

Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh

Caulerpa taxifolia
Macroalgue
Phytosociologie
Compétition interspécifique
Méditerranée.

Caulerpa taxifolia
Macroalga
Phytosociology
Interspecific competition
Mediterranean.

Marc VERLAQUE et Pascale FRITAYRE

E.P. CNRS 75, LBMEB, Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille
Cedex 9, France.

Reçu le 24/3/94, révisé le 1/6/94, accepté le 16/6/94.

RÉSUMÉ

Algue introduite envahissante, *Caulerpa taxifolia* est en train de modifier le paysage algal infralittoral de Méditerranée occidentale. Une étude détaillée de deux secteurs homologues, l'un avec et l'autre sans *Caulerpa taxifolia*, met en évidence un appauvrissement drastique de la communauté algale envahie. La plupart des algues autochtones régressent : tout d'abord, les espèces charnues, leurs épiphytes et les algues filamenteuses et, en dernier, les algues encroûtantes. Le pic annuel de perturbation s'observe à la fin de l'été et en automne lorsque la taille de la *Caulerpa* est maximale. L'épiflore de *Caulerpa taxifolia* est négligeable, excepté au printemps lorsque le nombre d'axes âgés épiphytés est le plus élevé. Dans les Alpes-Maritimes, la prairie paucispécifique à *Caulerpa taxifolia* se développe dans l'Infralittoral en se substituant aux riches populations algales naturelles. En Méditerranée, l'extension de telles prairies à *Caulerpa* sur de grandes surfaces représenterait une réduction sévère de la richesse et de la diversité de l'écosystème littoral.

ABSTRACT

Mediterranean algal communities are changing in the face of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh.

The introduced invasive alga *Caulerpa taxifolia* is altering the appearance of algal communities in the western Mediterranean sea. A detailed study of two similar areas, one with and one without *Caulerpa taxifolia*, shows a drastic impoverishment of the algal community where *Caulerpa* has invaded. Many of the normally expected species have disappeared; firstly the fleshy species with their epiphytes, then the filamentous species and finally the crustose algae. The most marked effect is seen at the end of the summer and autumn when the *Caulerpa* reaches its maximum size. Hardly any epiflora is found on the *Caulerpa* except in spring when old branches with epiphytes predominate. In the Alpes-Maritimes region, species-poor meadows of *Caulerpa taxifolia* are covering the infralittoral zone and replacing the rich natural algal populations. The spread of such *Caulerpa* meadows to large areas of the Mediterranean would result in a drastic reduction in the richness and diversity of the littoral ecosystem.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 6, 659-672.

INTRODUCTION

L'Ulvoephyceae circumtropicale *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh a probablement été accidentellement introduite en Méditerranée vers 1984 (Meinesz et Hesse, 1991). Sa présence est restée confidentielle jusqu'en 1989, l'algue formait alors des peuplements importants uniquement dans la région de Monaco. Depuis, elle n'a cessé de progresser le long des côtes méditerranéennes. En été 1992, elle était signalée dans une vingtaine de stations de Méditerranée occidentale dont Mallorca (Baléares) et Livorno (Italie), représentant plusieurs centaines d'hectares dont 40 ha fortement colonisés (Meinesz *et al.*, 1993a et b). En 1993, l'algue a atteint l'île d'Elbe et la Sicile et, à la fin de l'année, la somme des surfaces colonisées était estimée entre 10 et 20 km² (Vaugelas *et al.*, 1994).

La *Caulerpa taxifolia* introduite en Méditerranée possède des caractéristiques remarquables :

- l'algue est beaucoup plus grande que dans son aire d'origine (jusqu'à 83 cm de hauteur, Meinesz *et al.*, 1994b) ;
- elle se rencontre sur presque tous les types de substrats de l'Infralittoral (Belsher *et al.*, 1993 ; Meinesz *et al.*, 1993b) ;
- elle forme des peuplements permanents et continus sur de grandes surfaces, avec des biomasses équivalentes à celles des communautés algales les plus riches de Méditerranée (Meinesz *et al.*, 1994a) ;
- elle a de fortes capacités de croissance, de multiplication et de dispersion (Meinesz, 1992 ; Komatsu *et al.*, 1994) ;
- elle semble peu appréciée par les brouteurs, probablement en raison de la présence de métabolites secondaires toxiques ou répulsifs (Lemée *et al.*, 1993) ;
- enfin, son installation se fait nettement au détriment des peuplements autochtones (Boudouresque *et al.*, 1992).

Face à cette situation préoccupante, un vaste programme international de recherche a été élaboré. Dans le cadre de ce programme, nous avons réalisé l'étude qualitative et quantitative de la prairie à *C. taxifolia* d'une localité fortement envahie des Alpes-Maritimes (France). Nos objectifs étaient, d'une part, de déterminer les caractéristiques de ce nouveau peuplement et, d'autre part, de préciser son incidence sur les phytocénoses algales méditerranéennes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans les Alpes-Maritimes, deux sites de prélèvement ont été choisis : un site envahi par *Caulerpa taxifolia*, à l'est du Cap Martin (C), et un site de référence, exempt de *Caulerpes*, dans la baie proche et encore faiblement colonisée de Roquebrune (R) (Fig. 1). Les campagnes de prélèvement ont eu lieu aux dates suivantes : 3-4 mars 1992, 14 mai 1992, 24-25 juin 1992, 16-17 septembre 1992 et 15-17 décembre 1992. Des observations complémentaires ont été effectuées en 1993 dans la région du Cap Martin et dans les sites faiblement envahis de l'anse Méjean et de Hyères (Var, France).

Dans la région de Roquebrune-Cap Martin, les relevés ont été réalisés à 6 et à 10 m de profondeur sur roche calcaire subhorizontale (pente : 0 à 20°) et sans ombre portée (biotope infralittoral photophile). Tous ceux de la prairie à *Caulerpa taxifolia* ont été dupliqués sauf en mars à 6 m de profondeur et en mai. Un relevé correspond à la récolte intégrale, substrat inclus, d'un quadrat de 400 cm², surface supérieure aux aires minimales qualitatives et structurales des phytocénoses étudiées (Dhondt et Coppejans, 1977 ; Coppejans, 1980 ; Ballesteros, 1984). Parallèlement, dans la zone envahie du Cap Martin, nous avons noté la hauteur et l'aspect des axes de *Caulerpa taxifolia*.

Les relevés fixés à l'eau de mer formolée à 4 % sont triés sous la loupe binoculaire et le microscope afin de dresser la liste des taxons et des stades d'algues macroscopiques présents appartenant aux Rhodophyceae, Fucophyceae et Ulvophyceae. L'abondance de chaque algue est estimée par son Recouvrement Ri (pourcentage de la surface du relevé qu'elle couvre en projection) : de 0,01 %, valeur choisie arbitrairement pour les espèces présentes avec une abondance négligeable, à 100 %. Les paramètres floristiques établis pour chaque relevé de 400 cm² sont les suivants :

N : Nombre total de taxons et de stades d'algues ;

N > 0,01 % : Nombre de taxons et de stades d'algues à Recouvrement non-négligeable ;

N ≥ 0,5 % : Nombre de taxons et de stades d'algues à Recouvrement ≥ 0,5 % ; ce paramètre exclut la plupart des algues rares (épiphytes mineurs, fragments d'algues, germinations) ;

Rt : Recouvrement total ($\sum Ri$) pour l'ensemble du relevé et pour les différents compartiments de la végétation (strate encroûtante, strate dressée et compartiment des algues épiphytes et filamenteuses) ;

B : Biomasse de *Caulerpa taxifolia*, de ses épiphytes et de l'ensemble des autres algues (après traitement à l'HCl dilué et passage à l'étuve 24 h à 65 °C) ;

H' : Indice de diversité de Shannon-Weaver (Frontier, 1983),

$H' = - \sum pi \log_2 pi$, avec $pi = Ri/Rt$;

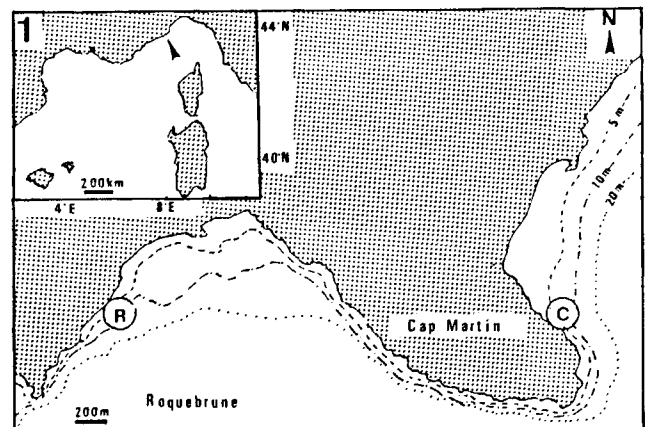


Figure 1

Région de Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). R : zone de référence. C : zone envahie.

Roquebrune-Cap Martin region (Alpes-Maritimes, France). R : Reference area. C : invaded area.

J : Equitabilité ou Régularité,

$J = H'/H' \text{ max}$, avec $H' \text{ max} = \log_2 N$.

Contrairement au précédent indice, l'Equitabilité permet le calcul de valeurs moyennes et la comparaison de la diversité entre communautés de richesses spécifiques différentes (Daget, 1976).

RÉSULTATS

Les résultats de l'analyse qualitative et quantitative des 26 relevés réalisés dans la région de Roquebrune-Cap Martin sont regroupés dans le tableau 1. Au total, 216 taxons et stades différents d'algues macroscopiques ont été identifiés. Les espèces indicatrices de pollution restent très rares, tant dans la zone envahie que dans la zone de référence.

Le site de référence de la baie de Roquebrune

Les caractéristiques de la végétation du site sont données dans le tableau 2. La richesse floristique est moyenne à élevée (N : 66 à 111 et $N \geq 0,5\%$: 19-40 taxons et stades différents par relevés) (Fig. 2-4). Malgré les fluctuations importantes des différents compartiments du peuplement (strate encroûtante, strate dressée et algues épiphytes et filamenteuses), le Recouvrement total reste toujours très supérieur à 100 % (186,4 à 367 %) (Fig. 5-7). A 6 m de profondeur, les algues dressées arbustives sont plus abondantes en hiver et au printemps, alors que les espèces épiphytes et filamenteuses prolifèrent surtout au printemps et en été. A 10 m de profondeur, la strate dressée est toujours plus pauvre qu'à 6 m, sauf au printemps, par contre, les algues épiphytes et filamenteuses restent bien représentées toute l'année. La biomasse algale à 6 m est élevée à forte (jusqu'à 30,6 g P.S.400 cm⁻² soit 765 g P.S. m⁻², en été), alors qu'à 10 m, elle diminue régulièrement de l'hiver à l'automne (Fig. 8). Malgré les fluctuations observées à 10 m, les peuplements de la zone de référence restent diversifiés et relativement bien structurés toute l'année, comme en témoignent les valeurs de l'indice de diversité (H' : 3,09 à 4,68) et de l'Equitabilité (J : 0,51 à 0,73) (Fig. 9 et 10). Sur le plan phytosociologique, la végétation se distingue par sa fréquence élevée en algues à affinités tropicales (*Amphiroa rigida*, *Antithamnion ogdeniae*, *Ceramium cimbriicum* var. *flaccidum*, *C. circinatum*, *Dasya rigidula*, *Dasycladus vermicularis*, *Dipterosiphonia rigens*, *Haloptilon virgatum*, *Jania adhaerens*, *Laurencia microcladia*, *Lophosiphonia cristata*, *Polysiphonia tripinnata*, *Pseudolithoderma adriaticum*, *Sargassum flavifolium*, *Siphonocladus pusillus* et *Spongites notarisii*) et par l'abondance d'espèces dressées sciaphiles (*Halimeda tuna*, *Flabellia petiolata*, *Halopteris filicina*, *Cryptonemia lomation*, *Dicthyopteris polypodioides*). Physiologiquement, le phytobenthos présente une succession de faciès saisonniers marqués, liés à la dominance de *Dicryota dichotoma* var. *dichotoma*, en hiver, *Dilophus fasciola*, *Padina pavonica* et *Halopteris* spp., au printemps, et de *Herposiphonia secunda*, *Acrothamnion preissii* et *Polysiphonia setacea*, pendant la saison chaude (été-automne). Rencontrées toute l'année, ces deux dernières algues sont des espèces tropicales récemment introduites en Méditerranée et qui atteignent leur développement maximal à la fin de l'automne. Pour faci-

ter les comparaisons avec la prairie à *Caulerpa taxifolia*, elles ont été traitées comme des taxons autochtones.

La prairie à *Caulerpa taxifolia*

En mars 1992, les substrats rocheux étudiés au Cap Martin étaient déjà entièrement colonisés par *C. taxifolia*, nous avons donc observé les premiers stades de différenciation de la prairie à *C. taxifolia* dans des sites plus faiblement envahis (Toulon, Hyères, baie de Roquebrune). Après son arrivée, probablement sous forme de bouture, l'algue produit des axes rampants et dressés qui s'insinuent au milieu de la végétation (Fig. 11). Tant que la densité de la prairie est faible, son incidence sur la composition du phytobenthos reste réduite. Avec la production de nouveaux axes, le Recouvrement de *C. taxifolia* augmente jusqu'à atteindre 100 %. Simultanément, les algues méditerranéennes commencent à régresser et à disparaître. Progressivement, *C. taxifolia* développe un réseau compact d'axes et de rhizoïdes qui finit par interdire l'accès de la roche aux autres organismes. Par la suite, le Recouvrement de *C. taxifolia* reste toujours égal à 100 %, avec une densité de plusieurs milliers de frondes dressées par m² et une biomasse assez élevée toute l'année.

La figure 12 illustre les différents aspects saisonniers de la prairie dans les biotopes photophiles échantillonnés au Cap Martin. Deux périodes peuvent être distinguées au cours de l'année : une courte période de repos en hiver et une période de croissance du printemps à la fin de l'automne. En mars, la prairie a une hauteur de 10-15 cm pour une biomasse comprise entre environ 2,5 et 5 kg P.F.m⁻² (10,7 à 19 g P.S.400 cm⁻², tableau 2). Son épiflore reste pauvre à l'exception d'un bloom hivernal à Diatomophyceae. Au début du printemps (mai), la prairie est composée d'axes âgés épiphytes et souvent tronqués (hauteur : 5-7 cm). En juin, la croissance a repris et un grand nombre de jeunes axes rampants (1200 à 2000 apex.m⁻²) émergent à la surface du peuplement. La biomasse de *C. taxifolia* passe alors par un maximum annuel (jusqu'à 31,8 g P.S.400 cm⁻², soit près de 8 kg P.F.m⁻²) en raison de la coexistence de la végétation de l'année précédente et de celle nouvellement formée. Très rapidement, les vieux axes épiphytes sont éliminés et le peuplement est complètement renouvelé sans qu'il y ait eu diminution du Recouvrement. *C. taxifolia* croît jusqu'à la fin de l'automne. En décembre, la hauteur de la prairie est d'environ 25 cm pour une biomasse de 4 à 6 kg P.F.m⁻² (17,4 à 24,5 g P.S.400 cm⁻²). Durant l'été et l'automne, son épiflore est

Tableau 1

Composition qualitative et quantitative des relevés des peuplements de référence (Réf. 6 et 10 m de profondeur) et de la prairie à *Caulerpa taxifolia* (C.t. 6 et 10 m de profondeur). Pour le printemps, le mois est précisé (05 ou 06). L'abondance des algues est exprimée en Recouvrement (+ : présence avec un Recouvrement négligeable; arbitrairement + = 0,01%).

Qualitative and quantitative composition of samples of reference communities (Réf. 6 and 10 m depth) and Caulerpa taxifolia meadow (C.t. - 6 and - 10 m depth). In spring, the months are indicated (05 and 06). Algal abundance is expressed in percentage coverage (+ : presence with insignificant coverage; arbitrarily + = 0.01%). ►

Tableau 1

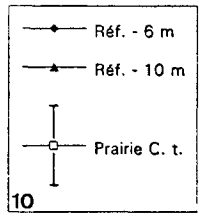
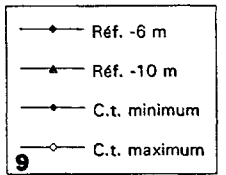
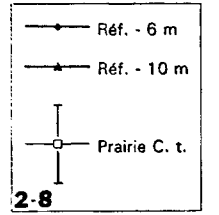
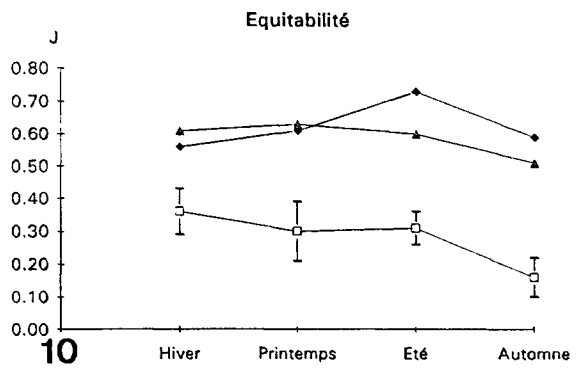
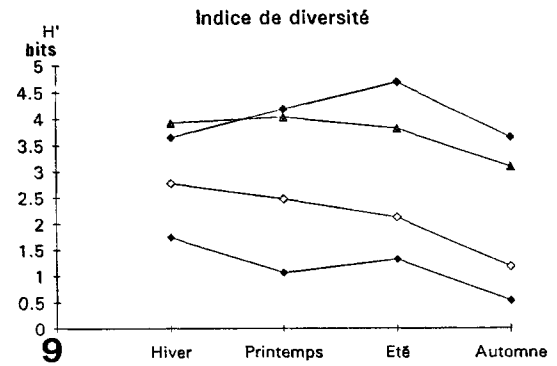
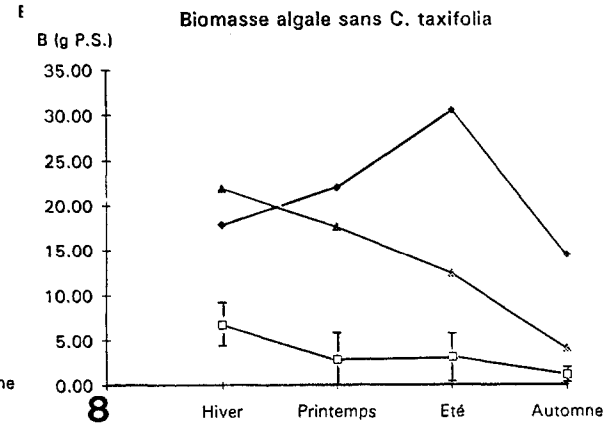
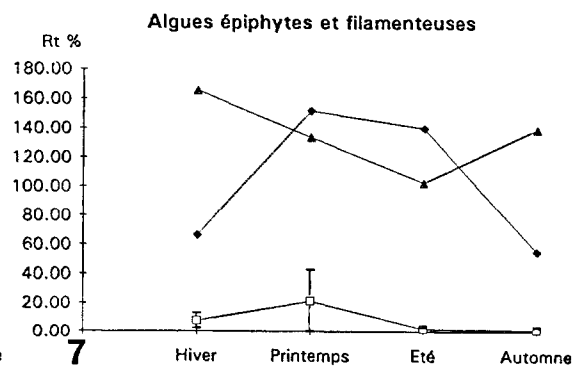
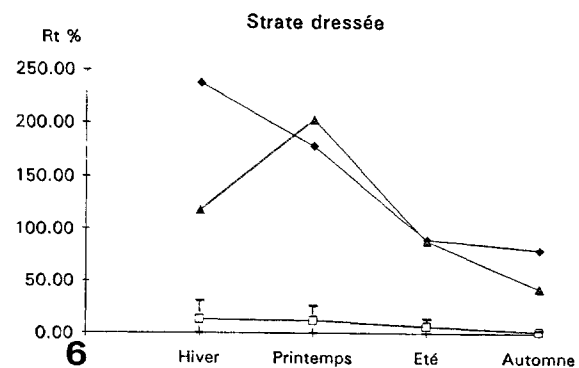
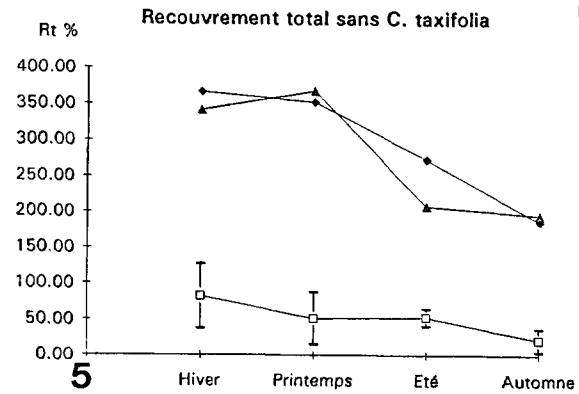
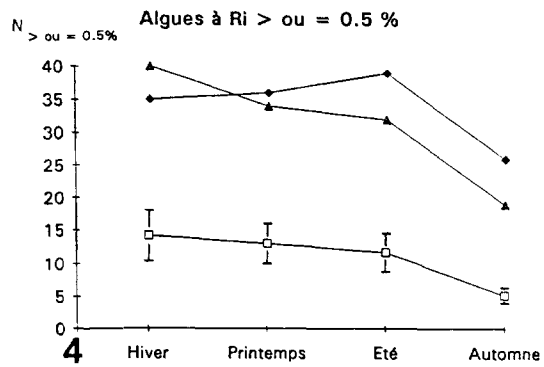
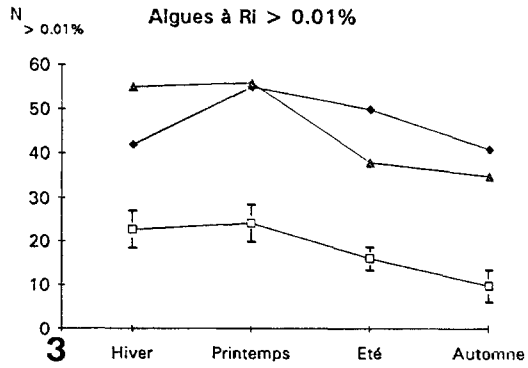
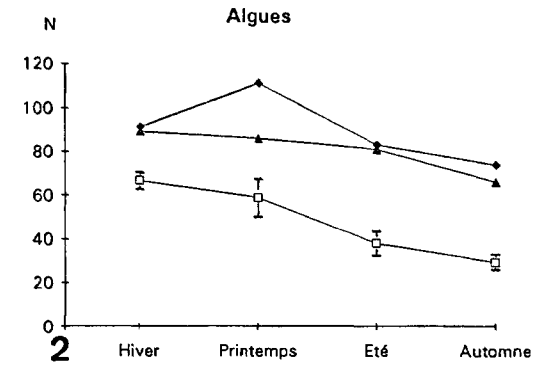
Saison & profondeur	HIVER 6m		PRINTEMPS 6m			ETE 6m			AUTOMNE 6m			HIVER 10 m				PRINTEMPS 10 m				ETE 10 m			AUTOMNE 10 m					
	Réf	C.t	Réf	C.t	.05	C.t	.06	C.t	Réf	C.t	C.t	Réf	C.t	C.t	Réf	C.t	.05	C.t	.06	C.t	Réf	C.t	C.t	Réf	C.t	C.t		
<i>Acrodiscus vidovichii</i> (Meneghini) Zanardini														0.5													0.1	
<i>Acrosorium venulosum</i> (Zanardini) Kylin			+			0.1	+								0.1												+	
<i>Acrothamnion preisei</i> (Boergesen) wolleston	2.0		20.0					10.0				30.0			20.0												0.1	1.0
<i>Aglaothamnion byssoides</i> (Har.) L'H.-H. & Ruen.	+	0.5	+								+			0.2	0.1	+		0.3										
<i>A. cordatum</i> (Boergesen) Feldmann-Mazoyer								+																				
<i>A. tenuissimum</i> (Bonn.) Feldmann-Mazoyer			+		10.0																							
<i>A. tripinnatum</i> (Grateloup) Feldmann-Mazoyer						+									0.5	+	0.5	+									+	0.1
<i>Alsidium helminthochorton</i> (La Tour.) Kützing	+																											
<i>Amphiroa cryptarthrodia</i> Zanardini	0.2	+	0.1					1.0	+	+		0.5			0.1						+		+	+	+	+		
<i>A. rigida</i> Lamouroux				0.1								0.5			0.2												+	
<i>Anotrichum barbatum</i> (C. Agardh) Nägeli			+								+										+	+					+	
<i>Anthamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	0.5		+					0.2				+			+	+	+				+						+	
<i>A. heterocladum</i> Funk																												
<i>A. ogdeniae</i> Abbott			+																									
<i>Aphanocladia stichidiosa</i> (Funk) Ardre							+																					
<i>Audouinella bonnemaisoniae</i> (Batters) Dixon																					+							
<i>A. crassipes</i> (Boergesen) Garbary	+														+												+	
<i>A. daviesii</i> (Dillwyn) Woelkerling	+	+	+		0.5			+	+	+		+			+	+	+	+			0.2	+		+	+	+	+	+
<i>A. infestans</i> (Howe & Hoyt) Dixon	+																											
<i>A. leptonema</i> (Rosenvinge) Garbary							+																				+	
<i>A. minutissima</i> (Zanardini) Garbary	+							+	+		+				+	+												
<i>A. reducta</i> (Rosenvinge) Garbary	+	+	+				+	+	+		+	+			+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. saviana</i> (Meneghini) Woelkerling															+													
<i>A. trifida</i> (Buffham) Dixon																												
<i>A. virgatula</i> (Harvey) Dixon	+	+																										
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Wood.) C. Agardh	+																											
<i>Botryocladia boergesenii</i> J. Feldmann								+			0.3										0.5							
<i>B. botryoides</i> (Wulfen) J. Feldmann			+																			0.1					0.1	
<i>Calosiphonia vermicularis</i> (J. Agardh) Schmitz	+																											
<i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau			+				+																					
<i>C. cimbriacum</i> Pet. v. flaccidum (Pet.) Fur. & Ser.	0.5	+	+					0.1	+			+			0.5	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. cingulatum</i> Weber van Bosse											+	+																
<i>C. circinatum</i> (Kützing) J. Agardh			0.2		+		0.2																					
<i>C. comptum</i> Boergesen	+																											
<i>C. diaphanum</i> (Lightfoot) Roth			0.1												0.1													
<i>C. echionotum</i> J. Agardh																												
<i>C. flaccidum</i> (Kützing) Ardissonne	0.2	0.3	0.1	10.0		+	1.3	1.5	+	+		+	+	0.1							0.1	15.0	0.5	0.1	0.5	+	+	+
<i>C. rubrum</i> (Hudson) C. Agardh*	+	+					0.1								+	+	+	+										
<i>C. siliquosum</i> (Kützing) Maggs & Hommersand	+	+	0.3	0.2		+	+	+						0.5	+	+	+	+			+	0.1			+	+	+	+
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	2.0		0.2				1.5	+			+			0.1														
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) Wynne			+					+																				
<i>C. dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh			+					+																				
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Ag.) Drew & Ross								+																				
<i>Chylocladia verticillata</i> (Lightfoot) Bliding							+	+																				
<i>Composothamnion thuyoides</i> (Smith) Schmitz																												
<i>Contarinia</i> sp.p.								0.1				0.3			0.1						0.3						1.0	
<i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander	10.0	+	30.0	0.5	0.1	0.1	5.0	1.0	0.5		1.5																	
<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh			0.1	0.1																								
<i>Cryptonemia lomation</i> (Bertoloni) J. Agardh	5.0	0.1	+	0.1	2.0	4.0	5.0	5.0	3.5		3.0	1.0	3.0			+	0.6				0.5			1.0			0.3	0.1
<i>Dasya corymbifera</i> J. Agardh	+	+	0.1	+		+	0.1							1.0							0.1	0.1	+		+		0.2	+
<i>D. rigescens</i> Zanardini																												
<i>D. rigidula</i> (Kützing) Ardissonne											0.1																	
<i>Dipterosiphonia rigens</i> Zanardini			0.1																									

Tableau 1. suite.

<i>Eupogodon planus</i> (C. Agardh) Kützing	+									+											
<i>Erythrogloussum</i> sp.																					
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. reflexa</i> (Crouan & Crouan) De Toni																					
<i>E. simplex</i> Dangeard	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
" <i>Falkenbergia rufolanosa</i> " stadium	3.0	+	0.5	1.5	0.1	0.5	5.0		2.0	+	5.0	+	+	+	3.0	10.0	0.2	+	5.0	+	+
<i>Feldmannophycus rayssiae</i> (F & F) Aug. & Boud.			+	+		+									+						+
<i>Fosliella farinosa</i> f. <i>callithamnioides</i> (Fos.) Chamb.	0.2	+					0.1		+		0.5	+	+					+	0.1		+
<i>F. farinosa</i> (Lamouroux) Howe var. <i>farinosa</i>	1.0		5.0	1.0	0.1	0.3	1.5	0.5	0.2	10.0	+	+	1.0	+	0.5	0.5	5.0	1.0	2.0	1.0	2.0
<i>Gelidiella</i> sp.																					+
<i>Gelidium crinale</i> (Turner) Lamouroux					+																+
<i>G. pectinatum</i> Schousboe ex Montagne																					0.2
<i>Griffithsia phyllamphora</i> J. Agardh?																					+
" <i>Haematocelis fissurata</i> " stadium								0.2													2.0
<i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodward) Kützing																					0.5
<i>Halodictyon mirabile</i> Zanardini																					0.1
<i>Haliptilon virgatum</i> (Zan.) Garbary & Johansen	10.0	+			+		20.0	+		5.0											0.5
<i>Halopithys incurvus</i> (Hudson) Batters			+																		3.0
<i>Halurus flosculosus</i> (Ellis) Maggs & Hommers.																					25.0
<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn	0.2		2.0	+			15.0			2.0		+									0.1
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) Wynne	10.0		0.5	+	+	0.1	1.5			+	+	+									0.5
" <i>Hymenoclonium serpens</i> " stadium																					0.1
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stac.) Col. & Herv.	+	+	+	0.3		+				0.2											0.1
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux							1.0	+		+											0.5
<i>J. corniculata</i> (L.) Lamouroux			2.0			+															0.1
<i>Laurencia microcladia</i> Kützing	+		+	0.1		0.3	+			+	+										3.0
<i>L. truncata</i> Kützing		+	+	+		+															0.1
<i>Lejolisia mediterranea</i> Bornet	+						+			+	+	+									+
<i>Lithothamnion</i> sp.	1.0						2.5	3.0	6.0	2.5											+
<i>Lomentaria chylocradiella</i> Funk			+	+		+															+
<i>L. verticillata</i> Funk	2.0		+	0.1		0.2	+			0.1		+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenberg			+			+				+											+
<i>L. scopulorum</i> (Harvey) Womersley	1.0	+	+	+	+	+	0.2	+		0.1											+
<i>L. subadunca</i> (Kützing) Falkenberg			+	+							+										0.5
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) Lamouroux	+	+	1.0	+	+		+	+													0.5
<i>Meredithia microphylla</i> (J. Agardh) J. Agardh	0.2	0.3																			0.2
<i>Mesophyllum lichenoides</i> (Ellis) Lemoine	1.0		4.0		1.0		1.5		6.0												15.0
<i>Metapeyssonnella feldmannii</i> Boudouresque et al																					7.0
<i>Monosporus pedicellatus</i> (Smith) Solier			1.0	+			0.2														2.0
<i>Myriogramme carnea</i> (Rodríguez) Kylin				+																	0.5
<i>Nitophyllum micropunctatum</i> Funk			0.1	0.1	+	+															0.1
<i>N. punctatum</i> (Stackhouse) Greville																					0.1
<i>Peyssonnelia armorica</i> (Crouan frat.) Boergesen	+									0.1											+
<i>P. bornetii</i> Boudouresque & Denizot	5.0	2.5		0.4																	0.5
<i>P. codana</i> (Rosenvinge) Denizot	1.0	5.0	0.5	0.3	0.2	0.2	1.0	1.5	3.0		+	0.1	0.5	4.0	5.0	3.0	0.2	1.0	4.0	1.0	5.0
<i>P. harveyana</i> J. Agardh			2.0		0.4		1.0			0.5	1.0	1.0									0.5
<i>P. polymorpha</i> (Zanardini) Schmitz		2.0	4.0				0.5			0.5											1.5
<i>P. rosa-marina</i> Boudouresque & Denizot			4.0																		4.0
<i>P. rubra</i> (Greville) J. Agardh	5.0				0.2		3.0	1.0	0.3	1.5			1.0		2.5	1.0	0.1				6.0
<i>P. squamaria</i> (Gmelin) Decaisne	30.0	9.0		0.3	1.3	1.0	5.0	8.0	1.5	15.0	1.0	50.0	2.5	0.6	8.0			+	40.0		1.0
<i>P. sp.</i>										0.1											0.2
<i>Pleonosporium borneri</i> (Smith) Nägeli						+															+
<i>Plocamium cartilagineum</i> (L.) Dixon	+	+	+	0.5	+	2.0															+
<i>Pneophyllum</i> spp.	20.0	0.5	20.0	1.0	0.3	0.1	10.0	0.5	+	1.0		+	20.0	5.0	10.0	3.0	20.0	0.5	3.0	0.5	5.0
<i>Polysiphonia furcellata</i> (C. Agardh) Harvey	2.0	+	1.0	+	+	0.8	20.0		+	1.0			35.0	+	+		2.0	+	+	+	1.5

Tableau I. suite.

Saison & profondeur	HIVER 6m		PRINTEMPS 6m			ETE 6m			AUTOMNE 6m			HIVER 10 m				PRINTEMPS 10 m					ETE 10 m			AUTOMNE 10 m				
	Réf	C.t	Réf	C.t.	.05 C.t.	.06 C.t.	Réf	C.t	C.t	Réf	C.t	C.t	Réf	C.t	C.t	C.T	Réf	C.t	.05 C.t.	.06 C.t.	.06 C.t.	Réf	C.t	C.t	Réf	C.t	C.t	
<i>P. opaca</i> (C. Agardh) Zanardini	+		+																									
<i>P. setacea</i> Hollenberg			0.1				10.0			0.1			3.5				3.0			+	10.0				25.0			
<i>P. sphaerocarpa</i> Boergesen			+				0.1																					
<i>P. tripinnata</i> J. Agardh			+																									
<i>P. sp. 1</i>	+	+	+	+		0.2	+	+	+		+	+	0.5	0.1	+	0.1					0.1	+			+	+		+
<i>P. sp. 2</i>	+		+				1.0	+			+										0.1				+			+
<i>P. sp. 3</i>							0.1															0.1	+					+
<i>Polystrata fosliei</i> (Weber van Bosse) Denizot	10.0						6.0																					
<i>Pseudolithophyllum cabiochae</i> Boud. & Verlaque	1.0	4.0					1.0	1.0		10.0	2.5	0.5	1.0	2.0	0.2						1.0							
<i>Pterocladia melanoidea</i> (Sch. ex Bornet) Dawson		+																			+							
<i>Pterosiphonia ardrea</i> Maggs & Hommersand																	+											
<i>Pterothamnion plumula</i> (Ellis) Nägeli	+		+																		+							
<i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret	+							+						+	+													
<i>Rhodochaete parvula</i> Thuret											+										+							
<i>Rhodochorton hauckii</i> (Schiffner) Hamel	+										+																	
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss	3.0	0.2	2.0		0.1	+	+	+		0.1		0.1	+	+	0.2		2.5	+	0.2	0.1			+				+	
<i>Rhodymenia ardissonae</i> J. Feldmann	3.0	+	0.3	0.1	+		10.0	0.1	0.3	1.5		+	+	0.1			+	+	+				+	+	+		+	+
<i>Sahlugia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann	+	+				+					+		+	+	+		+	+	+				+	+	+		+	+
<i>Spermothamnion flabellatum</i> Bornet?			+	+									0.2		+								+	0.5				
<i>S. irregulare</i> (J. Agardh) Ardissonae			0.1																									
<i>S. repens</i> (Dillwyn) Rosenvinge	+		+					+		+	+		0.1	+	0.1	0.1	0.1	+			+			+				
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse						1.0											3.0				2.5				+	0.1		
<i>Sphondylothamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli	+			+									0.5															
<i>Spongites notariisii</i> (Dufour) Athanasiadis	4.0	25.0	4.0	15.0	0.4	9.0	20.0	20.0	30.0	15.0	5.0	35.0	10.0	10.0	0.1	6.0	4.0	3.0	0.1	10.0	8.0	25.0	50.0	5.0	1.5	20.0		
<i>Sporolithon mediterraneum</i> Heydrich									2.0																			
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) Drew	+	+	+	+		+				+			+	+	+	+	+	+							+			+
<i>S. cornu-cervi</i> Reinsch	+	+	+	+		+				+			+	+	+	+	+	+							+			
<i>Titanoderma pustulatum</i> (Lamouroux) Nägeli	0.5	+	+	+	+	+	0.2			0.5		+	0.1	+	0.2	+	+	0.1		0.1								
<i>T. pustulatum</i> v. <i>confine</i> (Crouan frat.) Chamberl.	3.0	0.1	0.2		0.2						0.3		3.5	30.0	10.0													
" <i>Trailiella intricata</i> " stadium	+												+								0.1							
<i>Tricleocarpa oblongata</i> (E. & S.) Huis. & Borow.							+																					
<i>Vickersia baccata</i> (J. Agardh) Karsakoff																					0.2							
<i>Wrangelia penicillata</i> C. Agardh	+		2.0				0.5						+								+							
<i>Wurdemannia miniata</i> (Sprengel) Feld. & Hamel																					+							
" <i>Aglaozonia chilosa</i> " stadium	0.3		+	0.1	+	1.5	3.0	5.0		0.2			10.0	+	+		0.5		+		0.1				0.1			
<i>Cladosiphon cylindricus</i> (Sauvageau) Kylin				+															+									
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C. Agardh			0.3																									
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derbès & Solier		+		+																	+							
<i>Cutleria chilosa</i> (Falkenberg) Silva				0.1																								
<i>Cystoseira zosteroides</i> (Turner) C. Agardh					+																							
<i>Dictyopteris polypodioides</i> (D.C.) Lamouroux			3.5	+			0.5														1.0				0.1	+	2.0	
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	100.0	+	2.5		0.2	6.0				+			10.0		+		0.5	0.1	1.0	1.5				+	1.0	0.3		
<i>D. sp.</i>	5.0																											+
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe			20.0				10.0	+									5.0		0.5		2.5							
<i>Discosporangium mesarthrocarpum</i> (M.) Hauck			3.5																									
<i>F. globifera</i> (Kützing) Hamel		+	+	+																	+							
<i>F. irregularis</i> (Kützing) Hamel		0.3																										
<i>Giraudia sphaclarioides</i> Derbès & Solier			+	0.5		+															0.1	+						
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützing	3.0	+	20.0		0.1		5.0	+	+	2.5			2.0	+	0.5		90.0				8.0				0.5			
<i>H. scoparia</i> (L.) Sauvageau			15.0	+		+				0.3											1.0				1.0			2.0
<i>Kuckuckia spinosa</i> (Kützing) Kuckuck		+		25.0																								
<i>Kuetzingiella battersii</i> (Bornet) Kornmann			+				+														+	+			+			
<i>Microcorvone ocellata</i> Strömfelt				0.2																								



◀ Figures 2 - 10

Variations saisonnières des paramètres structuraux de la végétation, (calculés par relevé de 400 cm²); Réf. : Référence; C.t. : prairie à *Caulerpa taxifolia* (moyenne ± écart-type).

2. Nombre total de taxons et de stades d'algues. 3. Nombre d'algues à Recouvrement appréciable ($R_i > 0,01\%$). 4. Nombre d'algues à $R_i \geq 0,5\%$. 5. Recouvrement total sans *C. taxifolia*. 6. Recouvrement des algues dressées autochtones. 7. Recouvrement des algues épiphytes et filamenteuses. 8. Biomasse des algues autochtones. 9. Indice de diversité. 10. Équitabilité.

Seasonal variation of structural parameters of vegetation (calculated per 400 cm² sample); Réf. : Reference area; C.t. : *Caulerpa taxifolia* meadow (mean ± standard deviation).

2. Total number of algal taxa and phases. 3. Number of algae with significant percentage coverage ($R_i > 0.01\%$). 4. Number of algae with $R_i \geq 0.5\%$. 5. Percentage coverage without *C. taxifolia*. 6. Percentage coverage of erect autochthonous algae. 7. Percentage coverage of epiphytic and filamentous algae. 8. Biomass of autochthonous algae. 9. Diversity index. 10. Evenness.

pratiquement inexistante. Aucun signe de recul des surfaces occupées n'a été observé en 1993.

L'analyse des relevés de la prairie du Cap Martin révèle un peuplement d'une très grande monotonie largement dominé par la *Caulerpa taxifolia* (Tab.1 et 2). En conséquence, nous avons calculé les paramètres descriptifs moyens de cette végétation en regroupant les relevés effectués à 6 et à 10 m de profondeur (Fig. 2-10). Quel que soit le paramètre considéré, les valeurs obtenues sont, en général, très inférieures à celles établies dans le site de référence de Roquebrune. Les minima sont atteints en automne, à la fin de la période de végétation de *C. taxifolia*. Sur la totalité des algues présentes, le taux d'appauvrissement qualitatif dans les Caulerpes varie de 25 à 55 % (Fig. 2). Cependant, si on se limite aux algues à Recouvrement non-négligeable ($N > 0,01\%$ et $N \geq 0,5\%$, Fig. 3 et 4), ce taux peut avoisiner 75 %. Beaucoup d'espèces identifiées dans les relevés de Caulerpes sont en effet de petits épiphytes, des germinations ou des restes d'algues insignifiants. Sur le plan quantitatif, le Recouvrement total des algues autochtones reste faible (Fig. 5). L'analyse des différents compartiments de la végétation (Tab. 2) met en évidence une forte diminution (de 85 à plus de 99 % en automne) du Recouvrement des algues dressées arbustives (Fig. 6) et des algues épiphytes et filamenteuses (Fig. 7). L'abondance des algues encroûtantes varie beaucoup entre les relevés. A 10 m de profondeur, leur Recouvrement peut même dépasser les valeurs du site de référence en raison de la présence, uniquement au Cap Martin, d'un bioconcrétionnement important antérieur à l'arrivée de *C. taxifolia*. Il n'en reste pas moins que ce sont les Corallinaceae encroûtantes et les *Peyssonnelia*

ceae qui résistent le plus longtemps sous le réseau d'axes rampants et de rhizoïdes de *C. taxifolia*, du moins, tant

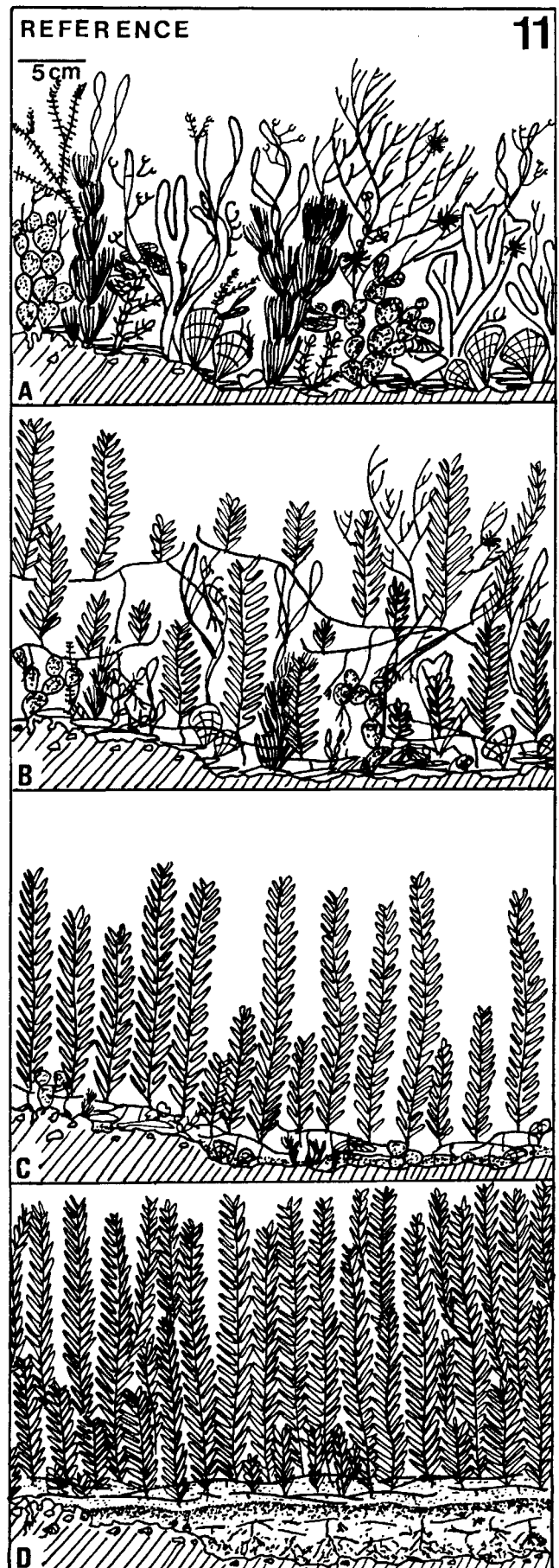
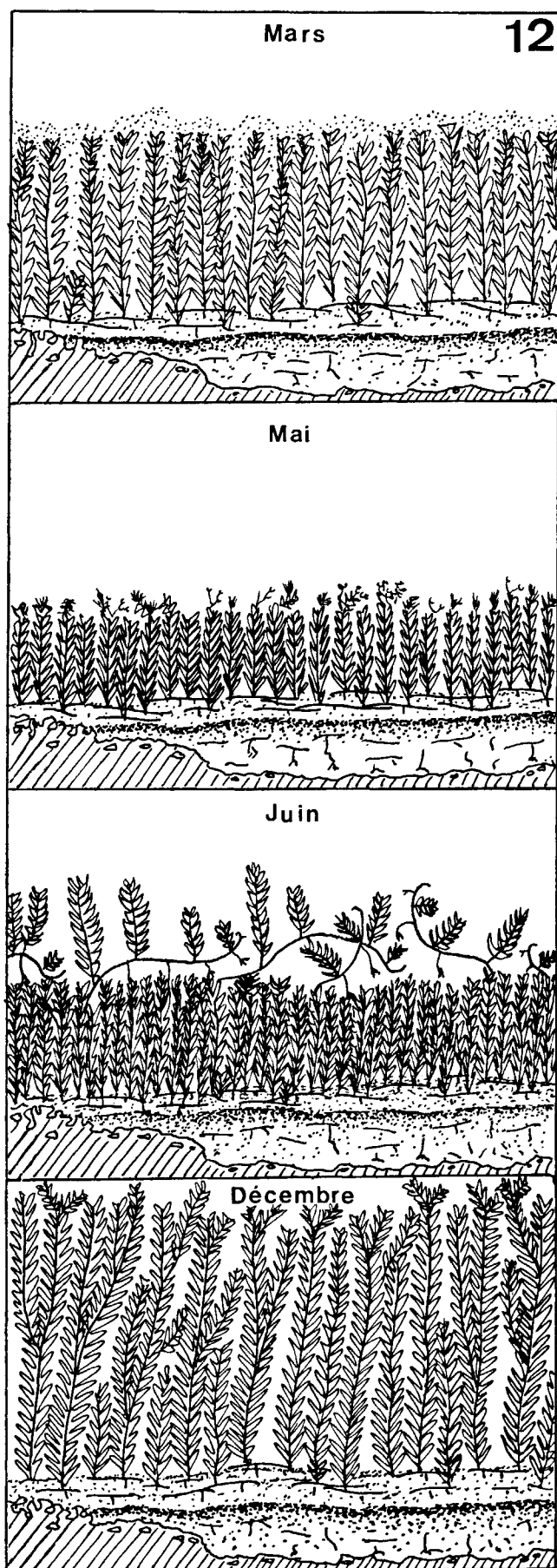


Figure 11

Schéma de l'installation de la prairie à *Caulerpa taxifolia*. A. Peuplement de référence dominé par les Dictyotales, les Sphacelariales, les Ceramiales, *Halimeda tuna*, *Flabellia petiolata* et *Peyssonnelia* sp. B. Début de la colonisation. C. Formation d'une couverture continue de *Caulerpa taxifolia*. D. Augmentation de la densité de la prairie avec piégeage de sédiments par les rhizoïdes et les axes rampants.

Scheme of the *C. taxifolia* meadow settlement. A. Reference community dominated by Dictyotales, Sphacelariales, Ceramiales, *Halimeda tuna*, *Flabellia petiolata* and *Peyssonnelia* sp. B. Start of colonization. C. Uniform *Caulerpa taxifolia* cover differentiation. D. Meadow density increase with sediment trapping by rhizoids and creeping axes. ▶



que celui-ci reste discontinu. Les valeurs de biomasse moyenne des algues autochtones illustrent très clairement leur recul en présence de la Caulerpe (Fig. 8). Le taux d'appauvrissement, minimal en hiver lorsque la biomasse de *C. taxifolia* est la plus faible, oscille le reste de l'année entre 85 et plus de 90 % (ponctuellement presque 100 %). La phytomasse épiphyte de *C. taxifolia* est négligeable sauf au printemps où elle peut représenter jusqu'à 1,38 g P.S.400 cm⁻², soit 34 g P.S. m⁻² (Tab. 2 et 3), valeur modeste compte tenu de l'énorme surface offerte par la Caulerpe. Cette végétation épiphyte disparaît rapidement, dès le début de l'été, avec l'élimination des vieux axes. Sur le plan structural, l'organisation de la prairie à *C. taxifolia* s'avère très simple puisque celle-ci se compose d'une strate encroûtante plus ou moins différenciée, d'une strate dressée presque exclusivement constituée par la Caulerpe et d'une strate épiphyte négligeable une grande partie de l'année. Ceci est illustré par les valeurs faibles à très faibles de l'indice de diversité (H' : 2,77 à 0,53) et de l'Équitabilité (baisse de 40 à 85 % par rapport aux peuplements de référence), les minima s'observant à la fin de l'automne (Fig. 9 et 10). Au niveau phytosociologique, la flore ne possède pas de caractéristiques particulières, les espèces principales appartenant toutes aux phytocénoses infralittorales de mode calme. Les quelques algues dressées qui subsistent le plus longtemps sont : *Codium bursa*, *Cryptonemia lomation*, *Flabellia petiolata*, *Halimeda tuna* et *Sphaerococcus coronopifolius*. Le reste du cortège floristique se répartit en deux groupes, d'une part les algues encroûtantes, avec des individus plus ou moins altérés de "*Aglaozonia chilosa*", *Lithothamnion sp.*, *Mesophyllum lichenoides*, *Metapeyssonnella feldmannii*, *Peyssonnelia spp.*, *Pseudolithophyllum cabiochae*, *Spongites notarisii*, *Sporolithon mediterraneum* et *Titanoderma pustulatum* var. *confine*, et d'autre part, les algues épiphytes avec des espèces encroûtantes (*Fosliella farinosa*, *Melobesia membranacea*, *Myrionema spp.*, *Pneophyllum spp.*) et filamenteuses (*Aglaothamnion tenuissimum*, *Audouinella spp.*, *Ceramium flaccidum*, *Dictyota dichotoma* var. *implexa*, "*Falkenbergia rufolanosa*", *Kuckuckia spinosa*, *Microcoryne ocellata* et *Sphacelaria cirrosa*). Les observations réalisées en 1993 ont confirmé l'ensemble de ces résultats.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Par ses variations saisonnières marquées et sa richesse en espèces à affinités tropicales, la végétation naturelle échantillonnée dans la baie de Roquebrune s'apparente à l'*Anadyomeno-Padinetum pavonicae* Verlaque, 1987,

◀ Figure 12

Principaux aspects saisonniers de la prairie à *C. taxifolia*. Hiver (mars) : faible croissance, faible épiphytisme (Diatomophyceae). Début de printemps (mai) : faible croissance, axes âgés, épiphytisme maximum. Fin de printemps (juin) : reprise de la croissance, axes âgés épiphytés, nombreux axes jeunes. Automne (décembre) : fin de la période de forte croissance, taille maximum, épiphytisme quasi-inexistant.

Main seasonal aspects of *C. taxifolia* meadow. Winter (March) : low growth, low epiphytism (Diatomophyceae). Early spring (May) : low growth, old axes, maximal epiphytism. Late spring (June) : growth renewal, old epiphytized axes, young axes. Autumn (December) : End of high growth period, maximal size, insignificant epiphytism.

Tableau 2
Paramètres structuraux de la végétation pour les différents relevés (+ : présence avec une biomasse négligeable, B < 0,01 g P.S./400 cm²).
Structural parameters of vegetation per sample (+ : presence with insignificant biomass, B < 0.01 g d.wt./400 cm²).

Profondeur Saison Station	6 mètres						10 mètres																				
	HIVER		PRINTEMPS		ETE		AUTOMNE		HIVER		PRINTEMPS		ETE		AUTOMNE												
	Réf	C.t.	Réf	C.t.	Réf	C.t.	Réf	C.t.	Réf	C.t.	Réf	C.t.	Réf	C.t.	Réf	C.t.											
Nombre d'espèces et de stades N/400 cm ²	91	63	111	65	45	57	83	46	34	74	26	28	89	71	69	63	86	67	65	53	81	37	35	66	34	30	
Nombre total	42	17	55	29	21	27	50	20	15	41	7	9	55	25	22	27	56	28	20	20	38	14	15	35	16	8	
Nombre d'algues à Ri > 0.01 %	35	9	36	15	8	13	39	16	10	26	5	5	40	18	15	15	34	16	11	15	32	10	11	19	7	4	
Nombre d'algues à Ri ou = 0.5 %																											
Recouvrement %	365.6	50.6	351.9	70.4	20.5	38.8	272.5	60.3	50.2	186.4	8.2	42.0	340.5	144.1	83.3	49.1	367.0	49.8	15.0	112.4	207.2	36.6	63.6	194.9	8.0	25.3	
Recouvrement total sans C. taxifolia	61.3	47.8	21.8	16.0	3.5	11.7	42.6	41.7	43.3	51.3	6.9	38.8	56.5	128.6	29.6	39.3	29.7	4.2	0.1	70.2	16.2	32.2	60.5	12.3	1.5	24.6	
Recouvrement d'algues encroûtantes	237.7	0.6	177.9	0.8	14.1	11.5	90.0	16.2	6.5	80.1	1.1	3.1	118.1	7.6	39.1	4.6	203.1	2.9	5.0	38.0	88.5	1.7	0.6	42.9	2.3	0.1	
Recouvrement d'algues dressées	66.6	2.2	152.1	53.5	2.9	15.6	140.2	2.3	0.4	55.0	0.2	0.1	165.9	7.8	14.5	5.5	134.1	42.6	9.9	4.2	102.3	2.7	2.5	139.8	4.1	0.6	
Recouvrement d'algues épiphytes et filamenteuses																											
Biomasse g P.S./400 cm ²	17.8	3.8	22.0	2.0	2.1	3.2	30.6	2.6	2.1	14.5	0.4	2.3	22.0	9.0	6.0	8.3	14.6	0.7	0.4	8.6	12.4	0.7	6.9	4.1	0.9	1.0	
Biomasse des algues autochtones																											
Biomasse de Caulerpa taxifolia	11.6		15.8	28.9	31.8		18.5	21.7		17.4	24.5		11.9	10.7	19.0		15.6	27.8	25.2		17.0	14.4		8.9	17.8		
Biomasse des épiphytes de Caulerpa taxifolia	0.02		0.94			1.38							0.01	0.01	0.01		0.61	0.06	0.01						0.11		
Diversité	3.65	1.74	4.18	2.15	1.15	1.84	4.68	2.12	1.64	3.65	0.53	1.18	3.92	2.77	2.39	1.86	4.03	2.02	1.06	2.46	3.81	1.32	1.49	3.09	0.63	0.96	
Indice de diversité H', bits	6.50	5.97	6.79	6.02	5.49	5.83	6.37	5.52	5.08	6.21	4.70	4.80	6.47	6.15	6.10	5.97	6.42	6.06	6.02	5.72	6.34	5.21	5.13	6.04	5.08	4.90	
H' maximum	0.56	0.29	0.61	0.36	0.21	0.31	0.73	0.38	0.32	0.59	0.11	0.24	0.61	0.45	0.39	0.31	0.63	0.33	0.18	0.43	0.60	0.25	0.29	0.51	0.12	0.19	
Equitabilité J																											

Tableau 3

Biomasse moyenne (écart-type) de *Caulerpa taxifolia* et de son épiflore (+ : présence avec une biomasse négligeable, B < 0,01 g P.S./400 cm²).

Mean biomass (standard deviation) of *C. taxifolia* and its epiflora (+ : presence with insignificant biomass, B < 0.01 g d.wt./400 cm²).

Saison	Hiver	Printemps	Été	Automne
Nombre de relevés	4	6	4	4
<i>Caulerpa taxifolia</i> , g PS/400 cm ²	13.8 (3.8)	24.2 (6.9)	17.9 (3.0)	17.2 (6.4)
Algues épiphytes, g PS/400 cm ²	0.01 (.005)	0.5(.6)	+	0.02 (.05)

groupement d'algues arbustives à frondes caduques caractéristique de la province centro-méditerranéenne occidentale. L'abondance des algues dressées sciaphiles, inhabituelle à ces profondeurs (6 et 10 m), est le signe d'une turbidité importante de l'eau (apports terrigènes du bassin versant). Toutefois, la diversité élevée de la flore algale de la région de Roquebrune-Cap Martin et la rareté des espèces indicatrices de pollution témoignent de la qualité correcte des eaux. Ce résultat corrobore les conclusions de Belsher *et al.* (1993) selon lesquelles le développement exubérant de *C. taxifolia* au Cap Martin ne paraît pas résulter d'un déséquilibre environnemental grave. La chute automnale de la biomasse algale, observée à -10 m, dans le site de référence découle probablement de phénomènes d'ensablement et d'abrasion dus à une trop grande proximité des substrats meubles.

Sur la face Est du Cap Martin, de petites taches de *Caulerpa taxifolia* auraient été observées pour la première fois par des plongeurs en 1987 (Meinesz et Hesse, 1991). Depuis fin 1991, tous les substrats rocheux, entre 1 m et 15 m de profondeur environ, sont couverts par une prairie dense de *C. taxifolia*. Seuls, quelques petits blocs rocheux occupés par des oursins *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et *Arbacia lixula* (L.) restent exempts de végétation.

Par ses caractéristiques (grande taille, vitesse de croissance élevée et résistance aux herbivores) et par sa qualité d'espèce pseudo-pérenne *sensu* Meinesz (1979), *Caulerpa taxifolia* apparaît très avantagée sur le plan de la compétition avec la végétation méditerranéenne. Notre étude montre que pour la fraction algale, comme pour d'autres compartiments benthiques (Bellan-Santini *et al.*, 1994 ; Ruitton et Boudouresque, 1994 ; Villèle et Verlaque, 1994), la différenciation sur roche d'une dense prairie permanente de *C. taxifolia* (jusqu'à 352 m de stolons et 13 920 frondes primaires par m², Meinesz *et al.*, 1994a) entraîne un bouleversement complet. Le réseau inextricable d'axes et de rhizoïdes piège les sédiments et stoppe la lumière au détriment des algues autochtones moins compétitives. Cette monopolisation du substrat n'exclut pas également la possibilité d'une action allélopathique par diffusion de métabolites secondaires toxiques (Lemée *et al.*, 1993). L'incidence maximale de *C. taxifolia* sur les autres espèces s'observe en effet pendant la saison chaude (été-automne) lorsque sa croissance et sa production de métabolites secondaires sont optimales (Komatsu *et al.*, 1994 ; Lemée *et al.* 1993). Dans le tableau 4, nous comparons les caractéristiques de la prairie à *C. taxifolia* avec celles des phytocénoses infralittorales arborescentes et arbustives de

Tableau 4

Caractéristiques (minima-maxima par relevé de 400 cm²) de la prairie à *Caulerpa taxifolia* et de différentes communautés phytobenthiques infralittorales de mode calme de Méditerranée nord-occidentale (n.c.: non calculé ; * : calculé sans *C. taxifolia*).

Characteristics (minima-maxima per 400 cm² sample) of the *Caulerpa taxifolia* meadow and different sheltered infralittoral communities of the North western Mediterranean (n.c. : not calculated; *: calculated without *C. taxifolia*).

Espèces dominantes	Localités	Sources	Nb taxa et stades	Recouvrement %	Biomasse g P.S.	Indice de diversité H'	Equitabilité J
<i>Cystoseira brachycarpa</i>	Catalogne	Ballesteros, 1984	88 - 126	262.7 - 999.0	22.3 - 64.6	2.0 - 4.5	n.c.
J. Ag. emend Giaccone	Corse	Verlaque, 1987	63 - 114	189.9 - 477.4	n.c.	2.8 - 5.0	0.45 - 0.73
<i>Halopteris scoparia</i> (L.)	BdR	Bellan Santini, 1969	n.c.	n.c.	14.0 - 29.1	n.c.	n.c.
Sauvageau & Padina	Catalogne	Ballesteros, 1984	75 - 126	252.0 - 453.1	21.9 - 30.6	2.7 - 3.8	n.c.
<i>pavonica</i> (L.) Lamouroux	Corse	Verlaque, 1987	70 - 110	115.1 - 369.4	n.c.	3.4 - 4.4	0.54 - 0.69
<i>Halopithys incurvus</i> (Hudson)							
Batters & Vidalia volubilis	Corse	Verlaque, 1987	93 - 123	459.2 - 522.5	n.c.	4.1 - 4.8	0.62 - 0.70
(L.) J. Agardh							
<i>Codium vermilara</i> (Olivi)	Catalogne	Ballesteros, 1984	118 - 129	185.1 - 407.2	4.2 - 20.1	2.8 - 4.3	n.c.
Delle Chiaje							
<i>Halimeda tuna</i> (Ellis & Solander) Lamouroux	Catalogne	Ballesteros, 1984	59 - 96	178.9 - 398.0	8.0 - 24.1	2.2 - 2.7	n.c.
<i>Halopteris scoparia</i> & <i>Halimeda tuna</i>	Menton - 6m	zone de référence	74 - 111	186.4 - 365.6	14.5 - 30.6	3.6 - 4.7	0.56 - 0.73
	Menton - 10m	zone de référence	66 - 89	194.9 - 367.0	4.1 - 22.0	3.1 - 4.0	0.51 - 0.63
<i>Caulerpa taxifolia</i> (Vahl)	Menton - 6m	zone colonisée	26 - 65	8.2 - 70.4*	0.4 - 3.8*	0.5 - 2.1	0.11 - 0.38
C. Agardh	Menton - 10m	zone colonisée	30 - 71	8.0 - 144.1*	0.4 - 9.0*	0.6 - 2.8	0.12 - 0.45

mode calme de Méditerranée occidentale. Tant sur le plan qualitatif que quantitatif, les différences sont nettes et la prairie à *C. taxifolia* apparaît comme un groupement paucispécifique peu structuré.

Tableau 5

Principaux genres et stades d'algues contribuant à la diversité des paysages des substrats rocheux de mode calme de l'Infralittoral en Méditerranée occidentale ; beaucoup d'entre eux sont représentés par différentes espèces suivant la région ou la saison considérées.

Main algal genera and phases responsible for the landscape diversity of sheltered infralittoral rocky substrates of the Western Mediterranean; many of them are represented by different species according to the considered region or season.

ALGUES	GENRES ET STADES
ENCROUTANTES	« <i>Aglaozonia</i> », <i>Contarinia</i> , <i>Cutleria</i> , <i>Hildenbrandia</i> , <i>Lithophyllum</i> , <i>Lithothamnion</i> , <i>Mesophyllum</i> , <i>Metapeyssonnella</i> , <i>Peyssonella</i> , <i>Phymatolithon</i> , <i>Polystrata</i> , <i>Pseudolithoderma</i> , <i>Spongites</i> , <i>Sporolithon</i> ...
GAZONNANTES	<i>Acetabularia</i> , <i>Amphiroa</i> , <i>Anadyomene</i> , <i>Ceramium</i> , <i>Cladophora</i> , <i>Corallina</i> , <i>Cutleria</i> , <i>Dasycladus</i> , <i>Eupogodon</i> , « <i>Falkenbergia</i> », <i>Gelidiella</i> , <i>Gelidium</i> , <i>Gigartina</i> , <i>Griffithsia</i> , <i>Polysiphonia</i> , <i>Sphaerularia</i> ...
ARBUSTIVES ET ARBORESCENTES	<i>Asparagopsis</i> , <i>Acrodiscus</i> , <i>Bonnemaisonia</i> , <i>Botryocladia</i> , <i>Cladostephus</i> , <i>Codium</i> , <i>Cryptonemia</i> , <i>Cystoseira</i> , <i>Dictyopteris</i> , <i>Dictyota</i> , <i>Dilophus</i> , <i>Digenea</i> , <i>Flabellia</i> , <i>Halimeda</i> , <i>Halopithys</i> , <i>Halopteris</i> , <i>Kallymenia</i> , <i>Laurencia</i> , <i>Liagora</i> , <i>Padina</i> , <i>Phyllophora</i> , <i>Plocamium</i> , <i>Rhodomenia</i> , <i>Rytiphloea</i> , <i>Sphaerococcus</i> , <i>Taonia</i> , <i>Zonaria</i> ...

Sur la base de sa répartition actuelle dans les Alpes-Maritimes, on constate que *C. taxifolia* a la capacité de monopoliser presque tous les substrats, du voisinage de la surface jusqu'à 15-20 m de profondeur environ. C'est donc l'ensemble de la mosaïque complexe des peuplements infralittoraux de mode calme, définie par la dominance locale ou saisonnière d'une grande diversité d'algues (Tab. 5), qui est menacée par l'extension de cette *Caulerpa*. Dans les secteurs fortement envahis, l'uniformisation du paysage, la pauvreté floristique et structurale de la prairie à *C. taxifolia* et, enfin, sa faible valeur trophique (espèce peu appréciée par les herbivores) nous laissent présumer une chute importante de la biodiversité et de la production de l'écosystème.

Avant l'arrivée de *C. taxifolia*, les seules introductions de *Caulerpa* en Méditerranée pourraient être celles des espèces de mer Rouge : *C. mexicana* (Sonder) J. Agardh et *C. scalpelliformis* (Brown ex Turner) C. Agardh, présentes au Moyen-Orient, et *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh, plus largement répandue dans le bassin oriental et qui vient d'être découverte dans le Sud de l'Italie (Alongi *et al.*, 1993). Hormis *C. scalpelliformis* en Syrie (Mayhoub, 1976 ; Boudouresque *et al.*, 1990) et, depuis peu, *C. racemosa* en Egypte (Aleem, 1992), ces espèces semblent avoir peu d'effets sur les peuplements méditerranéens (Verlaque, 1994). Hors de Méditerranée, May (1976) signale sommairement, en Australie, le remplacement d'algues superficielles par *Caulerpa filiformis* (Suhr.) Hering, une espèce supposée d'origine africaine. Par la rapidité et l'ampleur de son développement, la *Caulerpa taxifolia* de Méditerranée surpasse de très loin ces quelques cas. Dans l'état actuel des connaissances, il

est impossible de prévoir son extension future. Si l'on considère le problème des introductions, il est en général admis qu'après une phase d'expansion exponentielle survient un infléchissement de la croissance des effectifs et son ajustement sur une courbe sigmoïde mais ceci peut nécessiter plusieurs décennies, voire plus d'un siècle (Ramade, 1984). Après dix années, aucun signe de stabilisation des populations méditerranéennes de *C. taxifolia* n'a pu être décelé, hormis une disparition spontanée dans les eaux exceptionnellement froides (< 6°C) de la lagune du Brusq (Var, France). La probabilité pour que la situation des Alpes-Maritimes se reproduise ailleurs, paraît donc élevée, du moins, dans les secteurs comparables sur le plan climatique et hydrologique. Indépendamment des problèmes environnementaux graves engendrés par cette algue, la réussite de *C. taxifolia* en Méditerranée consti-

tue un événement écologique rare qu'il est important de ne pas négliger scientifiquement.

Remerciements

Ce travail a bénéficié d'un soutien financier de la C.E.E. (Life Programme : "Expansion de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée"), du Ministère de l'Environnement et du Secrétariat d'état à la Mer français. Nous tenons à remercier M. Olivier Sloeck (GIS Posidonie), M. C.H. Bianconi et l'équipe du Département "Environnement" du Conseil Général des Alpes-Maritimes pour leur participation aux campagnes de prélèvement, ainsi que les deux lecteurs anonymes pour leurs judicieuses remarques et leurs corrections.

RÉFÉRENCES

- Aleem A.A. (1992). *Caulerpa racemosa* (Chlorophyta) on the Mediterranean coast of Egypt. *Phycologia*, **31**, 205-206.
- Alongi G., M. Cormaci, G. Furnari et G. Giaccone (1993). Prima segnalazione di *Caulerpa racemosa* (Chlorophyceae, Caulerpaceae) per le coste italiane. *Boll. Acc. Gioenia Sci. nat.*, **26**, 342, 49-53.
- Ballesteros E. (1984). Els vegetals i la zonació litoral : espècies; comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. *Thèse Sciences naturelles, Universitat Barcelona*, 587 p.
- Bellan-Santini D. (1969). Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux (étude qualitative et quantitative de la frange supérieure). *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume, Fr.*, **47**, 1-294.
- Bellan-Santini D., P.M. Arnaud, G. Bellan et M. Verlaque (1994). Résultats préliminaires sur la faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia* des côtes de Provence (Méditerranée Nord-Occidentale), in : *First international. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 365-369.
- Belsher T., G. Youenou, J. Dimeet, J.M. Raillard, S. Bertrand et N. Mereau (1993). Evolution de *Caulerpa taxifolia* devant les côtes des Alpes-Maritimes et de la Principauté de Monaco. Observations par vidéo-tractée (mars et octobre 1992). *Rapp. IFREMER/Centre de Brest/Del*, 36 p.
- Boudouresque C.F., E. Ballesteros, N. Ben Maiz, F. Boisset, E. Bouladier, F. Cinelli, S. Cirik, M. Cormaci, A. Jeudy-de-Grissac, J. Laborel, E. Lanfranco, B. Lundberg, H. Mayhoub, A. Meinesz, P. Panayotidis, R. Semroud, J.M. Sinnassamy, A. Span et G. Vuignier (1990). Livre Rouge "Gérard Vuignier" des végétaux, peuplements et paysages marins menacés de Méditerranée. UNEP, IUCN et GIS Posidonie édit. *MAP technical Reports Series*, **43**, 250p.
- Boudouresque C.F., A. Meinesz, M. Verlaque et M. Knoepffler-Péguy (1992). The expansion of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean. *Cryptogam., Algol.*, **13**, 144-145.
- Coppejans E. (1980). Phytosociological studies on Mediterranean algal vegetation : rocky surfaces of the photophilic infralittoral zone, in : *The shore environment. 2. Ecosystems*, J.H. Price, D.E.G. Irvine & W.F. Farnham éditeurs, Systematics Ass. spec. Vol., **17b**, 371-393.
- Daget P. (1976). *Les modèles mathématiques en écologie*. Collection écologie, 8, Masson, Paris, 172 p.
- Dhondt F. et E. Coppejans (1977). Résultats d'une étude d'aire minima de peuplements algues photophiles sur substrat rocheux à Port-Cros et à Banyuls (France). *Rapp. Réunion. Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit.*, **24**, 4, 141-142.
- Frontier S. (1983). *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Collection Ecologie, 17, Masson, Paris, 494 p.
- Komatsu T., H. Molenaar, J. Blachier, D. Buckles, R. Lemée et A. Meinesz et (1994). Premières données sur la croissance saisonnière des stolons de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée, in : *First international. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 279-283.
- Lemée R., D. Pesando, M. Durand-Clément, A. Dubreuil, A. Meinesz, A. Guerriero et F. Pietra (1993). Preliminary survey of toxicity of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *J. appl. Phycol.*, **5**, 485-493.
- May V. (1976). Changing dominance of an algal species [*Caulerpa filiformis* (Suhr.) Hering]. *Telopea*, **1**, 136-138.
- Mayhoub H. (1976). Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Etude expérimentale sur la morphogénèse et le développement de quelques espèces peu connues. *Thèse de Sciences naturelles, Université de Caen, Fr.*, 286 p.
- Meinesz A. (1979). Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale). I. Morphogénèse et croissance dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Botanica mar.*, **22**, 27-39.
- Meinesz A. (1992). Modes de dissémination de l'algue *Caulerpa taxifolia* introduite en Méditerranée. *Rapp. Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit.*, **33**, 44.
- Meinesz A. et B. Hesse (1991). Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta*, **14**, 415-426.
- Meinesz A., J. de Vaugelas, L. Benichou, G. Caye, J.M. Cottalorda, L. Delahaye, M. Fèbvre, S. Garin, T. Komatsu, R. Lemée, X. Mari, H. Molenaar, L. Perney et A. Venturini (1993a). Suivi de l'invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Situation au 31 décembre 1992. Rapport Laboratoire Environnement marin littoral, Université de Nice-Sophia Antipolis, GIS Posidonie, Fr., 80 p.
- Meinesz A., J. de Vaugelas, B. Hesse et X. Mari (1993b). Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in Northern Mediterranean waters. *J. appl. Phycol.*, **5**, 141-147.
- Meinesz A., L. Benichou, J. Blachier, T. Komatsu, R. Lemée et X. Mari (1994a). Note préliminaire sur les variations saisonnières de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée, in : *First international. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 285-290.

Meinesz A., D. Pietkiewicz, T. Komatsu, G. Caye, J. Blachier, R. Lemée et A. Renoux-Meunier (1994b). Notes taxinomiques préliminaires sur *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa mexicana*, in : *First internation. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 105-114.

Ramade F. (1984). *Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale*. McGraw-Hill Publ., Paris, 403 p.

Ruitton S. et C.F. Boudouresque (1994). Impact de *Caulerpa taxifolia* sur une population de l'oursin *Paracentrotus lividus* à Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes, France), in : *First internation. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 371-378.

Vaugelas J. de, J. Blachier, J.M. Cottalorda, T. Komatsu, R. Lemée, A. Meinesz, H. Molenaar et D. Pietkiewicz (1994). Premiers résultats de la campagne de sensibilisation européenne sur l'invasion de *Caulerpa taxifolia*. Situation sur les côtes françaises de

la Méditerranée à la fin de 1993, in : *First internation. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 121-125.

Verlaque M. (1987). Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée Occidentale - Etude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations faune-flore. *Thèse Sciences naturelles, Université Aix-Marseille II, Fr.*, 389 p.

Verlaque M. (1994). Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta*, **17**, 1-23.

Villèle X. de et M. Verlaque (1994). Incidence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur le phytobenthos de Méditerranée occidentale. 1. L'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, in : *First internation. Workshop on Caulerpa taxifolia*, C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez édit., GIS Posidonie Publ., Fr., 343-347.
