

**ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE À LONG TERME
DES PEUPELEMENTS DE POISSONS
DES HERBIERS À *POSIDONIA OCEANICA*
DE LA RÉSERVE NATURELLE DE SCANDOLA
(CORSE, MÉDITERRANÉE NORD-OCCIDENTALE)**

par

Patrice FRANCOUR (1)

RÉSUMÉ. De 1989 à 1999, les peuplements de poissons des herbiers à *Posidonia oceanica* de la réserve naturelle de Scandola ont été échantillonnés à l'aide d'une méthode visuelle non destructive. Les dénombrements ont été réalisés sur treize stations réparties en trois secteurs: zone hors réserve (aucune protection), réserve non intégrale (pêche professionnelle sur dérogation) et réserve intégrale (protection totale). La richesse spécifique par transect et la densité moyenne montrent des fluctuations entre années, mais au cours des dix années de suivi, elles montrent une plus faible variabilité inter-annuelle en zone protégée. Le degré de variabilité est plus faible pour le peuplement total que pour les principales familles (Labridae, Sparidae et Serranidae). Les espèces à longue durée de vie comme *Serranus scriba* montrent une plus faible variabilité, c'est-à-dire une plus grande inertie, que les espèces à courte durée de vie comme *Symphodus ocellatus*. La résilience du peuplement échantillonné (effet tampon) n'est pas affectée par l'hétérogénéité spatiale, mais est dépendante du niveau de protection. La plus grande densité de prédateurs (Serranidae) dans les herbiers de la zone protégée et dans les zones rocheuses proches exerce probablement une plus grande pression sur les peuplements de poissons inféodés aux herbiers. Cette plus grande pression de prédation, associée à l'absence totale de pêche, peut expliquer la mise en place d'un effet tampon. Bien que de telles études à long terme soient rares, les données disponibles laissent penser qu'en zone protégée, les peuplements de poissons des herbiers de phanérogames montrent un niveau de résilience assez élevé vis-à-vis des perturbations environnementales. Par ailleurs, ce travail souligne la nécessité d'entreprendre des suivis à long terme avant de pouvoir dégager des conclusions pertinentes dans l'étude des peuplements de poissons en zone littorale.

ABSTRACT. Long term monitoring of *Posidonia oceanica* fish assemblages of the Scandola Marine Reserve (Corsica, northwestern Mediterranean).

From 1989 to 1999, fish assemblages were sampled by a non destructive visual census method in *Posidonia oceanica* seagrass beds of the Scandola marine reserve. Censuses were carried out at 13 stations belonging to 3 sectors: outside the reserve (no protection), non integral reserve (professional fishermen allowed with special permit) and integral reserve (no take area). The species richness by transect and mean density exhibited yearly fluctuations, but over the decade, were less variable in protected sectors than in the non protected sector. The level of variation of total fish assemblage density is lower than those of the main families (Labridae, Sparidae and Serranidae). The long-lived species (e.g., *Serranus scriba*) displayed lower density variations, i.e., higher inertia, that short-lived species (e.g., *Symphodus ocellatus*). The resilience of the assemblage (buffer effect) was not affected by spatial heterogeneity, but is related to the level of protection. The higher densities of predator in protected seagrass beds (e.g., Serranidae) and in bordering rocky areas could involve a higher predation pressure upon *Posidonia oceanica* fish assemblage. The buffer effect may be linked to this increase in predation pressure and fishing prohibition. While long-term data are scarce, available information suggests that, due to protection inside marine protected area, fish assemblages of seagrass beds might be relatively resilient to environmental

(1) Laboratoire Environnement Marin Littoral, Faculté des Sciences, Université Nice-Sophia Antipolis, Parc Valrose, 06108 Nice Cedex 2, FRANCE. [francour@unice.fr]

perturbations. This study highlights the necessity of long-term surveys to support pertinent conclusions on the dynamics of coastal fish assemblages.

Keywords. Fish assemblages - *Posidonia* seagrass beds - Long term monitoring - Marine protected areas - Buffer effect.

Les aires marines protégées ont pour but de préserver les ressources génétiques et de protéger les espèces menacées (Brekel, 1979 in Kennedy, 1990; Salm, 1984a), mais elles permettent également de maintenir la rentabilité des rendements de la pêche régionale (Dugan et Davis, 1993; Agardy, 1994) et d'accroître l'attrait touristique (Savina et White, 1986; Jones, 1999). L'aménagement des aires marines protégées s'appuie souvent plus sur des théories non vérifiées que sur des données techniques de terrain (Salm, 1984b; Jones, 1994). En Méditerranée, les études biologiques concernant les aires marines protégées sont encore peu nombreuses et récentes. Après les premiers travaux de Bell (1983) à Banyuls et de Harmelin à Port-Cros (1984, 1987), il faut attendre 1988 pour qu'un programme de recherche débute dans la réserve naturelle de Scandola en Corse (Francour, 1989) ou des îles Mèdes en Espagne (Garcia-Rubies et Zabala, 1990). Les études réalisées en Méditerranée ou sur d'autres façades maritimes concernent principalement les substrats durs (roche, récifs coralliens) et plus rarement les herbiers de phanérogames marines (Francour, 1989, 1991a, 1994; Francour et Le Direach, 1994, 1998).

L'effet réserve possède une composante spatiale et une composante temporelle. La composante spatiale représente les différences pouvant exister entre secteurs protégés et non protégés et permet de définir l'effet réserve tel qu'il est le plus classiquement reconnu dans plusieurs études (Russ et Alcalá, 1989; Garcia-Rubies et Zabala, 1990; Francour, 1991a; Harmelin *et al.*, 1995). La composante temporelle a été peu étudiée en zone littorale (voir Jackson et Jones, 1999) et dans les aires marines protégées; seul Francour (1994, 1996) a effectué des études pluriannuelles (5 années). Dans les herbiers à *P. oceanica*, ces études ont permis de mettre en évidence une certaine stabilité temporelle de la densité des peuplements de poissons appelée effet tampon (Francour, 1991b, 1994). En milieux rocheux, cette composante temporelle semble beaucoup moins importante que la composante spatiale (Francour, 1994; Harmelin *et al.*, 1995). L'échantillonnage des peuplements de poissons des herbiers de la Réserve naturelle de Scandola a donc été poursuivi (1989-1999) pour vérifier la validité de cet effet tampon et répondre aux questions suivantes: (1) La stabilité du peuplement dans la réserve, par rapport à la zone hors réserve, est-elle conservée sur une longue période (10 ans)? (2) Les variabilités d'abondance des différentes familles et des principales espèces de poissons sont-elles du même ordre que celle du peuplement total? (3) Quels mécanismes biologiques permettent d'expliquer l'effet tampon?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été menée dans la réserve naturelle de Scandola, créée en 1975 (Corse, Méditerranée nord-occidentale; Fig. 1), de 1989 à 1999 (excepté en 1998), entre juin et septembre. L'ichtyofaune de l'herbier à *Posidonia oceanica* a été échantillonnée en zone superficielle (moins de 10 m de profondeur), dans treize stations réparties en trois secteurs: une station dans la réserve intégrale (RI, 72 ha, protection intégrale du milieu marin), cinq stations dans la réserve non-intégrale (RNI, 928 ha, protection partielle; la pêche professionnelle est

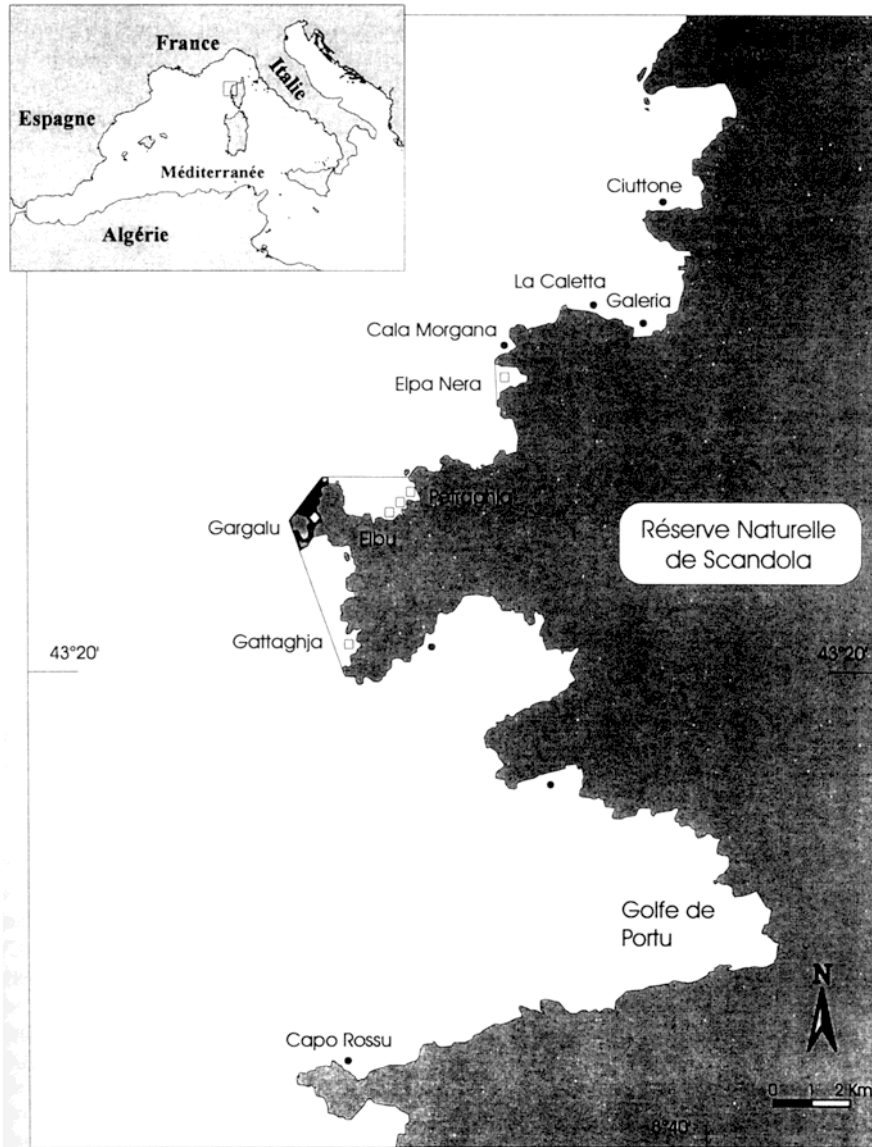


Fig. 1. Localisation des différentes stations (cercles noir ou blanc) échantillonnées dans l'herbier à *Posidonia oceanica* entre 1989 et 1999, à Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). Dans la réserve intégrale (noire), la protection est totale et dans la réserve non intégrale (délimitée par un trait), seuls les pêcheurs professionnels sont autorisés, sur dérogation, à travailler. [Location of *Posidonia oceanica* seagrass beds sampled (black or white circles) at Scandola (Corsica, northwestern Mediterranean) from 1989 to 1999. The integral reserve (black) is a no-take area and in the non-integral reserve (line limited) only professional fishermen are allowed to fish with special permits.]

tolérée sur dérogation, mais la pêche amateur, la chasse sous-marine et la plongée sous-marine sont interdites) et sept stations à l'extérieur de la réserve, quatre au Nord et trois au Sud (HR, aucune mesure de protection) (Fig. 1). Au moins une station par secteur a été échantillonnée chaque année et chaque station a été échantillonnée au minimum trois années consécutives.

La totalité du peuplement ichthyologique présent (Miniconi *et al.*, 1990; Francour et Finelli, 1991) n'a pas été échantillonnée; seules 18 espèces ou items (Tableau 1) ont été retenues et constituent le peuplement échantillonné (Harmelin-Vivien et Francour, 1992). L'échantillonnage a été réalisé le long de transects (20 m x 2 m) à l'aide d'une méthode non destructive, bien adaptée aux aires marines protégées (Bell, 1983) et aux herbiers à *P. oceanica* (Francour, 1999). Les données proviennent de 660, 640 et 190 transects pour, respectivement, le secteur hors réserve, la réserve non-intégrale et la réserve intégrale.

Les variations interannuelles de densité sur l'ensemble de la période d'échantillonnage ont été estimées à l'aide du coefficient de variation (CV = écart-type/moyenne; Holbrook *et al.*, 1994). Pour des contraintes d'échantillonnage évidentes, le nombre de stations suivies chaque année par secteur n'a pas été constant. Nous avons donc calculé les coefficients de variation pour la période 1989-1999 en prenant une valeur moyenne par secteur (plusieurs stations regroupées) et par année (n = 10 pour HR, RNI et RI), mais également en considérant tous les couples stations x années (n = 34, 33 et 10, respectivement pour HR, RNI et RI). Le premier coefficient de variation, CV₁, permet d'apprécier la variabilité entre secteurs dont le niveau de protection diffère. En revanche, le deuxième coefficient de variation calculé, CV₂, prend en compte la diversité des différentes stations au sein d'un même secteur. Les comparaisons entre coefficients de variation ont été réalisées à l'aide du test proposé par Miller (1991, *in* Zar, 1999) pour deux coefficients et étendu à plus de deux coefficients par Feltz et Miller (1996, *in* Zar, 1999). Les comparaisons multiples de moyennes ont été effectuées à l'aide d'une analyse de variance paramétrique à deux facteurs (année et niveau de protection). Si l'hypothèse nulle d'égalité des moyennes est rejetée, les différences entre couples de valeurs ont été recherchées à l'aide du test de Newman-Keuls-Student (Zar, 1999; logiciel Statistica).

RÉSULTATS

Pour la période 1989-1999, la richesse spécifique moyenne par transect (RS) a évolué de façon comparable entre les trois secteurs et présente peu de variations interannuelles (CV compris entre 12 et 16% selon les secteurs; Fig. 2). Après une période de décroissance (1989-

Tableau 1. Liste des espèces ou items échantillonnées sur les différentes stations entre 1989 et 1999. [List of the species sampled in the different stations from 1989 to 1999.] * *Labrus merula* et *L. viridis*.

Labridae	Mugilidae
<i>Coris julis</i>	Mullidae
<i>Labrus</i> spp. *	<i>Mullus surmuletus</i>
<i>Symphodus cinereus</i>	Serranidae
<i>Symphodus doderleini</i>	<i>Serranus cabrilla</i>
<i>Symphodus mediterraneus</i>	<i>Serranus scriba</i>
<i>Symphodus melanocercus</i>	Sparidae
<i>Symphodus ocellatus</i>	<i>Diplodus annularis</i>
<i>Symphodus roissali</i>	<i>Sarpa salpa</i>
<i>Symphodus rostratus</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>
<i>Symphodus tinca</i>	

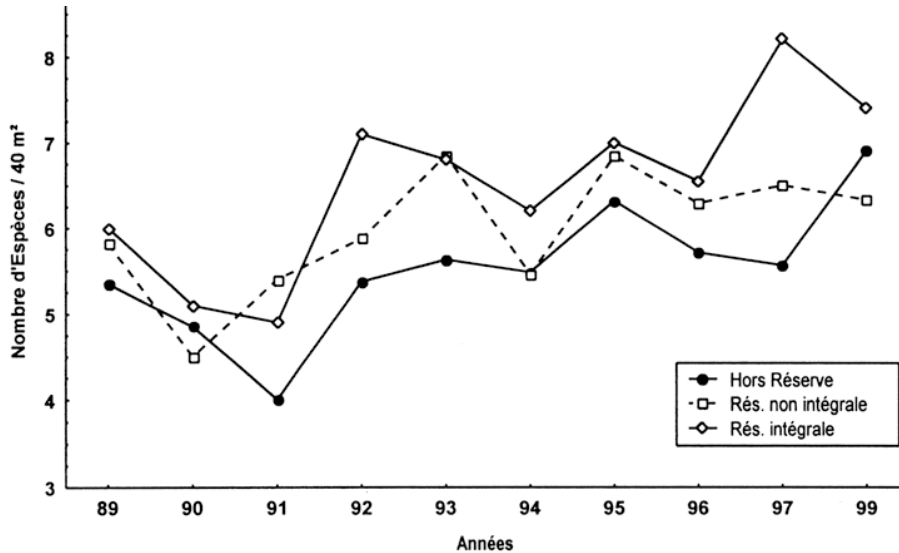


Fig. 1. Nombre moyen d'espèces échantillonnées par transect de 40m² entre 1989 et 1999 dans les trois secteurs de la Réserve naturelle de Scandola. [Mean species richness by 40m² transect from 1989 to 1999 inside the three sectors of the marine reserve of Scandola.]

1991), puis d'augmentation (1991-1992), elle s'est stabilisée et présente, dans la réserve intégrale, des valeurs toujours significativement supérieures à celle du secteur hors réserve ($p < 0,05$). La richesse spécifique moyenne dans la réserve non intégrale (RS_{RNI}) présente des valeurs intermédiaires. Toutefois, certaines années (1990, 1994, 1999), RS_{HR} est supérieure ou ne diffère pas significativement de RS_{RNI} ($p < 0,02$).

Les densités du peuplement échantillonné présentent des variations interannuelles marquées quel que soit le secteur ($p < 0,01$; Fig. 3). Elles ne diffèrent pas significativement entre secteurs ($p < 0,36$) bien que, certaines années, les densités estimées hors réserve soient plus importantes que celles qui sont calculées dans la réserve intégrale ($p < 0,03$). Les densités

Tableau 1. Densité moyenne des trois principales familles et du peuplement total échantillonné (nb.ind./100m² ± erreur standard) pour la période 1989-1999 dans les trois secteurs de la Réserve naturelle de Scandola. Le nombre de transects par secteur (entre parenthèses) et les résultats de l'ANOVA à deux facteurs (p: risque de première espèce) sont également indiqués. [Mean density of the sampled fish assemblage and of the three main families (nb. ind./100m² ± standard error) for the 1989-1999 period inside the three sectors of the marine reserve of Scandola. The number of transects per sector (in brackets) and the results of 2-ways-ANOVA (p: significant level) are figured.]

	Labridae	Sparidae	Serranidae	Total
Hors Réserve (660)	2,67 ± 0,10	0,99 ± 0,05	0,24 ± 0,01	6,54 ± 0,19
Réserve non intégrale (640)	2,49 ± 0,09	1,48 ± 0,07	0,24 ± 0,01	6,09 ± 0,17
Réserve intégrale (190)	2,50 ± 0,15	1,21 ± 0,11	0,34 ± 0,02	5,40 ± 0,27
P secteur	0,19	< 0,001	< 0,001	0,36
P année	0	< 0,001	0	0
P interaction	0,002	0,09	0,003	0,03

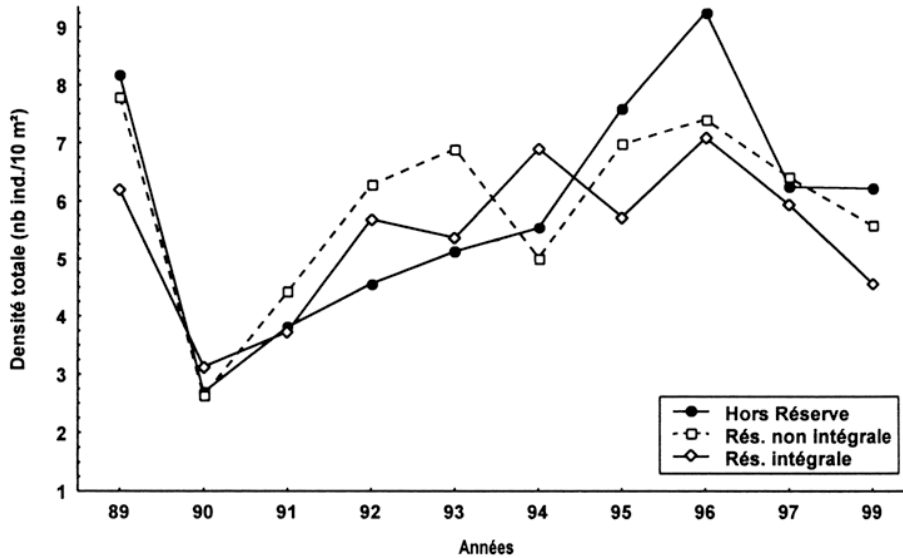


Fig. 3. Fluctuations de la densité moyenne du peuplement total échantillonné (nb. ind./10m²) entre 1989 et 1999 dans les trois secteurs de la Réserve naturelle de Scandola. [Mean density variations of the sampled fish assemblage (nb. ind./10m²) from 1989 to 1999 inside the three sectors of the marine reserve of Scandola.]

moyennes des trois principales familles, Labridae (8 espèces), Sparidae (9 espèces) et Serranidae (2 espèces), sont sensibles au facteur année ($p < 0,001$; Tableau II) et au facteur protection ($p < 0,001$), excepté pour les Labridae ($p = 0,19$; Tableau II).

Entre 1989 et 1992, la densité moyenne a fluctué de façon considérable dans les trois secteurs, avec un minimum en 1990, puis une augmentation en 1991 et 1992 (Fig. 3). Par la suite, dans les secteurs protégés (RI et RNI), les densités sont restées relativement stables entre 1992 et 1999 ($CV_1 = 3,15$ et $14,80\%$ respectivement; une donnée moyenne par année et par secteur, $n = 7$ années) alors qu'elles ont plus fortement varié hors réserve ($CV_1 = 25,24\%$; $p = 0,05$; Tableau III). Les coefficients de variations calculés pour les principales familles sont plus importants que ceux qui ont été calculés pour le peuplement total, quel que soit le secteur considéré, mais ils ne dépassent jamais 36% pour la période 1992-1999 (Tableau III).

Les coefficients de variations obtenus pour la période 1989-1999 en considérant tous les couples stations x années (CV_2 , $n = 34$, 33 et 10 respectivement pour HR, RNI et RI) sont plus importants que ceux qui ont été calculés sur dix valeurs seulement car ils tiennent compte de la diversité des différentes stations au sein d'un même secteur. Toutefois, aucun coefficient de variation ne dépasse 60% (Tableau III).

Pour les Labridae, les valeurs calculées sont similaires entre les deux modes de calcul et les coefficients de variation (CV_1 et CV_2) sont plus faibles dans la réserve intégrale qu'à l'extérieur (Tableau III). Pour les Serranidae, en considérant les stations individuellement, les coefficients de variation augmentent légèrement ($CV_2 > CV_1$), mais restent toujours inférieurs aux valeurs calculées pour la réserve intégrale, quel que soit le mode de calcul. Pour ces deux familles, l'hétérogénéité entre les différentes stations est donc limitée. Pour les Sparidae, l'augmentation des coefficients de variation est sensible ($CV_2 > CV_1$) et la valeur calculée dans la réserve intégrale n'est plus systématiquement la valeur la plus faible (Tableau III). Cette plus grande variabilité traduit certainement une hétérogénéité des densités de

Sparidae dans les différentes stations. Enfin, sur la totalité de la période d'échantillonnage (1989-1999), les coefficients de variation calculés pour les différentes familles, quel que soit le mode de calcul, restent toujours supérieurs à ceux qui sont calculés pour le peuplement total.

DISCUSSION

L'analyse de la richesse spécifique par transect et de la densité sur une période de dix années a montré que des variations interannuelles nettes existent, mais que les particularités de chaque secteur ont été conservées: la richesse spécifique par transect est généralement supérieure dans la réserve et les densités ne sont pas significativement différentes entre secteurs. Dans les trois secteurs étudiés, une forte diminution a été notée en 1990 pour les valeurs de densité et en 1990-1991 pour la richesse spécifique. Il faut souligner que le retour au niveau d'abondance précédent a été atteint dès 1993, pour la réserve, et seulement en 1994-1995, en dehors. Ces deux diminutions sont probablement dues à un événement spectaculaire qui a pu affecter l'ensemble de la zone de Scandola.

Tableau III.1. Coefficients de variation pour les principales familles et pour le peuplement total échantillonné sur la période 1989-1999. Le calcul est fait avec une valeur moyenne par an et par secteur (n=10) ou avec une valeur par station et par année (n=34, 33 et 10, pour, respectivement, le secteur hors réserve, HR, la réserve non-intégrale, RNI et la réserve intégrale, RI). Pour la période 1992-1999 (n=7), les coefficients de variation des principales familles et espèces et du peuplement total sont également indiqués. [Coefficients of variation of the main families and of the sampled fish assemblage during 1989-1999 sampling period. Calculus have been done considering one average per year and per sector (n=10) or considering one mean value per station and per year (n=34, 33, and 10, respectively for the unprotected area, HR, the non-integral reserve, RNI, and the no-take area, RI). For the 1992-1999 sampling period (n=7), the coefficients of variation of the main species and families and of the sampled fish assemblage are figured.]

CV ₁ - 1989-1999	HR (n = 10)	RNI (n = 10)	RI (n = 10)
Labridae	0,5752	0,5992	0,3836
Sparidae	0,2546	0,3755	0,3826
Serranidae	0,2962	0,2216	0,4050
Total	0,3416	0,2642	0,2367
CV ₂ - 1989-1999	HR (n = 34)	RNI (n = 33)	RI (n = 10)
Labridae	0,5691	0,5936	0,3836
Sparidae	0,4655	0,5109	0,3826
Serranidae	0,3251	0,3397	0,4050
Total	0,4108	0,3410	0,2367
CV ₁ - 1992 - 1999	HR (n = 7)	RNI (n = 7)	RI (n = 7)
Labridae	0,3518	0,3099	0,2347
Sparidae	0,2606	0,3061	0,3349
Serranidae	0,2170	0,2118	0,3479
Total	0,2524	0,1315	0,1480
<i>Symphodus ocellatus</i>	0,3695	0,3728	0,2982
<i>Coris julis</i>	0,5197	0,4622	0,3531
<i>Diplodus annularis</i>	0,3478	0,3355	0,3134
<i>Serranus scriba</i>	0,1881	0,1213	0,4552

L'analyse des coefficients de variation a montré que les densités des peuplements de poissons de l'herbier à *Posidonia oceanica* à Scandola ne sont pas significativement différentes entre secteurs, mais présentent, dans la réserve intégrale, des variations interannuelles plus faibles que celles qui sont enregistrées hors réserve. Ces données confirment les premiers résultats publiés sur l'effet tampon après analyse de cinq années d'échantillonnage seulement (Francour, 1994). L'amplitude de variation plus faible dans le secteur protégé semble être une caractéristique générale, vérifiée aussi bien lorsque le calcul prend en compte toutes les données (les différentes stations d'un secteur) qu'avec seulement une valeur moyenne par secteur (HR, RNI ou RI). Sur une décennie, les variations de densité du peuplement total sont donc "tamponnées", amorties, dans le secteur en protection totale par rapport au secteur où toutes les formes de pêche sont autorisées.

Les variations calculées pour les principales familles, ou pour les principales espèces, sont toujours supérieures, quel que soit le mode de calcul, aux coefficients de variation calculés pour la totalité du peuplement échantillonné, excepté pour les Serranidae et en particulier *Serranus scriba*. De plus, sans tenir compte de la période de forte décroissance de la densité et de la richesse spécifique (1989-1990 ou 1991), les coefficients de variation diffèrent entre espèces. Les valeurs élevées obtenues pour *Coris julis* (plus de 35%) traduisent probablement une plus grande variance introduite dans les dénombrements *in situ* par une forte abondance de cette espèce et un comportement peu craintif vis-à-vis du plongeur. Pour les trois autres espèces, quel que soit le secteur considéré, les variations interannuelles sont plus marquées pour *Symphodus ocellatus* (Labridae) et *Diplodus annularis* (Sparidae), espèces à faible durée de vie (respectivement, 4 ans; Quignard, 1966 et 5-6 ans; Wassef, 1985), que pour *Serranus scriba* (Serranidae), espèce à durée de vie plus longue (8-9 ans; Bouain, 1983). Holbrook *et al.* (1994) ont obtenu des résultats similaires pour les peuplements de poissons en milieux rocheux tempérés et ont supposé que la coexistence de plusieurs classes d'âge chez les espèces à longue durée de vie pouvait tamponner les fluctuations de courtes périodes. Nous avons considéré dans notre étude un nombre de stations plus important que Holbrook *et al.* (1994). Les variations que nous constatons reflètent donc également, pour certaines espèces ou familles, les hétérogénéités spatiales, impossibles à supprimer totalement lors du choix des stations.

Les variations d'abondance moins importantes pour le peuplement total que pour les différentes familles, quel que soit le secteur, peuvent être dues à des phénomènes de compensation résultant de la présence en un même lieu de nombreuses espèces et de nombreuses classes d'âge ('storage effect' de Warner et Chesson, 1985). L'inertie relative du peuplement total due à la présence d'espèces à longue durée de vie, telle que la suppose Holbrook *et al.* (1994), ne semble pas intervenir dans l'herbier à *P. oceanica*, puisque les espèces numériquement dominantes, les Labridae du genre *Symphodus*, sont généralement des espèces à courte durée de vie (Quignard, 1966). Cette inertie peut donc expliquer les faibles coefficients de variation obtenus pour certaines espèces, mais pas ceux qui sont obtenus pour l'ensemble du peuplement.

La différence de variabilité du peuplement total entre la réserve et l'extérieur ne semble pas due aux conditions abiotiques. En effet, d'une part, il est plus facile de trouver des stations comparables dans l'herbier à *P. oceanica* qu'en milieu rocheux et, d'autre part, le recours à l'échantillonnage visuel permet de s'assurer de la relative homogénéité du substrat. En conséquence, l'influence du facteur réserve n'est pas masquée ici par un effet "habitat", biais trop souvent présent dans la littérature (Garcia-Charon et Pérez-Ruzafa, 1999). Le niveau de protection légale, c'est-à-dire l'existence ou l'absence d'une pression de pêche (amateur et/ou professionnelle), apparaît donc comme le principal facteur expliquant la stabilité observée du peuplement total. En dehors de la zone protégée, l'intensité de la pression de

pêche induit des variations marquées du peuplement. Dans la réserve naturelle de Scandola, comme dans les autres réserves de Méditerranée où la pêche est strictement interdite, la densité de poissons prédateurs est plus importante en secteur protégé qu'en secteur non protégé, aussi bien en milieu rocheux (Garcia-Rubies et Zabala, 1990; Francour, 1991; Harmelin *et al.*, 1995; Vacchi *et al.*, 1997) que dans l'herbier à *P. oceanica* (Serranidae en particulier; Francour, 1994 et présente étude). La pression de prédation sur les juvéniles ou sur les adultes doit donc être plus élevée, comme cela a été démontré pour les oursins (Sala et Zabala, 1996; Sala, 1997). Même si la variabilité du recrutement des poissons est importante dans l'herbier à *P. oceanica* (Francour et Le Direach, 1994, 1998), cette pression de prédation doit contribuer à tamponner les fluctuations annuelles d'abondance en l'absence de pêche.

Malgré la relative stabilité temporelle observée dans cette étude, le peuplement total échantillonné reste sensible aux fluctuations de grande ampleur comme celle qui l'a touché en 1990-1991. Cependant, la protection a permis une récupération plus rapide des peuplements dans la réserve, aussi bien en terme d'abondance que de richesse spécifique. Cela peut traduire pour les peuplements de poissons des herbiers à *P. oceanica* des "performances" (selon la terminologie de Naeem *et al.*, 1994) supérieures en zone protégée. Il conviendrait donc de poursuivre ce type d'analyse en comparant les performances (production secondaire en particulier) des peuplements de poissons entre des secteurs protégés et d'autres non protégés.

En conclusion, la variabilité interannuelle modérée est bien une caractéristique générale des peuplements de poissons des herbiers à *P. oceanica* en zone protégée et cette étude confirme l'hypothèse d'un effet tampon avancée par Francour (1991b, 1994). Les deux facteurs, absence de pêche et augmentation de la prédation, agissent en synergie et constituent le principal moteur de l'effet tampon. Enfin, les résultats obtenus ici confirment la nécessité d'entreprendre des suivis pluriannuels (5 à 10 ans) pour vérifier l'existence d'un effet réserve. Les comparaisons ne s'appuyant que sur une ou deux années d'échantillonnage (Dufour *et al.*, 1995), même si elles représentent actuellement une part importante des études consacrées aux écosystèmes littoraux (Jackson et Jones, 1999), peuvent conduire à des conclusions faiblement pertinentes.

RÉFÉRENCES

- AGARDY M.T., 1994. Advances in marine conservation: The role of marine protected areas. *Tree*, 9(7): 267-270.
- BELL J.D., 1983. Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the north-western Mediterranean sea. *J. Appl. Ecol.*, 20: 357-369.
- BOUAIN A., 1983. La croissance linéaire des serrans des côtes sud-est de la Tunisie. *Rapp. P. Comm. Int. Explor. Sci. Mer Médit.*, 28(5): 87-91.
- DUFOUR V., JOUVENEL J.Y. & R. GALZIN, 1995. Study of a Mediterranean reef fish assemblage. Comparisons of population distribution between depths in protected and unprotected areas over one decade. *Aquat. Living Resour.*, 8: 17-25.
- DUGAN J.E. & G.E. DAVIS, 1993. Applications of marine refugia to coastal fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2029-2042.
- FRANCOUR P., 1989. Les peuplements ichtyologiques de la réserve de Scandola: influence de la réserve intégrale. *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, 21: 33-93.
- FRANCOUR P., 1991a. The effect of protection level on a coastal fish community at Scandola, Corsica. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 46: 65-81.
- FRANCOUR P., 1991b. Ichtyofaune de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). Influence spatiale et temporelle de l'effet de réserve. *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, 31: 1-33.

- FRANCOUR P., 1994. **B**luriannual analysis of the reserve effect on ichthyofauna in the Scandola natural reserve (Corsica, northern-occidental Mediterranean). *Oceanol. Acta*, 17(3): 309-317.
- FRANCOUR P., 1996. **B**'ichthyofaune de l'herbier à *Posidonia oceanica* dans la réserve marine de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale): influence des mesures de protection. *J. Rech. Océanogr.*, 21: 29-34.
- FRANCOUR P., 1999. **A** critical review of adult and juvenile fish sampling techniques in *Posidonia oceanica* seagrass beds. *Nat. Sicil.*, 23(suppl.): 33-57.
- FRANCOUR P. & F. FINELLI, 1991. **B**omplément à l'inventaire des poissons marins de la réserve de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, 31: 35-53.
- FRANCOUR P. & L. LE DIREACH, 1994. **B**recrutement de l'ichthyofaune dans l'herbier superficiel à *Posidonia oceanica* de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale): données préliminaires. *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, 46: 71-91.
- FRANCOUR P. & L. LE DIREACH, 1998. **B**recrutement de *Diplodus annularis* (Sparidae) dans la réserve naturelle de Scandola (Corse). *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, 57: 42-75.
- GARCIA-CHARTON J.A. & A. PÉREZ-RUZAFÁ, 1999. **B**ecological heterogeneity and the evaluation of the effects of marine reserves. *Fish. Res.*, 42: 1-20.
- GARCIA-RUBIES A. & M. ZABALA, 1990. **B**ffects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean). *Sci. Mar.*, 54: 317-328.
- HARME LIN J.G., 1984. **B**suivi des peuplements ichthyologiques du Parc national de Port-Cros (Méditerranée, France). Mise en place d'un suivi périodique. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 10: 165-168.
- HARME LIN J.G., 1987. **B**structure et variabilité de l'ichthyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc national de Port-Cros, France). *P. S. Z. N. I. Mar. Ecol.*, 8: 263-284.
- HARME LIN J.G., BACHET F. & F. GARCIA, 1995. **B**editerranean marine reserves: Fish indices as tests of protection efficiency. *P. S. Z. N. I. Mar. Ecol.*, 16: 233-250.
- HARME LIN-VIVIEN M.L. & P. FRANCOUR, 1992. **B**rawling or visual censuses **B** Methodological bias in the assessment of fish populations in seagrass beds. *P. S. Z. N. I. Mar. Ecol.*, 13: 41-51.
- HOLBROOK S.J., KINGSFORD M.J., SCHMITT R.J. & J.S. STEPHENS Jr., 1994. **B**patial and temporal patterns in assemblages of temperate reef fish. *Am. Zool.*, 34: 463-475.
- JACKSON G. & G.K. JONES, 1999. **B**patial and temporal variation in nearshore fish and macroinvertebrate assemblages from a temperate Australian estuary over a decade. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 182: 253-268.
- JONES P.J.S., 1994. **B**a review and analysis of the objectives of marine nature reserves. *Ocean Coast. Manage.*, 24: 149-178.
- JONES P.J.S., 1999. **B**marine nature reserves in Britain: past lessons, current statuts and future issues. *Mar. Pol.*, 23(4-5): 375-396.
- KENNEDY A.D., 1990. **B**marine reserve management in developing nations: Mida-Creek - A case study from East Africa. *Ocean Shoreline Manage.*, 14: 105-132.
- MINICONI R., FRANCOUR P. & C.H. BIANCONI, 1990. **B**hventaire de la faune ichthyologique de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Cybium*, 14(1): 77-89.
- NAEEM S., THOMPSON L.J., LAWLER S.L., LAWTON J.H. & R.M. WOODFIN, 1994. **B**Declining biodiversity can alter performance of ecosystems. *Nature*, 368: 734-737.
- QUIGNARD J.P., 1966. **B**recherches sur les Labridae (Poissons téléostéens Perciformes) des côtes européennes. Systématique et biologie. *Nat. Monspel.*, 5: 1-247.
- RUSS G.R. & A.C. ALCALA, 1989. **B**ffects of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 56: 13-27.
- SALA E., 1997. **B**he role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community. II. Epifaunal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 212: 45-60.
- SALA E. & M. ZABALA, 1996. **B**ish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 71-81.
- SALM R.V., 1984a. **B**ecological boundaries for coral-reef reserves: Principles and guidelines. *Environ. Conserv.*, 11: 209-215.

- SALM R.V., 1984b. **□** Marine and coastal protected areas: A guide for planners and managers. 302 **□**. Geneva: IUCN.
- SAVINA G.C. & A.T. WHITE, 1986. **□** A tale of two islands: Some lessons for marine resource management. *Environ. Conserv.*, 13: 107-113.
- VACCHI M., BUSSOTTI S., GENTILE G. & P. GUIDETTI, 1997. **□** Notes on the fish fauna of Gorgona island (Ligurian sea, north-western Mediterranean). *Doriana*, 6(298): 1-10.
- WARNER R.R. & P.L. CHESSON, 1985. **□** Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *Am. Nat.*, 125: 769-787.
- WASSEF E.A., 1985. **□** Comparative biological studies of four *Diplodus* species (Pisces, Sparidae). *Cybium*, 9(3): 203-215.
- ZAR J.H., 1999. **□** Biostatistical Analysis. 4th edit. 663 **□**. Prentice-Hall International publ.

Reçu le 01.04.2000.

Accepté pour publication le 06.10.2000.