salpa* (Linné 1756), poissons téléostéens Sparidés du Golfe de Tunis. *Rapp. P.-V. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **28**, (5), 33-34.
- Bell J. D. and M. Harmelin-Vivien (1983). Fish fauna of french mediterranean *Posidonia oceanica* meadows. 2. Feeding habits. *Téthys*, Fr., **11**, (1), 1-14.
- Bernstein B. B. and N. Jung (1979). Selective pressures and coevolution in a kelp canopy in southern California. *Ecol. Monogr.*, **49**, 335-355.
- Bini G. (1968). *Atlante des pesci delle coste italiane IV*. Mondo Sommerso édité.
- Bombace G. et Ligreci F. (1973). Corrélations trophiques entre les organismes benthiques et diverses espèces de poissons bathynectoniques et pélagiques. *Journées Ichthyol., Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, 157-162.
- Carvalho F. P. (1982). Éthologie alimentaire de trois poissons Blenniidae de la côte portugaise. *Bolm. Soc. portug. Cienc. nat.*, **21**, 31-43.
- Centelles J. (1979). *Les dedans de la mer Méditerranée d'hier et d'aujourd'hui*. Imp. Sofreix, Perpignan, 317 p.
- Choat J. H. (1982). Fish feeding and the structure of benthic communities in temperate waters. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **13**, 423-449.
- Christensen M. S. (1978). Trophic relationships in juveniles of three species of sparid fishes in the South African marine littoral. *Fishery Bull.*, **76**, (2), 389-401.
- Cottiglia M., M. L. Tagliasacchi-Masala et E. Serra (1983). Relations trophiques dans une lagune littorale tyrrhénienne. 2. Réseaux basés sur le phytobenthos et les détritus. *Rapp. P.-V. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **28**, (6), 151-153.
- Faggianelli D. J. et E. Cook (1981). *Contribution à l'étude de l'écologie de la saupe (Sarpa salpa L.) sur la côte occidentale de la Corse*. Rapp. Ingénieur Univ. Sci. et Techn. Languedoc, 92 p.
- Farrugio H. (1976). Premières observations sur le régime alimentaire des muges des lacs tunisiens. *Rapp. P.-V. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **23**, (8), 45-46.
- Fenical W. (1975). Halogenation in the Rhodophyta: a review. *J. Phycol.*, **11**, 245-259.
- Fischer W., M. L. Bauchot et M. Schneider (1987). *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. II. Vertébrés*. Accord FAO et Commn. Communautés europ., FAO Publ., Rome, 761-1530.
- Fredj G. et C. Maurin (1987). Les poissons dans la banque de données Medifaune; application à l'étude des caractéristiques de la faune Ichthyologique méditerranéenne. *Cybium*, **11**, (3), 218-299.
- Gaines S. D. and Lubchenco J. (1982). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. II. Biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **13**, 111-138.
- Gerking S. D. (1984). Assimilation and maintenance ration of an herbivorous fish, *Sarpa salpa*, feeding on a green alga. *Trans. amer. Fish. Soc.*, **113**, (3), 378-387.
- Gibson R. N. (1968). The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. *Vie et Milieu*, **119**, (2 A), 447-456.
- Gibson R. N. (1972). The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *J. anim. Ecol.*, **41**, 189-207.
- Gourret P. (1892). III. Examen de la pâture de quelques poissons comestibles du golfe de Marseille, pendant l'année 1892. In Marion A. F. édit. *Travaux de Zool. appliquée*, 4^e année, 32-43.
- Gros C. (1978). *Le genre Cystoseira sur la côte des Albères. Répartition, écologie, morphogénèse*. Thèse 3^e Cycle Biol. vég. mar., Univ. P.-et-M.-Curie, 115 p.
- Gurgel I. M. et M. I. Vegas (1973). Étude sur l'éthologie alimentaire et l'appareil digestif de quelques poissons démersaux du golfe de Marseille. *Journées Ichthyol., Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, 167-170.
- Hatcher B. G. (1983). Grazing in coral reef ecosystems. In Barnes D. J. édit. *Perspectives on coral reefs*. Brian Cloustan Publ., Manuka, 164-179.
- Hay M. E. (1981 a). Spatial patterns of grazing intensity on a caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution. *Aquat. Bot.*, **11**, 97-109.
- Hay M. E. (1981 b). The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitat. *Ecology*, **62**, (3), 739-750.
- Hay M. E. (1984). Predictable spatial escapes from herbivory: how do these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? *Ecologia*, **64**, (3), 396-407.
- Hay M. E., T. Colburn and D. Downing (1983). Spatial and temporal patterns in herbivory on a caribbean fringing reef: the effects on plant distribution. *Ecologia*, **58**, 299-308.
- Hay M. E. and T. Goertemiller (1984). Between-habitat differences in herbivory impact on caribbean coral reefs. In Reake M. L. édit. *The ecology of deep and shallow coral reefs. Symp. Ser. Undersea Research*, **1**, 97-102.
- Hiatt R. W. and D. W. Strasburg (1960). Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.*, **30**, (1), 65-127.
- Hickling C. F. (1970). A contribution to the natural history of the English grey mullets (Pisces, Mugilidae). *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **50**, 609-633.
- Hoek Van den C., A. M. Breeman, R. P. M. Bak and G. Van Buurt (1978). The distribution of algae, corals and Gorgonians in relation to depth, light, attenuation water movement and grazing pressure in the fringing coral reef of Curaçao, Netherland Antilles. *Aquat. Bot.*, **5**, 1-46.
- Jardas I., B. Antolic, B. Skaramuca, A. Bender and J. Jug-Hujakovic (1986). Preliminary report on feeding of juvenile annular bream, *Diplodus annularis* (L. 1758) (Pisces, Sparidae) living in the Adriatic sea. *Rapp. P.-V. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **30**, (2), 229.
- Jones R. S. (1968). A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, **4**, (2), 369-371.
- Joubert C. S. W. and P. B. Hanekom (1980). A study of feeding in some inshore reef fishes of the Natal coast, South Africa. *South African J. Zool.*, **15**, 262-274.
- Khoury C. (1987). *Ichthyofaune des herbiers de Posidonies du Parc National de Port-Cros : composition, éthologie alimentaire et rôle dans le réseau trophique*. Thèse 3^e Cycle Océanol., Aix-Marseille-II, 230 p.

- Laborel-Deguen F. et J. Laborel** (1977). Broutage des Posidonies à la Plage du Sud. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 3, 213-214.
- Lasiak T. A.** (1986). Juveniles, food and the surf zone habitat: implications for teleost nursery areas. *S. Afr. J. Zool.*, 21, (1), 51-56.
- Lewis S. M.** (1985). Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Ecologia*, 65, 370-375.
- Littler M. M. and D. S. Littler** (1980). The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Amer. Naturalist*, 116, (1), 25-44.
- Littler M. M., D. S. Littler and P. R. Taylor** (1983 a). Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.*, 19, 229-237.
- Littler M. M., P. R. Taylor and D. S. Littler** (1983 b). Algal resistance to herbivory on a caribbean barrier reef. *Coral reefs*, 2, 111-118.
- Littler M. M., P. R. Taylor and D. S. Littler** (1986). Plant defense associations in the marine environment. *Coral Reefs*, 5, 63-71.
- Lubchenco J. and S. D. Gaines** (1981). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 12, 405-437.
- Lundberg B.** (1980). *Selectivity of food algae by the herbivorous fish Siganus rivulatus in the marine vegetation at Mikhmoret (the mediterranean coast of Israel)*. Thèse PhD, Hebrew Univ., 176 p.
- Mater S.** (1976). Biological and ecological investigation upon population of fish Sparidae in Izmir bay and vicinity. *Sci. Rep. Fac. Sci. Ege Univ.*, 201, 3-53.
- Norris J. N. and W. Fenical** (1982). Chemical defense in tropical marine algae. In Rützler K. et MacIntyre I. G. édit. Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. I. Structure and communities. *Smithson. Contr. mar. Sci.*, 12, 417-431.
- Odum W. E.** (1970). Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. In Steele J. H. édit. *Marine food chains*. Univ. Calif. Press, Berkeley, 222-240.
- Ogden J. C.** (1976). Some aspects of herbivore-plant relationships on caribbean reefs and seagrass beds. *Aquat. Bot.*, 2, (2), 103-116.
- Ogden J. C. and P. S. Lobel** (1978). The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Env. Biol. Fish.*, 3, (1), 49-63.
- Paul V. J. and M. E. Hay** (1986). Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.*, 33, 255-264.
- Peres J. M.** (1976). *Précis d'Océanographie biologique*. Press Univ., Paris, 246 p.
- Ragan M. A.** (1981). 17. Chemical constituents of seaweeds. In Lobban C. S. et Wynne M. J. édit. The biology of seaweeds. *Bot. Monogr.*, 17, Blackwell sci. Publ., Oxford, 589-626.
- Ragan M. A. and K. W. Glombitza** (1986). Phlorotannins, brown algal polyphenols. In Round F. E. et Chapman D. J. édit., *Progress in phycol. Res.*, 4, Biopress Ltd., 129-241.
- Rosecchi E.** (1985). *Éthologie alimentaire des Sparidés: Diplodus annularis, Diplodus sargus, Diplodus vulgaris, Pagellus erythrinus, Sparus auratus du golfe du Lion et des étangs palavasiens*. Thèse 3^e Cycle Écol., Univ. Sci. et Techn. Languedoc, 282 p.
- Sauvageau C.** (1920). *L'utilisation des algues marines*. Doin édit., Paris, 1-394.
- Seoane-Camba J.** (1965). Estudios sobre las algas bentónicas en la costa sur de la península ibérica (litoral de Cadiz). *Invest. Pesq.*, 29, 3-216.
- Seret B. et P. Ople** (1986). *Poissons de mer de l'Ouest africain tropical*. ORSTOM édit., Paris, 450 p.
- Steneck R. S. and W. H. Adey** (1976). The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum*, a caribbean algal ridge builder. *Botanica Mar.*, 19, (4), 197-215.
- Stoner A. W. and R. J. Livingston** (1984). Ontogenic pattern in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrasses meadows. *Copeia*, 1, 174-186.
- Talbot F. H.** (1955). Notes on the biology of the white stumpnose, *Rhabdosargus globiceps* (Cuvier), and on the fish fauna of the Klein River estuary. *Trans. r. Soc. S. Africa*, 34, 387-407.
- Tortonese E.** (1975). *Fauna d'Italia, XI. Osteichtyes-Pesci ossei*. Calderini édit., Bologne, 636 p.
- 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.
- Vegaz-Velez M.** (1972). la structure histologique typique du tube digestif des poissons téléostéen. *Téthys*, 4, (1), 163-174.
- Velimirov B.** (1984). Grazing of *Sarpa salpa* L. on *Posidonia oceanica* and utilization of soluble compounds. In Boudouresque C. F., Jeudy de Grissac A. et Olivier J. édit. *Internation. Workshop on Posidonia oceanica Beds*. GIS Posidonie Publ., Fr., 1, 381-387.
- Verlaque M.** (1987). *Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale. Étude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations Faune-Flore*. I et II. Thèse Sci. nat., Aix-Marseille-II, 389 p., 96 pl., Tab. I-XXXVI h.t.
- Verlaque M.** (1988). Relations entre *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et le phytobenthos de Méditerranée occidentale. *Colloque internation. sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*, Boudouresque C. F. édit., GIS Posidonie Publ., Marseille Fr., 5-36.
- Vu-Tan-Tue** (1964). Évolution de la denture et du régime alimentaire de *Boops boops* (L.) au cours de la croissance. *Vie et Milieu*, Suppl. 17, 505-515.
- Whitehead P. J. P., M. L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen et E. Tortonese** (1984-1986). *Poissons de l'Atlantique du Nord-Est et de la Méditerranée, I-III*. UNESCO édit., I, 1-150; II, 511-1007; III, 1008-1473.
- Zander C. D.** (1986). The role of small littoral fish in the mediterranean food web. *Rapp. P.-V. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, 30, (2), 255.
- Zander C. D. and A. Heymer** (1977). Analysis of ecological equivalents among littoral fish. In Keegan B., Ceidigh P. O. et Boaden P. J. édit. *Biol. of benthic Organisms. Symposium mar. Biol., Galway*, Pergamon Press, 621-630.