



**HAL**  
open science

**BIOLOGIE DE PARACENTROTUS LIVIDUS  
(LAMARCK) SUR SUBSTRAT ROCHEUX EN  
CORSE (MÉDITERRANÉE, FRANCE) :  
ALIMENTATION DES ADULTES** Biology of  
**Paracentrotus lividus (Lamarck) on rocky bottoms in  
Corsica (Mediterranean, France) : Diet of adults**

Marc Verlaque, Henri Nédelec

► **To cite this version:**

Marc Verlaque, Henri Nédelec. BIOLOGIE DE PARACENTROTUS LIVIDUS (LAMARCK) SUR SUBSTRAT ROCHEUX EN CORSE (MÉDITERRANÉE, FRANCE) : ALIMENTATION DES ADULTES Biology of Paracentrotus lividus (Lamarck) on rocky bottoms in Corsica (Mediterranean, France) : Diet of adults. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1983, 33, pp.191 - 201. hal-03012949

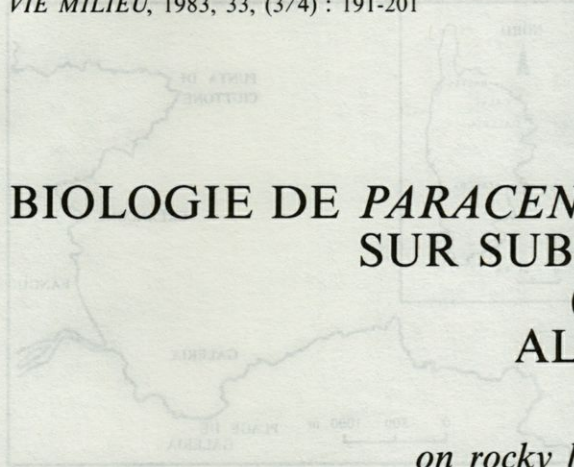
**HAL Id: hal-03012949**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03012949v1>**

Submitted on 18 Nov 2020

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

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



# BIOLOGIE DE *PARACENTROTUS LIVIDUS* (LAMARCK) SUR SUBSTRAT ROCHEUX EN CORSE (MÉDITERRANÉE, FRANCE) : ALIMENTATION DES ADULTES

*Biology of Paracentrotus lividus (Lamarck)  
on rocky bottoms in Corsica (Mediterranean, France) :  
Diet of adults*

Marc VERLAQUE et Henri NÉDELEC

Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie végétale marine,  
Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille Cédex 9

PARACENTROTUS LIVIDUS  
OURSIN  
ALIMENTATION  
PHYTOBENTHOS  
BROUTAGE  
CORSE

**RÉSUMÉ.** — En Corse, l'examen des contenus digestifs des *Paracentrotus lividus* adultes des substrats rocheux indique très clairement que cette espèce est essentiellement herbivore. Au sein des phytocénoses photophiles infralittorales denses, son alimentation est sélective : il a un comportement de brouteur et consomme, le plus souvent, les Algues photophiles dressées ainsi que les espèces à caractère saisonnier très marqué. L'impact de l'Oursin sur le peuplement algal est très net : il induit un faciès de broutage dominé par des Algues encroûtantes et des Ephemerophyceae (jardins à *P. lividus*). Bien que l'Oursin occupe une zone dénudée, il consomme le peuplement dense à la lisière du jardin. Le comportement de « couverture » semble jouer un rôle important dans la collecte de la nourriture (Algues et feuilles de *Posidonia oceanica* en épaves).

PARACENTROTUS LIVIDUS  
SEA URCHIN  
DIET  
PHYTOBENTHOS  
GRAZING  
CORSICA

**ABSTRACT.** — In Corsica, the qualitative and quantitative analysis of gut contents of *Paracentrotus lividus* adults settled on rocky bottoms shows that it is essentially herbivorous. In dense photophilic infralittoral algal beds, this diet is selective : it has a grazing behaviour and it feeds especially on the erect photophilic algae. *P. lividus* prefers species with highly seasonal development. It may entail an imbalance in the phytobenthic community (*Cystoseiretum*) : it induces a grazing facies dominated by some encrusting algae and some Ephemerophyceae (*P. lividus* gardens). Although these urchins stay in bare patches of substrate, they graze in the surrounding dense algal settlement. The « heaping » behaviour seems to play a prominent part in the collecting of food (drift algae, drift *Posidonia* leaves).

## INTRODUCTION

Au stade actuel de la description des peuplements phytobenthiques en Méditerranée, il devient nécessaire de prendre en compte l'impact des herbivores.

En raison, d'une part d'une alimentation souvent plus sélective que l'on a pu le croire, d'autre part de l'importance de leurs populations, ils peuvent jouer un rôle déterminant dans la genèse du paysage végétal sous-marin. Parmi ces organismes, les Oursins ont probablement l'impact le plus considérable.

Comme le fait remarquer Lawrence (1975) : « Sea-urchins are often the determining factor with regard to the abundance and distribution of marine plants in shallow water marine environments ». Les phénomènes de surpâturage les plus spectaculaires, sur substrat rocheux, sont certainement la destruction massive de peuplements d'Algues géantes, *Macrocystis pyrifera* (L) Agardh, par *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson), *S. franciscanus* A. Agassiz et *Lytechinus anamesus* Agassiz et Clarck en Californie (Leighton, 1966, 1971), et celles de champs de Laminaires, *Laminaria longicurris* de la Pylaie et *L. digitata* (Hudson) Lamouroux, par *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) au Canada (Breen, 1980; Bernstein *et al.*, 1981). Des événements du même ordre ont été signalés dans la plupart des mers tempérées et froides (cf. l'analyse de Lawrence et Sammarco, 1982).

En Méditerranée, une espèce est associée à des destructions analogues : *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Neill et Larkum, 1965; Torunski, 1979; Verlaque et Nédelec, 1982; Zavodnik, 1977) et son éradication provoque un développement des Algues dressées (Kempf, 1962, Kitching et Ebling, 1961; Neill et Larkum, 1965).

Dans le but de préciser le rôle de cet Oursin dans l'évolution du phytobenthos de Méditerranée occidentale, nous avons commencé, en 1980, un programme de recherche sur son écologie. Ces travaux sont conduits simultanément dans les différentes phytocénoses occupées (communautés photophiles des substrats rocheux et herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Nédelec, 1982b; Nédelec, *et al.*, 1982. Nédelec et Verlaque, 1984; Verlaque et Nédelec, 1982; Verlaque, 1983). Ce travail s'inscrit dans une analyse plus générale des phytocénoses photophiles infralittorales de Corse et de leurs relations avec la faune herbivore.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail a été réalisé dans la région de Galeria (Parc Naturel Régional de Corse). Les prélèvements ont été effectués sur la rive nord de la baie (station de Calancone) et à l'extrémité est de la rive sud (station de Galeria) (Fig. 1). Ces deux stations semblent dépendre des mêmes caractéristiques hydrologiques et climatiques : hydrodynamisme important (exposition au vent dominant de Sud-Ouest), éclaircissement (substrat sub-horizontale à 4-5 m de profondeur), température de l'eau (minimum en mars : 12.5 °C; maximum en juillet-août : 24.5 °C); elles diffèrent cependant par la composition qualitative et quantitative du phytobenthos.

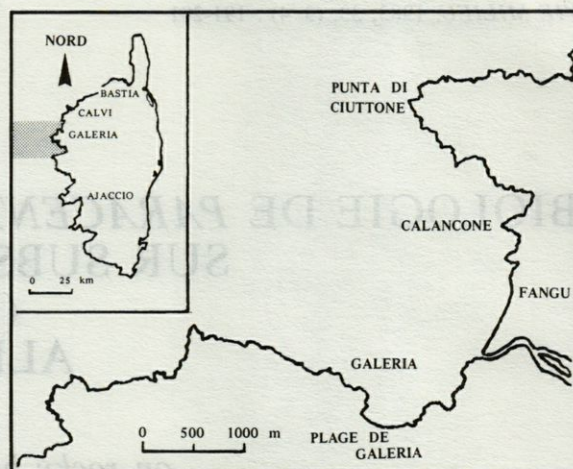


Fig. 1 — Région étudiée, à gauche carte de la Corse; grisé : façade marine du Parc Naturel Régional de Corse. The investigated area, at left the map of Corsica with, in grey, the sea-front of the « Parc Naturel Régional de Corse ».

### 1. Etude des phytocénoses

Dans chaque station, nous avons identifié et échantillonné les différents faciès du phytobenthos : relevés de 250 cm<sup>2</sup>, substrat inclus (surface supérieure à l'aire minimale structurale du peuplement photophile, Copejans, 1977). Les relevés sont fixés avec de l'eau de mer formolée à 5 %; ils sont ensuite examinés dans leur intégralité sous une loupe binoculaire. Pour chaque relevé, la liste des Algues, appartenant aux Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae, est établie avec leur Recouvrement respectif (Ri : pourcentage de la surface du substrat couvert, en projection, par l'Algue considérée). Leur Dominance est ensuite calculée ainsi :  $DRi = (Ri/Rt) \times 100$ , avec Rt, le Recouvrement total :  $\Sigma Ri$ .

### 2. Etude des contenus digestifs

Une étude préliminaire a permis de montrer qu'un échantillonnage limité d'Oursins permettait d'aboutir à une estimation satisfaisante du régime alimentaire moyen de *Paracentrotus lividus*, dans une station et à une saison donnée (Nédelec, 1982a).

Les lots d'Oursins (3 à 10 individus) ont été prélevés à différentes saisons, dans nos deux stations. Pour chaque individu, le diamètre horizontal, sans les piquants, est mesuré et le contenu digestif est fixé avec de l'eau de mer formolée à 5 %. L'estomac et l'intestin n'ont pas été distingués car les phénomènes de digestion n'entravent généralement pas l'identification des fragments ingérés. La méthode de tri utilisée est une adaptation de celle de Jones (1968) (Nédelec et Verlaque, 1984). Pour chaque contenu digestif, 400 contacts (identifications du fragment situé au croisement d'un réticule



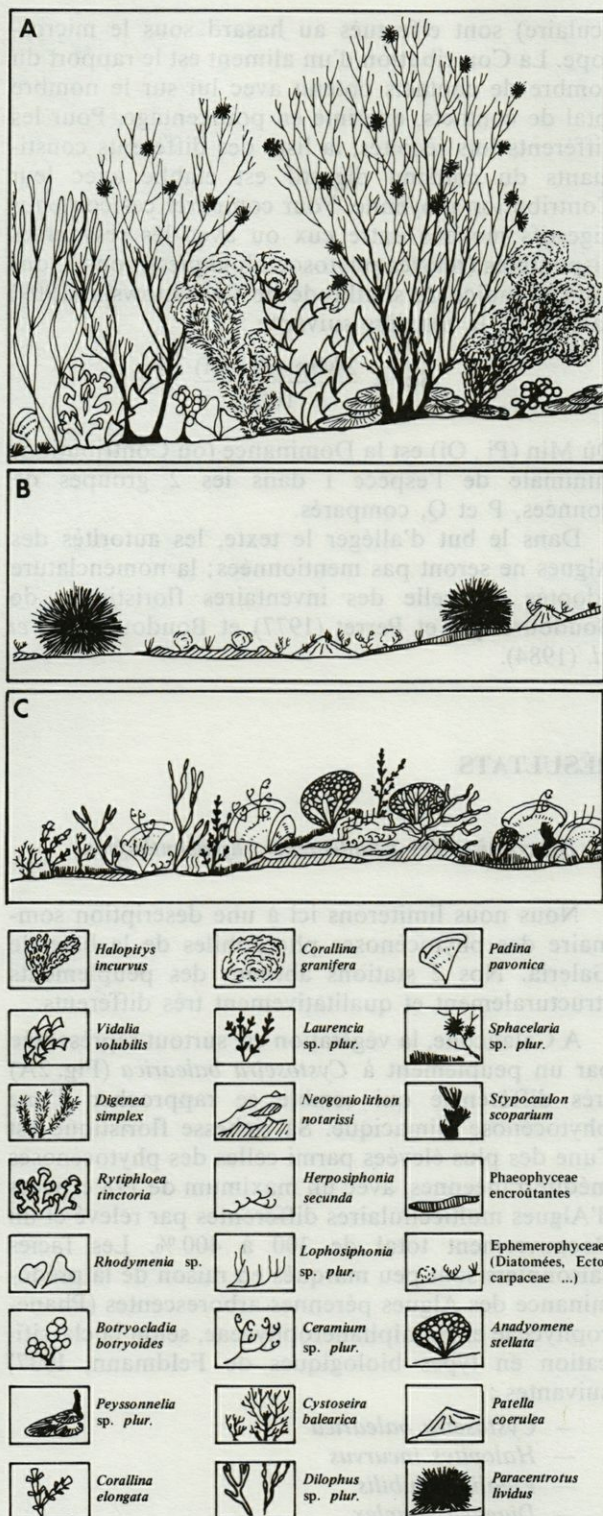


Fig. 2. — Représentations schématiques des phytocénoses des 2 stations étudiées; A, Peuplement à *Cystoseira balearica*, Calancone; B, peuplement à Algues encroûtantes et Ephemerophyceae : jardin à *Paracentrotus lividus*, Galeria et Calancone; C, peuplement à *Padina pavonica* et *Anadyomene stellata*, Galeria.

Schematic representations of phytocenosis from both study areas; A, *Cystoseira balearica* community, Calancone; B, encrusting algal and Ephemeral species community : Paracentrotus lividus garden, Galeria et Calancone; C, *Padina pavonica* et *Anadyomene stellata* community, Galeria.

et d'espèces encroûtantes :

- *Peyssonnelia harveyana*
- *Peyssonnelia polymorpha*
- *Peyssonnelia codana*
- *Lithothamnium sonderi*
- *Lithothamnium tenuissimum*
- *Contarinia peyssonneliaeformis*

Ces Algues, pérennes pour la plupart, offrent un support à une flore d'espèces épiphytes et endophytes extrêmement riche, dominée par *Sphacelaria cirrosa*, des Ceramiales (*Ceramium* spp., *Spermothamnion repens*, *Dipterosiphonia dendritica*, *Herposiphonia secunda*, *Lophosiphonia scopulorum*., *Dasya rigidula*) et des Cryptonemiales (*Corallina granifera*, *Peyssonnelia rubra*, *P. bornetii*, *P. squamaria*, *Fosliella* spp.). Bien qu'il présente certaines affinités avec le peuplement photophile infralittoral de mode calme, ou *Cystoseiretum crinitae* décrit au Cap Corse (Molinier, 1960), il s'en distingue par ses caractéristiques plus thermophiles et son adaptation à un hydrodynamisme important.

A Galeria, la végétation est dépourvue de strate arborescente et de sous-strate sciaphile (Fig. 2C). La richesse floristique reste cependant élevée (jusqu'à 95 espèces d'Algues par relevé) et le Recouvrement total oscille entre 200 et 250 %. Les espèces pérennes sont représentées par des Algues à frondes caduques (hemicryptophyceae) et par des Algues encroûtantes photophiles. Physionomiquement, la végétation est dominée par la Corallinaceae photophile *Neogoniolithon notarissi*, par des Algues filamenteuses gazonnantes appartenant aux genres *Sphacelaria*, *Lophosiphonia*, *Ceramium*, et par des Algues arbustives telles que *Padina pavonica*, *Dilophus* spp., *Anadyomene stellata*, *Acetabularia acetabulum*. Le développement saisonnier exubérant de certaines espèces détermine une succession de faciès au cours de l'année :

- en hiver, faciès à Ectocarpacées et Diatomophyceae,
- au printemps, faciès à *Dilophus* spp.,
- en été — automne, faciès à *Padina* et *Anadyomene*.

Dans les deux stations, les peuplements denses ne sont pas continus, ils sont interrompus par des zones recouvertes d'une végétation d'Algues encroûtantes photophiles (*Neogoniolithon*, *Fosliella solmsiana*, *Lithoderma adriaticum*, *Ralfsia bornetii*) et d'Algues gazonnantes à développement rapide (Ephemerophyceae : espèces à cycle court et à plusieurs générations annuelles) (Diatomophyceae, Ectocarpacées, *Sphacelaria*) (Fig. 2B). Ces zones sont toujours occupées par *Paracentrotus lividus* et occasionnellement par d'autres herbivores (*Arbacia lixula* (L.), *Patella coerulea* L.). Ces clairières, ouvertes dans le peuplement dense sont appelées « jardins à *Paracentrotus lividus* » par analogie avec les faciès de broutage de certains Patellidae ou « Patella's gardens » décrits par les auteurs anglosaxons.

Enfin, à la lisière des jardins de Calancone, se différencie l'amorce d'un peuplement clairsemé très proche qualitativement de celui de Galeria.

Tabl. II. — A, Caractéristiques générales des contenus digestifs de *P. lividus* (Contributions moyennes); B, contributions moyennes des strates du phytobenthos dans la fraction algale consommée par *P. lividus*; C, principales espèces végétales consommées par *P. lividus* sur substrat rocheux (Contributions moyennes  $\geq 2\%$ ).

A, General characteristics of *P. lividus* gut contents (mean Contributions). B, respective mean Contributions of strata of the phytobenthos in the algal part ingested by *P. lividus*; C, major plants ingested by *P. lividus* from investigated rocky areas (Mean Contributions  $\geq 2\%$ ).

STATION	GALERIA					CALANCONE		
	Mars 1980	Mars 1981	Juin 1980	Sept. 1980	Oct. 1980	Mars 1981	Juin 1980	$\bar{\%}$
A								
Cyanophyceae	1.59	1.92	0.92	3.58	1.79	0.07	0.08	1.42
Rhodophyceae	22.33	29.00	15.84	14.26	12.66	20.62	17.00	18.82
Phaeophyceae	34.82	31.42	47.32	49.23	45.01	26.44	54.09	41.09
Chlorophycophyta	3.06	1.66	0.91	2.34	1.53	2.52	0.58	1.80
Diatomophyceae	12.97	15.92	1.92	1.50	1.17	26.50	0.75	8.68
Algues indéterminées	4.41	3.08	2.25	5.42	2.25	4.14	3.58	3.59
Fractions algale	79.18	83.00	69.16	76.33	64.41	80.29	76.08	75.49
<i>Posidonia oceanica</i>	8.78	6.92	26.50	15.00	30.58	6.21	18.42	16.06
Flore totale	87.96	89.92	95.66	91.33	94.99	86.50	94.50	91.55
Faune	2.38	2.83	2.67	2.17	2.05	3.86	2.58	2.65
Fraction minérale	9.66	7.25	1.67	6.50	2.96	9.64	2.92	5.80
B								
Strate dressée	94.52	94.27	96.98	92.26	95.34	95.50	99.24	95.44
Strate encroûtante	5.48	5.73	3.02	7.74	4.66	4.50	0.76	4.56
C								
Cyanophyceae	—	—	—	3.58	—	—	—	—
<i>Corallina</i> spp.	2.44	—	3.17	2.92	—	3.93	2.42	—
<i>Fosliella</i> spp.	—	—	—	—	2.08	—	—	—
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	3.50	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium ciliatum</i>	—	2.00	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium circinatum</i>	—	5.42	—	—	—	—	—	—
<i>Halopitys incurvus</i>	—	—	—	—	—	2.04	2.67	—
<i>Herposiphonia secunda</i>	—	4.74	—	—	—	—	—	—
<i>Laurencia microcladia</i>	3.62	3.17	3.92	3.67	4.38	—	3.08	—
<i>Polysiphonia</i> sp.	2.53	—	—	—	—	—	—	—
Ectocarpaceae	2.50	10.00	—	—	—	2.14	—	—
<i>Choristocarpus tenellus</i>	—	—	—	2.25	—	—	—	—
<i>Sphacelaria</i> spp.	16.82	11.50	11.33	6.67	5.67	8.82	16.00	—
<i>Dilophus &amp; Dictyota</i> spp.	4.97	3.25	30.42	8.08	4.75	2.64	29.67	—
<i>Padina pavonica</i>	3.59	4.08	—	25.73	23.29	—	—	—
<i>Myrionema</i> spp.	—	—	—	3.00	7.50	—	—	—
<i>Cystoseira balearica</i>	—	—	—	2.58	—	10.50	5.83	—
<i>Cladophora</i> sp.	2.00	—	—	—	—	—	—	—
Diatomophyceae	12.97	15.92	—	—	—	26.50	—	—
<i>Posidonia oceanica</i>	8.78	6.92	26.50	15.00	30.58	6.21	18.42	—
Total	63.72	67.00	75.34	73.48	78.25	62.78	78.09	—

## 2. Régime alimentaire de *Paracentrotus lividus*

Les résultats de l'analyse des contenus digestifs des Oursins sont regroupés dans le tableau I. Près de 95 % du contenu digestif est identifiable. Dans le tableau IIA, nous avons dégagé les principales caractéristiques de l'alimentation de *P. lividus*. Dans les stations étudiées, le régime alimentaire est toujours à dominante végétale (flore totale comprise entre 86 et 96 %). La faune est également consommée, mais les contributions totales observées (2 à 4 %) et la petitesse des proies (petits Crustacés, très jeunes Gastéropodes, Bryozoaires et Hydriaires)

semblent indiquer que leur ingestion est tout à fait fortuite et liée à leur présence parmi les végétaux broutés. La fraction minérale est d'ailleurs, en général, plus abondante (2 à 10 %).

En ce qui concerne la fraction végétale, nous trouvons par ordre d'importance décroissante (moyennes annuelles) :

- les Phaeophyceae (41 %),
- les Rhodophyceae (19 %),
- *Posidonia oceanica* (16 %),
- les Diatomophyceae (9 %),
- les Chlorophycophyta (2 %),
- les Cyanophyta (1 %).

La plupart de ces groupes présentent une bonne stabilité, aussi bien spatiale que temporelle, de leur Contribution, sauf *Posidonia* et les Diatomophyceae. La première a une Contribution maximale en octobre à Galeria (31 %), les secondes atteignent un pic en mars, dans les 2 stations (16 et 26 %), au moment de leur bloom saisonnier.

La majeure partie de la fraction algale, qui représente en moyenne 75 % de l'alimentation, est constituée par des espèces des strates : gazonnante, arbustive et arborescente (95 % en moyenne), la strate encroûtante étant peu exploitée (5 %) (Tabl. IIB).

Au niveau spécifique, nous avons rassemblé, dans le tableau IIC, les principaux végétaux consommés par *P. lividus* (Contribution moyenne supérieure ou égale à 2 %). Quelle que soit la station ou la saison considérée, son régime alimentaire n'est dominé que par un petit nombre d'espèces ou catégories qui représentent à elles seules une Contribution totale comprise entre 63 et 78 %. Ces espèces sont souvent communes aux 2 stations (*Sphacelaria cirrosa*, *S. tribuloides*, *S. furcigera*, *S. fusca*, *Dilophus* et *Dictyota*, Ectocarpaceae, *Laurencia microcladia*, *Corallina granifera*, *C. elongata*, Diatomophyceae), mais d'autres caractérisent soit la station de Galeria (*Padina pavonica*) soit celle de Calancone (*Cystoseira balearica* et *Halopitys incurvus*).

L'importance relative de certaines Algues varie notablement au cours de l'année, nous pouvons ainsi dégager des espèces caractéristiques de l'hiver (Ec-

Tabl. III. — A, Matrice de similitude (indice de Czekanowski) entre les contenus digestifs moyens des 8 lots de *P. lividus*; B, indices de similitude entre les contenus digestifs moyens des *P. lividus* et les peuplements algaux accessibles.

A, Matrix of similarity (Czekanowski index) between mean gut contents of 8 samples of *P. lividus*; B, index of similarity between mean gut contents of *P. lividus* and the available algal settlements.

A		II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I		0.57	0.58	0.53	0.46	0.39	0.44	0.52
II			0.67	0.43	0.46	0.35	0.55	0.40
III				0.41	0.45	0.33	0.56	0.42
IV					0.65	0.52	0.32	0.79
V						0.78	0.34	0.48
VI							0.25	0.41
VII								0.38
I	Galeria mars 1980				V	Galeria septembre 1980		
II	Galeria mars 1980				VI	Galeria octobre 1980		
III	Galeria mars 1981				VII	Calancone mars 1981		
IV	Galeria juin 1980				VIII	Calancone juin 1980		
B		Peuplement		Algal dense		Jardin <i>Paracentrotus</i>		
		Galeria mars		0.45		0.46		
		Galeria juin		—		0.13		
		Galeria septembre		0.38		—		
		Galeria octobre		0.34		—		
		Calancone mars		0.53		0.36		
		Calancone juin		0.35		0.04		

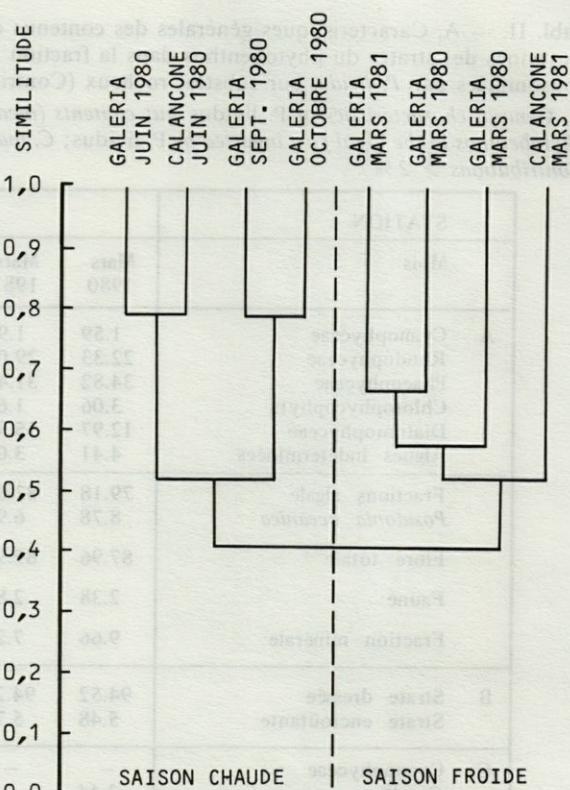


Fig. 3. — Classification des lots de *P. lividus* établie à partir des indices de similitudes (Czekanowski) entre les contenus digestifs moyens.

Classification of samples of *P. lividus* in according to values of the indice of similarity (Czekanowski) between mean gut contents.

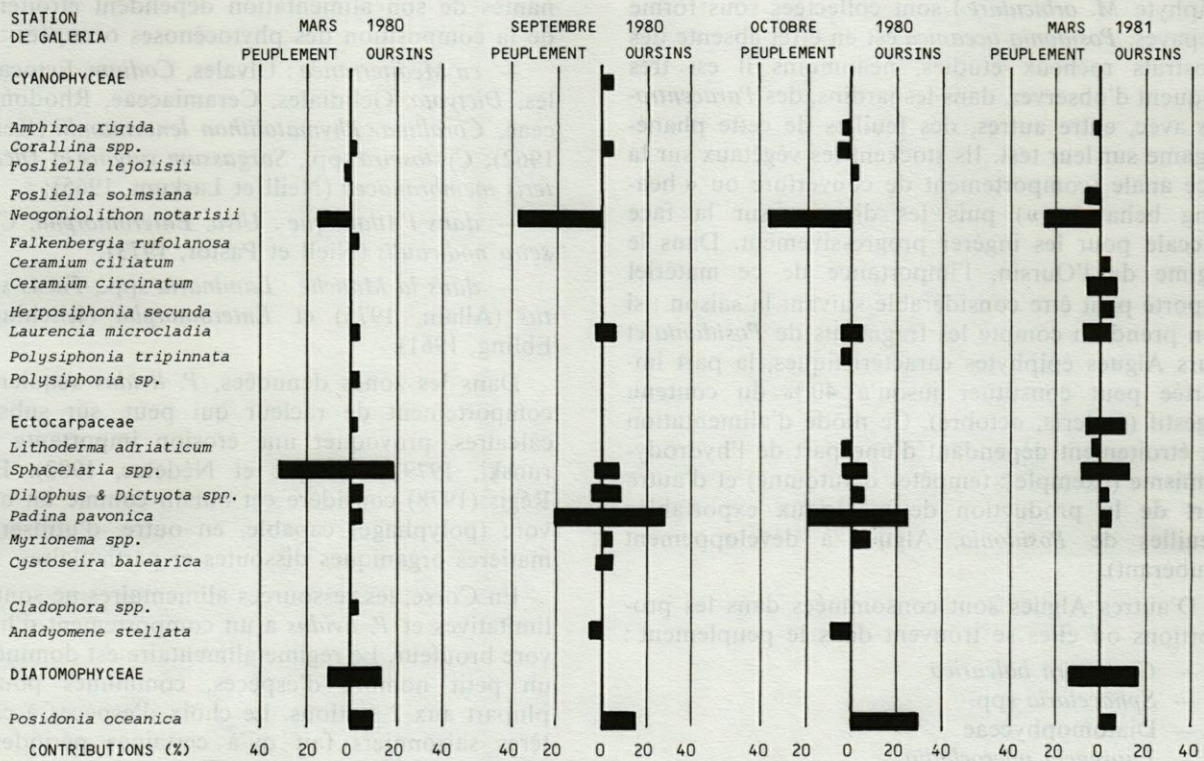
toctocarpaceae, Diatomophyceae), du printemps (*Dictyota* et *Dilophus*) et de l'été — automne (*Padina pavonica*). La Contribution de ces espèces saisonnières est en général supérieure à celle des caractéristiques stationnelles. Le facteur saisonnier est donc prépondérant comme le met en évidence l'analyse de similitude quantitative entre nos différents lots d'Oursins (Tabl. IIIA et Fig. 3). Par exemple, en juin, la similitude du régime alimentaire des Oursins des 2 stations atteint 0.79 alors que les 2 peuplements en place présentent une similitude de 0.15.

### 3. Site de consommation et sélectivité

A Calancone, la comparaison entre les contenus digestifs et les peuplements phytobenthiques (Tabl. IIIB) semble indiquer que l'alimentation de *P. lividus* s'effectue surtout au niveau des peuplements denses. A Galeria, cette préférence est peu marquée car la délimitation entre les jardins et la végétation dense est moins tranchée.

Si le contenu digestif de l'Oursin se rapproche plus de la composition qualitative et quantitative du peuplement dense, les similitudes calculées n'atteignent pas des valeurs très élevées (0.34 à 0.53). Il

## A



## B

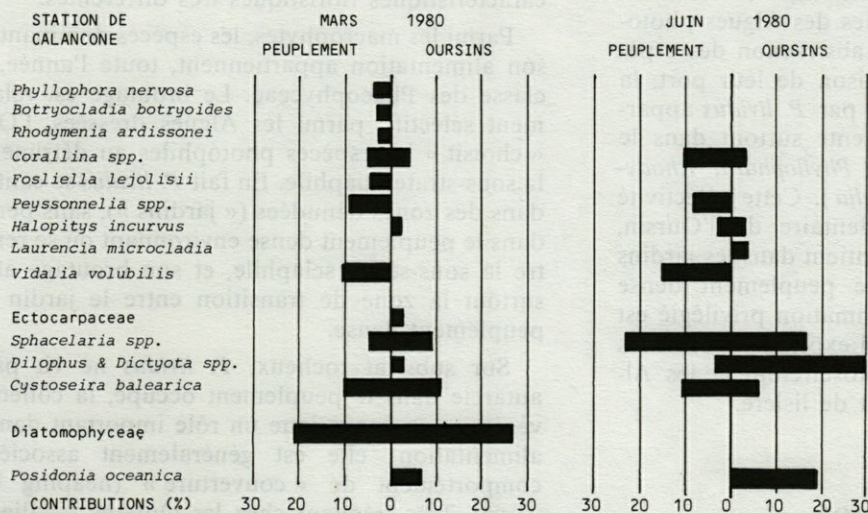


Fig. 4. — Comparaison de l'abondance relative des principales espèces du phytobenthos et du régime alimentaire de *P. lividus* (Dominance dans le peuplement et Contribution moyenne dans les contenus digestifs  $\geq 2\%$ ). A : Galeria; B : Calancone.

Comparison of the relative abundance of major species in the phytobenthos and in the diet of *P. lividus* (Dominance and mean Contribution  $\geq 2\%$ ). A : Galeria; B : Calancone.

existe donc des espèces préférées et d'autres évitées. Nous avons utilisé une méthode de représentation graphique simple pour les distinguer qualitativement (Fig. 4). Les espèces plus abondantes chez l'Oursin que dans le peuplement, c'est-à-dire celles que l'on peut ranger parmi les « préférées » sont les suivantes :

- *Padina pavonica*
- *Dictyota* et *Dilophus*
- *Myrionema orbiculare*
- Ectocarpaceae
- *Falkenbergia rufolanosa*
- *Halopitys incurvus*
- *Posidonia oceanica*



Parmi celles-ci, certaines (*P. oceanica* et son épiphyte *M. orbiculare*) sont collectées sous forme d'épaves. *Posidonia oceanica* est en effet absente des substrats rocheux étudiés, néanmoins il est très fréquent d'observer, dans les jardins, des *Paracentrotus* avec, entre autres, des feuilles de cette phanérogame sur leur test. Ils stockent les végétaux sur la face anale (comportement de couverture ou « heaping behaviour ») puis les dirigent sur la face buccale pour les ingérer progressivement. Dans le régime de l'Oursin, l'importance de ce matériel importé peut être considérable suivant la saison : si l'on prend en compte les fragments de *Posidonia* et leurs Algues épiphytes caractéristiques, la part importée peut constituer jusqu'à 40 % du contenu digestif (Galeria, octobre). Ce mode d'alimentation est étroitement dépendant d'une part de l'hydrodynamisme (exemple : tempêtes d'automne) et d'autre part de la production de matériaux exportables (feuilles de *Posidonia*, Algues à développement exubérant).

D'autres Algues sont consommées dans les proportions où elles se trouvent dans le peuplement :

- *Cystoseira balearica*
- *Sphacelaria* spp.
- Diatomophyceae
- *Laurencia microcladia*
- *Corallina* spp.

Ces 2 séries d'espèces appartiennent, dans l'ensemble, aux groupes écologiques des Algues photophiles. Inversement, si on fait abstraction des espèces encroûtantes évitées en raison de leur port, la majorité des Algues délaissées par *P. lividus* appartient à la flore sciaphile présente surtout dans le *Cystoseiretum* de Calancone (*Phyllophara*, *Rhodomenia*, *Botryocladia*, *peyssonnelia*). Cette sélectivité résulte du comportement sédentaire de l'Oursin, surtout à Calancone : il se maintient dans les jardins et ne s'aventure pas dans le peuplement dense environnant ; le site de consommation privilégié est donc la bordure du jardin où il exploite à la fois les espèces arborescentes du *Cystoseiretum* et les Algues arbustives du peuplement de lisière.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Sur substrat rocheux, le régime alimentaire de *Paracentrotus lividus* adulte est extrêmement variable suivant la région étudiée. Cet Oursin est considéré par la plupart des auteurs comme une espèce herbivore relativement éclectique dans le choix des espèces consommées. Lorsque les ressources disponibles ne sont pas limitatives, le régime est principalement constitué par les macrophytes non encroûtants ; *P. lividus* a un comportement de brouteur contrairement à *Arbacia lixula* et *Sphaerechinus granularis* (Lam.) qui sont des Oursins racleurs

(Kempf, 1962; Verlaque, 1981). Les espèces dominantes de son alimentation dépendent étroitement de la composition des phytocénoses occupées :

— en Méditerranée : Ulvales, *Codium*, Ectocarpales, *Dictyota*, Gelidiales, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, *Corallina*, *Phymatolithon lenormandii* (Kempf, 1962); *Cystoseira* spp., *Sargassum vulgare* et *Dictyopteris membranacea* (Neill et Larkum, 1965);

— dans l'Atlantique : *Ulva*, *Enteromorpha*, *Cystoseira nodicaulis* (Niell et Pastor, 1973);

— dans la Manche : *Laminaria* spp., *Fucus serratus* (Allain, 1975) et *Enteromorpha* (Kitching et Ebling, 1961).

Dans les zones dénudées, *P. lividus* acquiert un comportement de racleur qui peut, sur substrats calcaires, provoquer une érosion importante (Torunski, 1979; Verlaque et Nédelec, 1982). Enfin Régis (1978) considère cet oursin comme un omnivore (polyphage) capable, en outre, d'utiliser des matières organiques dissoutes et particulaires.

En Corse, les ressources alimentaires ne sont pas limitatives et *P. lividus* a un comportement d'herbivore brouteur. Le régime alimentaire est dominé par un petit nombre d'espèces, communes pour la plupart aux 2 stations. Le choix d'espèces à caractères saisonniers fait qu'à certaines périodes de l'année, les Oursins des 2 stations ont un régime très proche bien que les peuplements en place aient des caractéristiques floristiques très différentes.

Parmi les macrophytes, les espèces dominantes de son alimentation appartiennent, toute l'année, à la classe des Phaeophyceae. Le broutage est relativement sélectif : parmi les Algues dressées, l'Oursin « choisit » les espèces photophiles au détriment de la sous-strate sciaphile. En fait *P. lividus* se cantonne dans des zones dénudées (« jardins »), sans pénétrer dans le peuplement dense environnant où se rencontre la sous-strate sciaphile, et son broutage affecte surtout la zone de transition entre le jardin et le peuplement dense.

Sur substrat rocheux, *P. lividus* ne vit pas en autarcie dans le peuplement occupé, la collecte de végétaux en épave joue un rôle important dans son alimentation ; elle est généralement associée au comportement de « couverture » (heaping behaviour). Très fréquent chez les Oursins réguliers, ce comportement semble correspondre à un simple réflexe (Dambach et Hentschel, 1970; Lawrence, 1976), son utilité écologique est variable suivant les espèces (Millott, 1975) :

— protection contre : la lumière (Lewis, 1958; Sharp et Gray, 1962), la température (Orton, 1929), la prédation (Dayton *et al.*, 1968; Mortensen, 1927),

— ou mécanisme d'alimentation secondaire (« covering-feeding behaviour ») (Castilla et Moreno, 1982; Dix, 1970; Ebert, 1968; Pequignat, 1966).

Dans le cas de *Paracentrotus lividus*, Gamble (1965) n'a pas trouvé de relation entre le degré de

couverture et le gradient d'intensité lumineuse dû à la profondeur, et les résultats obtenus en Corse ainsi que ceux de Kempf (1962) et Niell et Pastor (1973) vont dans le sens du comportement trophique. La récupération et l'utilisation de végétaux sous forme d'épaves est un mode d'alimentation courant chez certaines espèces d'Oursins (Abbott *et al.*, 1974; Himmelman et Steele, 1971; Lowe et Lawrence, 1976; North, 1962; Russo, 1977; Sharp et Gray, 1962; Vadas *et al.*, 1980; Yanagisawa, 1972).

Le comportement alimentaire de *Paracentrotus lividus* semble déterminant dans l'évolution des phytocénoses benthiques photophiles de Corse. Par l'élimination des Algues dressées, il réalise un faciès de broutage où seules subsistent et prolifèrent des espèces encroûtantes photophiles (*Neogoniolithon notarisii*) ainsi qu'un fin gazon d'Ephemerophyceae. Un faciès équivalent, mais dominé par la Corallinacea *Lithophyllum incrustans* a été décrit dans d'autres secteurs de Méditerranée sous le nom de faciès à *Lithophyllum incrustans* et Oursins (Pérès et Picard, 1964) ou *Lithophyllo* — *Arbaciolum lixulae* (Augier et Boudouresque, 1976).

L'un d'entre nous (Verlaque, 1983) a montré qu'il existe, à Calancone, une forte corrélation entre la diminution de la couverture végétale et l'abondance de *P. lividus*. Cet Oursin joue donc un rôle prépondérant dans le devenir du phytobenthos (Kempf, 1962; Lewis, 1976; Verlaque et Nédelec, 1982). La formation de taches dénudées dans le *Cystoseiretum* de Calancone est à rapprocher des phénomènes de destruction par les Oursins de certaines communautés à Phaeophyceae, signalés dans la plupart des mers froides et tempérées (par ex. : Dromgoole, 1964; Foreman, 1977; Himmelman, 1980; Jones et Kain, 1967; Leighton, 1960; Siversten, 1982; Vadas, 1968). L'apparition de telles taches constitue, en général, le premier stade de l'élimination du peuplement (Breen, 1980; Leighton, 1971; Mann, 1973; Paine et Vadas, 1969).

Dans le cas de surpopulations d'Oursins, le phénomène peut prendre une ampleur considérable et rendre apparemment exemptes de macrophytes de vastes étendues. Ces faciès de surpâturage, s'ils ne sont pas largement représentés dans nos stations de Corse, sont courants dans d'autres secteurs de Méditerranée (Battiatto *et al.*, 1979; Harmelin *et al.*, 1981; Mastaller, 1974; Solazzi, 1968; Torunski, 1979; Zavodnik, 1977) et, sans doute, responsables de la disparition de certains peuplements climaciques à *Cystoseira* infralittorales (*C. crinita*, *C. caespitosa*, *C. balearica*, *C. elegans*, *C. sauvageauiana*) (Giaccone, 1971; Gros, 1978; Katzmann, 1974). Ce type de transformation du paysage végétal sous-marin peut se perpétuer ensuite, malgré une forte réduction de la population d'Oursins; quelques individus par mètre carré seulement interdisant toute recolonisation du substrat par les macrophytes dressés (Breen et Mann, 1976).

REMERCIEMENTS. — Ce travail a été effectué dans le cadre d'un programme de recherche subventionné par le Parc Naturel Régional de Corse. Nous tenons à exprimer notre gratitude à MM. Mariani et Bianconi, guides au Parc, pour leur collaboration efficace lors de nos missions en Corse. Nous adressons nos vifs remerciements à M. le Professeur Boudouresque pour son aide et ses critiques dans la réalisation de ce travail.

## RÉFÉRENCES

- ABBOTT D.P., J.C. OGDEN et I.A. ABBOTT, 1974. Studies on the activity pattern, behavior and food of the echinoid *Echinometra lucunter* (Linnaeus) on beachrock and algal reefs at St. Croix, U.S. Virgin Isl. *West Indies Lab. spec. Bull.*, 4 : 111 p.
- ALLAIN J.Y., 1975. Structure des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea) soumises à la pêche sur les côtes Nord de Bretagne. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, 39 (2) : 171-212.
- AUGIER H. et C.F. BOUDOURESQUE, 1976. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XIII. Documents pour la carte des peuplements benthiques. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 2 : 9-22.
- BATTIATO A., B. CORMACI, G. FURNARI et B. SCAMMACA, 1979. Osservazioni sulla zonazione dei popolamenti fitobentonicici di substrato duro della penisola della maddalena (Siracusa). *Thalassia salentina*, 9 : 19-25.
- BERNSTEIN B.B., B.E. WILLIAMS et K.H. MANN, 1981. The role of behavioral responses to predators in modifying urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar. Biol. (Berl.)*, 63 : 39-49.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. PERRET, 1977. Inventaire de la Flore marine de Corse (Méditerranée) : Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae. *Bibliotheca Phycologica*, 25 : 171 p.
- BOUDOURESQUE C.F., M. PERRET-BOUDOURESQUE et M. KNOEPFFLER-PEGUY, 1984. Inventaire des algues marines benthiques des Pyrénées-Orientales (Méditerranée, France). *Vie Milieu*, (sous presse).
- BREEN P.A., 1980. Relations among lobsters, sea urchins, and kelp in Nova Scotia. *Canad. techn. Rep. Fish. aquatic Sci.*, 954 : 24-32.
- BREEN P.A. et K.H. MANN, 1976. Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33 (6) : 1278-1283.
- CASTILLA J.C. et C.A. MORENO, 1982. Sea urchins and *Macrocystis pyrifera*. Experimental test of their ecological relations in Southern Chile. in LAWRENCE, J.M. *Echinoderms. proc. internation. Conf. Tampa Bay*. Balkema edit., Rotterdam : 257-263.
- COPPEJANS E., 1977. Résultats d'une étude d'homogénéité de peuplements algaux photophiles sur substrat rocheux à Port-Cros et à Banyuls (France). *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit.*, 24 (4) : 143-144.
- CZEKANOWSKI, 1909. Zur differentialdiagnose der Neanderthalgruppe. *Korrespondenz-Blatt Dtsch. Gesell. Anthropol. Ethnol. Urgeschichte.*, 40 (6/7) : 1-3.

- DAMBACH M. et G. HENTSCHEL, 1970. Die bedeckungsreaktion von seeigeln. Neue versuche und deutungen. *Mar. Biol.* (Berl.), **6** : 135-141.
- DAYTON P.K., G.A. ROBILLARD et R.T. PAINE, 1968. Benthic faunal zonation as a result of anchor ice at McMurdo Sound, Antarctica. in HOLGATE M.W., *Antarctic ecology*. Academic Press, New-York : 244-258.
- DIX T.G., 1970. Covering response of the echinoid : *Evechinus chloroticus* (Val.). *Pac. Sci.*, **24** (2) : 187-194.
- DROMGOOLE F.I., 1964. The depredation of *Ecklonia radiata* beds by the sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Tane*, **10** : 120-122.
- EBERT T.A., 1968. Growth rates of the sea-urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecology*, **49** (6) : 1075-1091.
- FELDMANN J., 1937. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. Imprimerie Wolf, Rouen : 339 p.
- FOREMAN R.E., 1977. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **30** : 468-484.
- GAMBLE J.C., 1965. Some observations on the behaviour of two regular echinoids. *Symp. underwater Ass. Malta*, 1965 : 47-50.
- GIACCONE G., 1971. Contributo allo studio dei popolamenti algali del Basso Tirreno. *Ann. Univ. Ferrara, Bot.*, **4** (2) : 17-43.
- GROS C., 1978. Le genre *Cystoseira* sur la côte des Albères. Répartition, écologie, morphogénèse. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. P. et M. Curie. Paris : 115 p.
- HARMELIN J.G., C. BOUCHON et J.S. HONG, 1981. Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée nord-occidentale). *Téthys*, **10** (1) : 13-36.
- HIMMELMAN J., 1980. The role of the green sea-urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the rocky subtidal region of Newfoundland. *Canad. tech. Rep. Fish. aquatic Sci.*, **954** : 92-119.
- HIMMELMAN J. et O.H. STEELE, 1971. Foods and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters. *Mar. Biol.* (Berl.), **9** (4) : 315-322.
- JONES N.S. et J.M. KAIN, 1967. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **15** : 460-466.
- JONES R., 1968. A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, **4** (2) : 369-371.
- KATZMANN W., 1974. Regression der Braunalgenbestände im Mittelmeer. *Naturwiss. Rundsch.*, **27** : 480-481.
- KEMPF M., 1962. Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.). *Rec. Trav. sci. Stn mar. Endoume*, **25** (39) : 47-116.
- KITCHING J.A. et F.J. EBLING, 1961. The ecology of Lough Ine. XI. The control of algae by *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). *J. animal Ecol.*, **30** (2) : 373-383.
- LAWRENCE J.M., 1975. On the relationships between marine plants and sea-urchins. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, **13** : 213-286;
- LAWRENCE J.M., 1976. Covering response in sea urchins. *Nature*, **262** (5568) : 490-491.
- LAWRENCE J.M. et P.W. SAMMARCO, 1982. Effects of feeding on the environment : Echinoidea. in JANGOUX et LAWRENCE *Echinoderm nutrition* Balkema edit., Rotterdam : 499-519.
- LEIGHTON D.L., 1960. Studies of kelp-grazing organisms. *Kelp Inv. Progr. Quart. Rep. Univ. Calif. Inst. mar. res.*, **60** (7) : 13-22.
- LEIGHTON D.L., 1966. Studies of food preference in algivorous invertebrates of southern California kelp beds. *Pac. Sci.*, **20** : 104-113.
- LEIGHTON D.L., 1971. Grazing activities of benthic invertebrates in southern California kelp beds. in NORTH W.J. The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. *Nova Hedwigia, Suppl.*, **32** : 421-453.
- LEWIS J.B., 1958. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies. *Canad. J. Zool.*, **36** : 607-621.
- LEWIS J.R., 1976. The ecology of rocky shores. Hodder et Stoughton edit. London : 323 p.
- LOWE E.F. et J.M. LAWRENCE, 1976. Absorption efficiencies of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea) for selected marine plants. *J. exper. mar. Biol. Ecol.*, **21** : 223-234.
- MANN K.H., 1973. Seaweeds : their productivity and strategy for growth. *Science*, **182** : 975-981.
- MANN K.H., 1977. Destruction of kelp beds by sea urchins : a cyclical phenomenon or irreversible degradation ? *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **30** : 455-467.
- MASTALLER M., 1974. Zerstörung des makrophytals an der nordadriatischen küste durch intensive abweiden durch seeigel ; eine untersuchung über populationstrukturen, nahrung und fressverhalten bei dem echinoiden *Paracentrotus lividus* (Lmk). Dipl.-Arb., Zool. Inst. Univ. Munich : 82 p.
- MILLOTT N., 1975. The photosensitivity of echinoids. *Adv. mar. Biol.*, **13** : 1-52.
- MOLINIER R., 1960. Etude des biocénoses marines du Cap Corse. *Vegetatio*, **9** (3-4-5) : 121-192, 217-312.
- MORTENSEN T., 1927. *Handbook of the echinoderms of the British isles*. Univ. Press Oxford, London : 471 p.
- NÉDELEC H., 1982a. Ethologie alimentaire de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Galeria (Corse) et son impact sur les peuplements phytobenthiques. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. P. et M. Curie et Univ. Aix-Marseille I : 175 p.
- NÉDELEC H., 1982b. Sur un nouvel indice de réplétion pour les oursins réguliers. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Cannes Déc. 1982*, **28** (3) : 149-151.
- NÉDELEC H. et M. VERLAQUE, 1984. Alimentation de l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lam.) dans un herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile en Corse (Méditerranée, France). in BOUDOURESQUE C.F., JEUDY de GRISSAC, A. et OLIVIER J. *International Workshop on Posidonia oceanica beds*. GIS Posidonie édit., Porquerolles, Fr. (sous presse).
- NÉDELEC H., M. VERLAQUE et S. DALLOT, 1982. Note préliminaire sur les fluctuations de l'activité trophique de *Paracentrotus lividus* dans l'herbier de posidonies. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Cannes Déc. 1982*, **28** (3) : 153-155.
- NEILL J. et H. LARKUM, 1965. Ecology of some echinoderms in Maltese waters. *Symp. underwater Ass. Malta*, 1965 : 51-55.
- NIELL F.X. et R. PASTOR, 1973. Relaciones troficas de *Paracentrotus lividus* (Lmk) en la zona litoral. *Invest. Pesq.*, **37** (1) : 1-7.
- NORTH W.J., 1962. Ecology of the rocky nearshore environment in southern California and possible influences of discharged wastes. *Internation. Conf. Water Pollut. Res., London* : 247-274.

- ORTON J.H., 1929. On the occurrence of *Echinus esculentus* on the foreshore in the British isles. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16** : 289-296.
- PAINE R.T. et R.L. VADAS, 1969. The effects of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. on benthic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*, **14** : 710-719.
- PEQUIGNAT E., 1966. Skin digestion and epidermal absorption in irregular and regular urchins and their probable relation to the out-flow of spherule-coelomocytes. *Nature*, **210** (5034) : 397-399.
- PERES J.M. et J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer méditerranée. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **31** (47) : 1-137.
- REGIS M.B., 1978. Croissance de deux échinoides du golfe de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmk.) et *Arbacia lixula* L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse Sci. nat., Univ. St Jérôme, Aix-Marseille I, Fr. : 221 p.
- RUSSO A.R., 1977. Waterflow and the distribution and abundance of echinoids (genus *Echinometra*) on an Hawaiian reef. *Aust. J. mar. freshwater Res.*, **28** : 693-702.
- SHARP D.T. et J.E. GRAY, 1962. Studies on factors affecting the local distribution of two sea urchins *Arbacia punctulata* and *Lytechinus variegatus*. *Ecology*, **43** (2) : 309-313.
- SIVERTSEN K., 1982. Destruction of kelp beds on the coast of Norway. 1<sup>er</sup> internation. phycol. Congr., St John's Newfoundland, Abstracts, Canad. : 46.
- SOLAZZI A., 1968. Flora algale della Sardegna nord-orientale (Isole Tavolara, Molara e Scoglio Molarotto). *Atti Accad. nazion. Lincei, Ser.*, **45** (6) : 575-581.
- TORUNSKI H., 1979. Biological erosion and its significance for the morphogenesis of limestone coasts and for nearshore sedimentation (Northern Adriatic). *Senckenberg. marit.*, **11** (3/6) : 193-265.
- VADAS R.L., 1968. The ecology of Agarum and the kelp bed community. PhD. Dissert. Univ. Washington, Seattle : 282 p.
- VADAS R.L., T. FENCHEL et J.C. OGDEN, 1982. Ecological studies on the sea urchin *Lytechinus variegatus* and the algal — seagrass communities of the Miskito cays, Nicaragua. *Aquatic Botany*, **14** : 109-125.
- VERLAQUE M., 1981. Preliminary data on some *Posidonia* feeders. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit.*, **27** (2) : 201-202.
- VERLAQUE M., 1983. Alimentation des juvéniles de *Paracentrotus lividus* (Lmk.) : préférences alimentaires de l'espèce et impact sur le phytobenthos de substrat rocheux de Corse (Méditerranée, France). 3<sup>e</sup> Séminaire internation. Echinodermes, Orléans, sept. 1983, *Symbioses*, **15** (4) : 221-222.
- VERLAQUE M. et H. NÉDELEC, 1982. Note préliminaire sur les relations biotiques *Paracentrotus lividus* (Lmk.) et herbier de posidonies. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit., Cannes, déc. 1982*, **28** (3) : 157-158.
- YANAGISAWA Y., 1972. Preliminary observations on the so-called heaping behaviour in a sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrinus* (A. Agassiz). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **19** (6) : 431-435.
- ZAVODNIK D., 1977. Echinodermata of the island Vir (Adriatic sea). *Biosistematika*, **3** (1) : 69-78.