

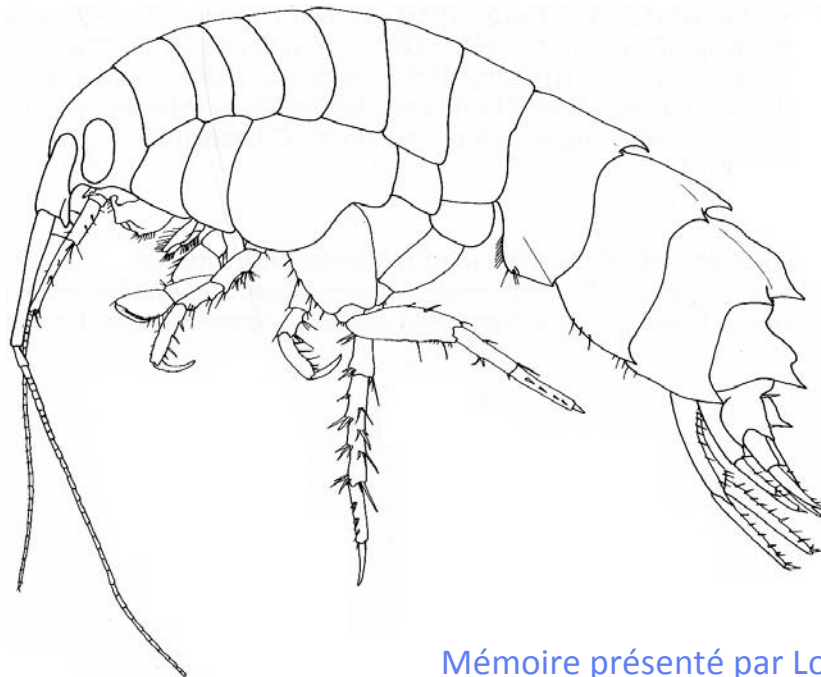


LSD

Laboratoire de
Systématique
& Diversité
animale
ULg

Université de Liège
Faculté des Sciences
Département des Sciences et Gestion de l'Environnement
Laboratoire de Systématique et Diversité animale

Structure et dynamique temporelle des communautés de crustacés amphipodes associés aux herbiers à *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi



Mémoire présenté par Loïc MICHEL

En vue de l'obtention du grade de Diplômé d'Etudes Approfondies en
Océanologie (Orientation Océanographie)

Année académique 2006-2007



Image de couverture : *Dexamine spiniventris*, femelle adulte. D'après BELLAN-SANTINI *et al.* (1982).

Remerciements

Au terme de ce mémoire, il m'est agréable de remercier toutes les personnes qui ont, de près ou de loin, contribué à sa réalisation.

Commençons par le professeur **Patrick Dauby**. Merci Pat, pour m'avoir accueilli au sein de ton (grand) laboratoire, pour ton aide lors de la rédaction de ce mémoire, pour ta disponibilité, et pour ta célérité et ton efficacité à éliminer les soucis d'ordre administratif.

Je remercie également le docteur **Gilles Lepoint** pour m'avoir aidé et accompagné depuis la rédaction de mon projet de thèse, pour les nombreuses discussions scientifiques (fructueuses) et moins scientifiques (souvent moins fructueuses, mais néanmoins utiles), pour sa présence quasi-permanente, pour les bières de décompression et pour sa haute résistance à mon humour pénible, mon caractère de cochon et ma "musique de yéyés".

Je remercie tout autant le docteur **Sylvie Gobert** (alias "Mme Chef") pour son aide, notamment lors des missions de prélèvement, pour sa bonne humeur et son entrain, et pour son légendaire sens de l'orientation sous-marin.

Je n'oublie pas non plus le docteur **Fabienne Nyssen**, que je remercie pour son aide précieuse lors des déterminations, pour son impressionnante aisance à décapiter un amphipode et pour ses conseils éclairés lors de la relecture de ce mémoire (Palsambleu !). Je joins à mes remerciements tous mes vœux de prompt rétablissement.

Ma gratitude va aussi à **Renzo Biondo** pour son aide en ce qui concerne les questions techniques, pour ses idées lumineuses et ses insondables capacités de bricoleur. À côté de lui, Angus McGyver peut retourner au vestiaire.

Je remercie bien évidemment l'ensemble du personnel des Laboratoires de Systématique et Diversité animale et d'Océanologie. Dans ce registre, je tiens à remercier tout particulièrement mes collègues mémorants/doctorants, à savoir (en vrac, et sans ordre particulier) **Oli** (pour sa finesse et sa délicatesse proverbiales), **Joseph** (dit "Bob le rouspèteur"), **Dorothée** (pour son optimisme et son adresse légendaires), **Virginie** (dite "la blonde"), **Dorian** (dit "la verdasse", ou "Mr. Tolérance"), **Jonathan** (a.k.a. "le Faible", antidépresseur en vente libre), **Simon** (alias "Deux de tension"), **Marco** (l'homme le plus matinal du monde), **Ben** (dit "l'homme qui valait trois milliards", ou "Tiens, un revenant"), **Bart** (alzo bekende als "Vilain flamand"), **Fabian** (plus connu sous le nom de "Le Brünt") et **Tiffanie** (championne de Californie de tir à l'arbalète sur baleines innocentes). Mille mercis à tous pour votre bonne humeur, la bonne ambiance que vous contribuez faire régner au sein de notre lieu de travail, les innombrables cafés, les salvatrices "digestive walks" (Is it a kind of belgian expression ?), les p'tites bières de 16h30 et les moult mètres d'un peu plus tard.

Enfin ("last but not least" comme diraient nos voisins d'outre-Manche), je tiens tout particulièrement à remercier mes parents, ma famille et mes amis (là, on va éviter l'énumération, de peur d'oublier des gens susceptibles). Merci de m'avoir supporté (au sens propre comme au sens figuré) tout au long de mes études, mais aussi avant (et après, j'espère). Merci surtout de permettre à la vie de valoir la peine d'être vécue.

Ce travail a été rendu possible grâce à l'aide financière du Fonds National de la Recherche Scientifique (Bourse d'Aspirant F.N.R.S. n°FC074734).

Table des matières

I. Avant-propos	1
II. Introduction	2
II.1) Les herbiers de posidonies	2
II.1.1) La posidonie, <i>Posidonia oceanica</i> (L.) Delile	2
II.1.2) Rôles et structure des herbiers de posidonies	3
II.1.3) La faune vagile : définition et importance	4
II.2) Les crustacés amphipodes : présentation du groupe	5
II.2.1) Position systématique.....	5
II.2.2) Morphologie	5
II.2.3) Ecologie et biologie générale	6
II.2.4) Les amphipodes des herbiers à <i>P. oceanica</i> : Etat des connaissances	7
III. Objectifs	9
IV. Matériel & méthodes.....	10
IV.1) Description du site d'étude	10
IV.1.1) Situation générale	10
IV.1.2) Cadres permanents.....	11
IV.2) Méthodes de prélèvement employées.....	12
IV.2.1) Filet fauchoir.....	12
IV.2.2) Ramassage de litière.....	13
IV.2.3) Pièges à lumière	13
IV.3) Conditionnement et analyse des échantillons	14
IV.3.1) Conditionnement des échantillons.....	14
IV.3.2) Analyse des échantillons.....	14
IV.4) Traitement des données	15
IV.4.1) Descripteurs généraux de la structure des communautés.....	15
IV.4.2) Indices de diversité univariés	15
IV.4.2.1 : Indice de richesse spécifique de Margalef (d).....	16
IV.4.2.2 : Indice de diversité de Shannon-Wiener (H')	16

IV.4.2.3 : Indice d'équitabilité de Pielou (J')	17
IV.4.2.4 : Indice d'équitabilité de Simpson ($1-\lambda'$)	17
IV.4.3) Analyse de clustering agglomératif hiérarchisé.....	18
IV.4.4) Ordination bidimensionnelle (MDS non-métrique).....	19
IV.4.5) Analyses SIMPER.....	19
 V. Résultats	 21
V.1) Descripteurs généraux et indices univariés.....	22
V.1.1) Prélèvements réalisés au filet fauchoir	22
V.1.2) Prélèvements de litière	23
V.1.3) Prélèvements réalisés au moyen de pièges à lumière	24
V.2) Clustering agglomératif hiérarchisé	24
V.3) Ordination bidimensionnelle (Non-metric MDS)	26
V.4) Mise en évidence d'espèces indicatrices	27
V.4.1) Analyse descriptive.....	27
V.4.2) Espèces discriminatrices	28
V.4.3) Espèces typificatrices.....	28
V.4.3.1 : Analyse "Inter-méthodes"	28
V.4.3.2 : Analyses "Inter-périodes" et "Inter-saisons"	29
 VI. Discussion	 31
VI.1) Analyse de la structure des communautés.....	31
VI.1.1) Prélèvements réalisés au filet fauchoir	31
VI.1.2) Prélèvements de litière	35
VI.1.3) Prélèvements réalisés à l'aide de pièges à lumière.....	37
VI.2) Comparaisons des méthodes de prélèvement employées	38
VI.3) Espèces indicatrices de la communauté étudiée	41
 VII. Conclusions & perspectives	 43
 VII. Bibliographie	

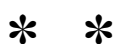
I. Avant-propos

Les phanérogames marines sont des angiospermes monocotylédones adaptées au milieu marin, et présentes dans la majorité des régions côtières du monde. Elles sont capables de former de grandes étendues, ou herbiers, responsables d'une production primaire importante. Le rôle de ces herbiers en tant que sources d'oxygène et de nourriture, mais aussi d'habitat ou de nursery pour de nombreuses espèces de vertébrés ou d'invertébrés, n'est plus à établir (GREEN & SHORT, 2003 ; HEMMINGA & DUARTE, 2000). Toutefois, certains de ces écosystèmes, comme les herbiers à *Posidonia oceanica* méditerranéens, sont actuellement en situation de recul, notamment à cause de l'impact anthropique (e. g. WYLLIE-ECHEVERRIA et al., 2002).

En outre, les herbiers de phanérogames marines sont caractérisés par d'importantes biodiversités et biomasses d'invertébrés vagiles, considérés comme des éléments-clés de ces écosystèmes (GAMBI et al., 1992 ; JERNAKOFF et al., 1996). Parmi ces invertébrés, les crustacés amphipodes comptent parmi les plus abondants. Beaucoup de représentants de cet ordre sont des consommateurs primaires ou des consommateurs de matière organique morte, ce qui leur confère une place primordiale dans les transports de matière organique entre producteurs et consommateurs de rangs plus élevés (JERNAKOFF et al., 1996 ; ZIMMERMAN et al., 1979). Pourtant, leur régime alimentaire est assez peu étudié de manière précise. Ils sont généralement considérés, parfois de manière assez arbitraire, comme des consommateurs d'épiphytes végétaux généralistes, ou des détritivores opportunistes (e.g. GAMBI et al., 1992 ; KLUMPP et al., 1992 ; SCIPIONE et al., 1996).

La conservation des herbiers de phanérogames marines en général (et des herbiers de *Posidonia oceanica* méditerranéens en particulier) ne peut être envisagée de façon durable sans une connaissance approfondie du fonctionnement de ces écosystèmes (DUARTE, 2002). Il est notamment important de bien appréhender le fonctionnement des réseaux trophiques des écosystèmes à protéger. Dans cette perspective, les lacunes concernant l'écologie trophique de certains groupes d'invertébrés importants associés aux herbiers, comme les crustacés amphipodes, doivent être comblées.

C'est dans ce contexte que s'inscrit le présent travail.



II. Introduction

II.1) Les herbiers de posidonies

II.1.1) La posidonie, *Posidonia oceanica* (L.) Delile

Posidonia oceanica est une phanérogame marine appartenant à la famille des Potamogetonaceae. Contrairement aux 8 autres espèces du genre *Posidonia*, présentes sur les côtes australiennes, elle est strictement endémique à la Méditerranée (DEN HARTOG, 1970).

La plante en elle-même se présente sous la forme de faisceaux de 4 à 8 feuilles (cf. fig. 2.1). Les feuilles sont larges d'environ un cm, et longues de 20 à 80 cm en moyenne, bien qu'elles puissent atteindre plus d'un mètre. Les faisceaux sont portés par des rhizomes, eux-mêmes pourvus de racines (CINELLI *et al.*, 1995).

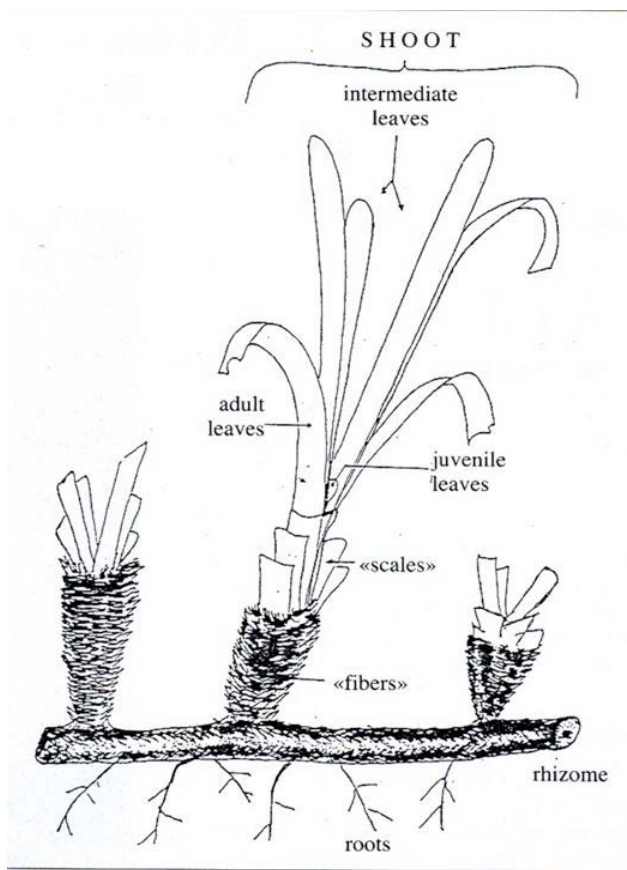


Figure 2.1 : Structure d'un faisceau de *Posidonia oceanica*, montrant également le système rhizome/racines associé (d'après CINELLI *et al.*, 1995).

P. oceanica est une plante caduque. Lorsque ses feuilles tombent, elles laissent des traces sur les faisceaux, appelés écailles ("scales", visibles sur la figure 2.1), qui correspondent au pétiole de la feuille, et engainent les nouvelles feuilles. La reproduction de *P. oceanica* s'opère selon deux modes différents : une voie végétative (reproduction par bouturage), et une voie sexuée, plus rare, avec production de fleurs et de fruits (GOBERT *et al.*, 2001 ; PERGENT & PERGENT-MARTINI, 1991).

La posidonie est la phanérogame marine la plus abondante de Méditerranée. Elle s'observe depuis la surface, et jusqu'à des profondeurs de l'ordre de 30 à 40 mètres, en fonction de la transparence

de l'eau. En outre, *Posidonia oceanica* est relativement eurytherme, mais est plutôt sténohaline, et supporte notamment assez mal les salinités inférieures à 30 (BOUDOURESQUE & MEINESZ, 1982).

I.1.2) Rôles et structure des herbiers de posidonies

Comme cela a été exposé plus haut, la posidonie est capable de former des étendues denses, appelées herbiers. Ces herbiers, formations caractéristiques des milieux côtiers méditerranéens, couvrent une surface comprise entre 25.10^3 et 50.10^3 km², soit 1 à 2 % des fonds de la Méditerranée (PASQUALINI *et al.*, 1998). Ces herbiers constituent des écosystèmes climaciques dont l'importance dans les zones côtières est grande, tant sur le plan écologique que sur le plan économique. Cette importance est liée aux nombreux rôles des herbiers au sein des zones littorales. Ainsi, les herbiers atténuent l'hydrodynamisme au niveau du fond, et jouent de ce fait un rôle non négligeable dans le piégeage des particules en suspension. Ils participent aussi à la stabilisation des sédiments. Ils sont le siège d'une importante production d'O₂, ainsi que d'une importante production de matière végétale qui sert, de manière directe ou indirecte, de base à diverses chaînes trophiques. Enfin, ils constituent des pôles de biodiversité, et constituent des zones de reproduction et de nursery pour de nombreuses espèces, dont certaines sont exploitées commercialement (GOBERT *et al.*, 2006).

Nous avons mentionné plus haut que les faisceaux de posidonies sont portés par des rhizomes. Ces tiges partiellement souterraines peuvent se présenter sous forme rampante (rhizomes plagiotropes), ou sous forme dressée (rhizomes orthotropes). Les rhizomes plagiotropes assurent l'extension de la surface de l'herbier, tandis que les rhizomes orthotropes permettent sa croissance verticale et empêchent l'enfouissement des feuilles. En effet, la couverture dense formée par les feuilles de posidonie occasionne une réduction de l'hydrodynamisme, et donc une augmentation de la sédimentation. Ce sédiment vient combler le lacis de rhizomes (vivants et morts) et de racines, et forme une couche hétérogène appelée "matte" (cf. fig. 2.2, page suivante) qui s'accumule perpétuellement durant la vie de l'herbier. La croissance verticale permet à la plante de compenser l'édification progressive de la matte (BOUDOURESQUE & MEINESZ, 1982).

On peut considérer l'herbier à *Posidonia oceanica* comme une juxtaposition de 3 compartiments interconnectés : la canopée (ou strate foliaire), les rhizomes "nus" (auxquels est éventuellement associée la "litière" de posidonie, constituée de feuilles de posidonies mortes et de déchets de macroalgues), et la matte (parfois appelée "système rhizomes/racines"). Ces 3 compartiments offrent un ensemble de micro-habitats très diversifiés qui supporte une grande diversité faunistique et floristique (KIKUCHI, 1980).

La flore associée aux herbiers de posidonies est constituée d'organismes épiphytes. Elle est dominée par les Rhodophyceae, et, dans une moindre mesure, les Phaeophyceae (VAN DER BEN,

1971). La faune associée aux herbiers, quant à elle, comprend deux composantes principales. La première concerne les organismes sessiles (épiphytes animaux, ou épifaune). Elle est majoritairement constituée d'invertébrés filtrants, parmi lesquels les plus abondants sont les hydrozoaires et les bryozoaires (MAZZELLA *et al.*, 1992). L'autre composante, la faune vagile, fait l'objet du point suivant.

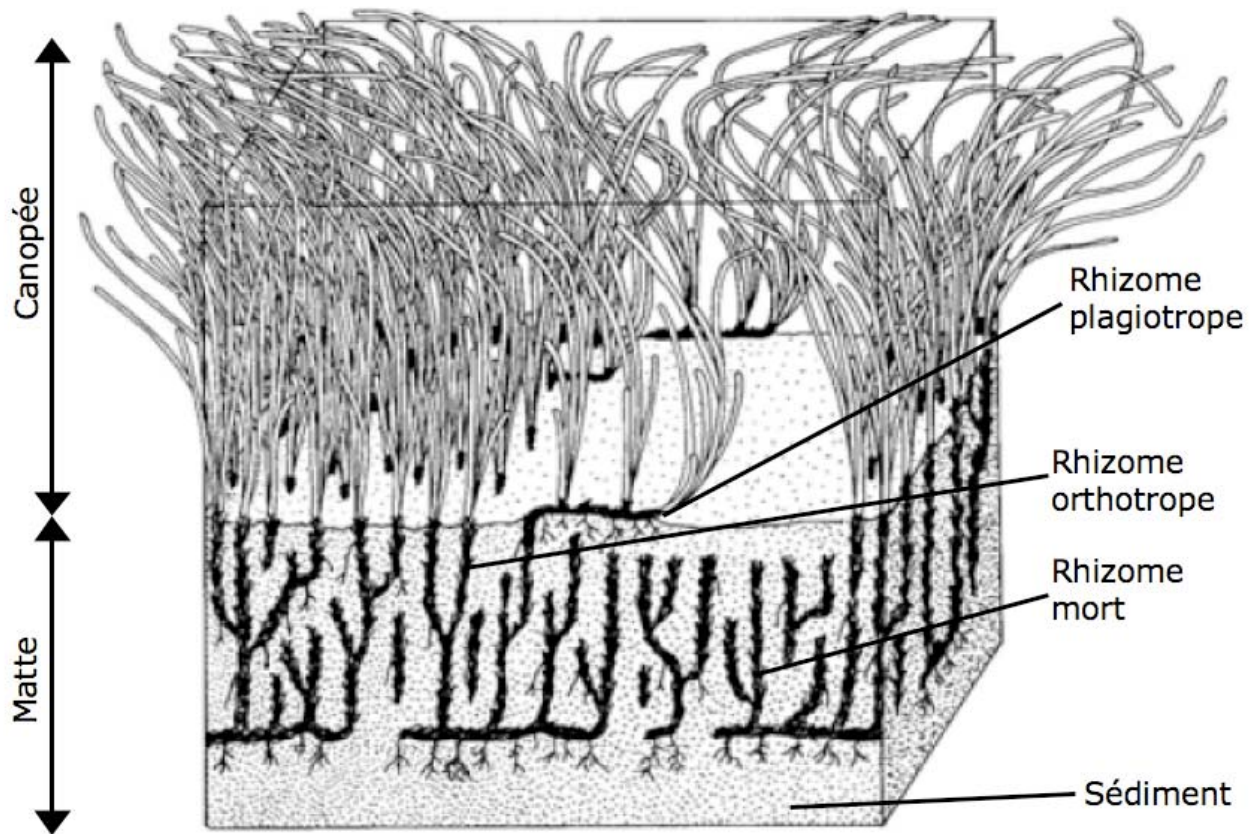


Figure 2.2 : Représentation schématique de la structure d'un herbier de posidonies (d'après BOUDOURESQUE & MEINESZ, 1982).

II.1.3) La faune vagile : définition et importance

La **faune vagile** est "l'ensemble des organismes appartenant à la faune mobile restant en rapport étroit avec le benthos" (LEDOYER, 1968). La faune vagile des herbiers de posidonies est majoritairement constituée de mollusques gastéropodes, de crustacés amphipodes et d'annélides polychètes. A côté de ces groupes dominants on retrouve de nombreux crustacés (décapodes, isopodes, mysidacés), ainsi que des pycnogonides, des échinodermes, des chaetognathes et même des poissons (GAMBI *et al.*, 1992).

Les invertébrés vagiles constituent un compartiment important dans le fonctionnement de l'herbier de posidonies en tant qu'écosystème. En effet, ces organismes sont majoritairement des consommateurs primaires et des consommateurs de matière organique morte. Dès lors, ils jouent un

rôle primordial dans le cadre des transferts de matière organique depuis les producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs (BUJA *et al.*, 2000).

II.2) Les crustacés amphipodes : présentation du groupe

II.2.1) Position systématique

Le sous-embranchement des crustacés compte, selon des estimations récentes, plus de 65.000 espèces. Ce groupe est majoritairement marin, et est présent sous toutes les latitudes, et à toutes les profondeurs. Au sein de ce sous-embranchement, le groupe des malacostracés péracarides, caractérisé par la présence d'un marsupium thoracique permettant le développement direct des juvéniles, a valeur de super-ordre. Ce super-ordre compte 9 ordres, dont le plus important est celui des amphipodes, qui compte plus de 8000 espèces décrites (BELLAN-SANTINI, 1999).

Classiquement, l'ordre des amphipodes est subdivisé en 4 sous-ordres : le sous-ordre des Gammaridea, qui regroupe plus de 80% des espèces, celui des Caprellidea, caractérisé par une morphologie tout à fait particulière, celui des Hyperiidea, exclusivement planctoniques, et celui des Ingolfiellidea, peu nombreux et tous interstitiels. Cette conception classique a récemment été abandonnée, au profit d'une nouvelle classification en trois sous-ordres : les Gammaridea (qui comprend les Ingolfiellidea), les Hyperiidea et les Corophiidea (qui comprend les Caprellidea) (BELLAN-SANTINI, 1999 ; MARTIN & DAVIS, 2001)..

II.2.2) Morphologie

Il existe une très grande variation morphologique au sein de l'ordre des amphipodes. Néanmoins, il est possible de décrire un "amphipode-type", auxquels toutes les espèces correspondent au moins partiellement. Cet amphipode-type est représenté à la figure 2.3. Son corps peut être subdivisé en 3 parties principales.

La **tête** correspond en fait à un céphalothorax, puisqu'elle résulte de la tête *sensu stricto* et du premier segment thoracique. La tête porte en elle-même une paire d'yeux composés et cinq paires d'appendices : deux paires d'antennes uniramées, et trois paires de pièces buccales (mandibules, maxilles et maxillules). Le premier segment thoracique, quant à lui, porte les maxillipèdes (BELLAN-SANTINI, 1999).

Le **péréon** constitue la partie thoracique du corps. Il est composé de 7 segments, dont chacun porte une paire de péréopodes. Chacun de ces péréopodes est composé de 7 articles, à savoir (en partant du corps, vers l'extrémité) le coxa, la base, l'ischium, le merus, le carpus, le propodus et le dactylus.

Les deux premières paires de péréopodes sont transformées en appendices préhensiles (gnathopodes) tandis que les 5 autres sont adaptées à la locomotion. En outre, les péréopodes des six dernières paires portent chacun une branchie. On notera que les péréopodes sont orientés dans deux directions différentes : les quatre premières paires vers l'avant, les trois dernières vers l'arrière. C'est cette particularité qui donne son nom à l'ordre (BELLAN-SANTINI, 1999).

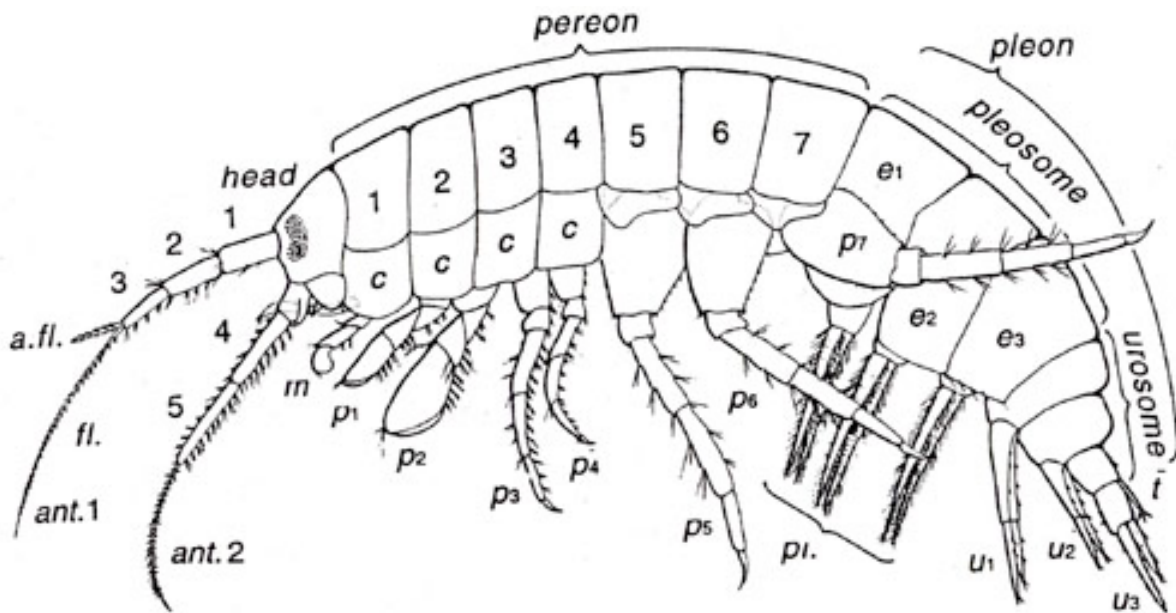


Figure 2.3 : Morphologie typique d'un crustacé amphipode (d'après BARNARD & KARAMAN, 1991, modifié). *Ant.* : antennes, *a.fl.* : flagelle accessoire, *c.* : coxa, *f.* : flagelle, *m.* : maxillipède, *p₁ – p₇* : péréopodes (ou pattes thoraciques) 1 à 7 (les péréopodes 1 et 2 sont respectivement les premier et second gnathopodes), *e₁ – e₃* : épimères, *pl.* : pléopodes, *u₁ – u₃* : uropodes, *t* : telson.

Le **pléon** est formé des 6 derniers segments du corps. Il correspond à la partie abdominale du corps. Il peut être subdivisé en deux parties. La première, appelée **pléosome** (ou épiméron) est constitué de 3 segments (les épimères) dont chacun porte une paire d'appendices (les pléopodes) à fonction locomotrice. La seconde est appelée **urosome** et comporte elle aussi 3 segments. Chacun porte une paire d'appendices (les uropodes) qui interviennent parfois dans la reproduction. Enfin, le pléon est terminé par le telson, qui ne constitue pas un segment *sensu stricto* (BELLAN-SANTINI, 1999).

II.2.3) Ecologie et biologie générale

Les amphipodes sont présents dans la quasi-totalité des milieux aquatiques. On en trouve en rivière, et dans les eaux interstitielles ou souterraines, mais aussi dans les plaines abyssales ou les sources hydrothermales, sans parler des associations symbiotiques avec des vertébrés ou des invertébrés. Cette diversité d'habitats va de pair avec une diversité des modes de prise de nourriture. On retrouve notamment au sein de l'ordre des herbivores, des dépositivores, des filtrants, des nécrophages, des parasites, des prédateurs, des détritivores généralistes, ... (BELLAN-SANTINI, 1999).

Cette extraordinaire radiation adaptative a conduit les amphipodes a devenir une des groupes d'invertébrés dominants dans de nombreux écosystèmes, notamment les herbiers de posidonies méditerranéens.

II.2.4) Les amphipodes des herbiers à *P. oceanica* : Etat des connaissances

Bien que les communautés d'amphipodes associées aux herbiers de posidonies aient de longue date suscité l'intérêt des chercheurs, les données précises restent rares.

BELLAN-SANTINI *et al.* (1998) ont réalisé une impressionnante synthèse des études qualitatives et inventaires faunistiques réalisés dans le passé. Selon eux, les communautés associées aux herbiers résulteraient d'une juxtaposition complexe d'espèces généralement caractéristiques d'autres milieux. Ainsi, la faune des amphipodes de la strate foliaire aurait des affinités avec les biocénoses associées aux algues photophiles. La faune de la matte et des rhizomes, par contre, serait proche de celle des fonds coralligènes et des faunes cavernicoles, additionnée d'une composante d'amphipodes associés au sédiment, différente selon la granulométrie du substrat.

Les études envisageant de manière plus précise la structure des communautés sont plus rares. Parmi celles-ci, les plus abondantes concernent la variation bathymétrique des communautés. Ainsi, les communautés d'amphipodes semblent structurées en trois assemblages. Le premier, situé dans les six premiers mètres de profondeur, est caractérisé par une grande similarité avec les assemblages associés aux algues photophiles. Le second, et le plus diversifié, serait l'assemblage typique des herbiers de posidonies. Cet assemblage, présent entre 6 et 25 m, est notamment marqué par l'importance des espèces *Apherusa chiereghinii*, *Aora spinicornis*, *Dexamine* spp., *Phtisica marina* et *Ischyrocerus inexpectatus*. Enfin, le troisième assemblage, caractéristiques des profondeurs plus importantes, est très proche des biocénoses de fonds meubles (GAMBI *et al.*, 1992 ; MAZZELLA *et al.*, 1989 ; SCIPIONE & FRESI, 1984 ; SCIPIONE *et al.*, 1996).

Il n'existe, à notre connaissance, que très peu d'études envisageant spécifiquement la variation spatiale "horizontale" des communautés d'amphipodes. Néanmoins, d'après l'examen de ces études et la comparaison des résultats obtenus dans des sites plus ou moins éloignés, celle-ci semble assez importante (e. g. DEGARD, 2004 ; GAMBI *et al.*, 1992 ; SANCHEZ-JEREZ *et al.*, 2000).

En ce qui concerne les variations temporelles, il convient de distinguer deux échelles. La variation saisonnière est mal connue, et les rares études traitant du sujet avancent des résultats contradictoires (DEGARD, 2004 ; GAMBI *et al.*, 1992 ; SCIPIONE *et al.*, 1996). Par contre, la variation nycthémérale des communautés est assez bien cernée. Il semble que les amphipodes soient plus abondants, et que les communautés soient plus diversifiées durant la nuit (DEGARD, 2004 ; LEDOYER, 1969 ; SANCHEZ-JEREZ *et al.*, 2000).

Au final, la rareté des études précises, la pauvreté des données disponibles, et les conclusions contradictoires auxquelles elles mènent obscurcissent la situation, et il paraît difficile d'exploiter la littérature concernant ce sujet à des fins précises.



III. Objectifs

Ce mémoire s'inscrit dans le contexte plus large de ma thèse de doctorat. Celle-ci a pour sujet l'étude pluridisciplinaire de la diversité trophique et du rôle fonctionnel des crustacés amphipodes associés à la canopée des herbiers de phanérogames marines. Dans un premier temps, j'ai choisi de me focaliser sur les herbiers à *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi.

Une telle étude ne peut être menée à bien sans une connaissance précise de la structure de la communauté étudiée. C'est pourquoi l'objectif principal de ce mémoire est l'étude de la composition spécifique de la communauté des crustacés amphipodes associés à la strate foliaire des herbiers de posidonies de la baie de Calvi. Pour ce faire, nous examinerons les paramètres essentiels permettant de décrire une communauté animale (nombres d'individus, nombres d'espèces, indices de diversité, ...). Nous nous attacherons également à étudier leur dynamique saisonnière et nyctémérale, car la littérature indique que ces paramètres sont susceptibles d'influencer la structure de la communauté de manière importante.

Parallèlement à cet objectif principal, nous tenterons de mettre en évidence les espèces les plus caractéristiques de la communauté étudiée. En effet, les études trophiques pluridisciplinaires impliquent un grand nombre d'analyses, parfois assez lourdes techniquement, et onéreuses. Il semble donc plus réaliste de se focaliser sur les espèces les plus importantes de la communauté étudiée. C'est pourquoi nous tâcherons, lors du présent travail, de désigner des "espèces-cibles" potentielles.

Enfin, dans la mesure où l'étude trophique envisagée nécessitera de disposer d'un grand nombre d'individus des espèces choisies, il est nécessaire de développer et de standardiser une technique de prélèvement efficace, et si possible facile à mettre en œuvre. De plus, afin d'étudier le rôle des crustacés amphipodes dans le fonctionnement de l'herbier en tant qu'écosystème, la méthode développée devrait idéalement être quantitative.

Dans cette optique, nous avons choisi de comparer trois méthodes de prélèvement, à savoir le filet fauchoir, le prélèvement direct de la litière parsemée au sein de l'herbier et les pièges à lumière. L'analyse comparative des prélèvements issus de ces trois méthodes nous permettra de tirer des conclusions quant à l'adéquation de ces méthodes avec l'usage prévu.

Nous clôturerons cette partie en signalant que, dans le cadre de ce travail, seuls les prélèvements réalisés durant deux saisons (novembre et mars) ont pu être analysés. Ce mémoire ne peut donc être considéré que comme une étude préliminaire à un travail de plus grande échelle.



IV. Matériel & méthodes

IV.1) Description du site d'étude

IV.1.1) Situation générale

La baie de Calvi est située au Nord-Ouest de la Corse (cf. fig. 4.1). D'une surface d'environ 22 km², ce site est caractérisé par un herbier à *Posidonia oceanica* couvrant environ 50% de la surface de la baie, et s'étendant jusqu'à des profondeurs voisines de 40 m. L'eau de la baie a une salinité de l'ordre de 38, relativement invariante selon la période de l'année. La température de la baie oscille entre des minima de 12°C (février) et des maxima de 26°C (août), avec une stratification thermique verticale marquée de mai à septembre. L'amplitude des marées est faible, tout comme les concentrations en nutriments (N,P) dans l'eau (GOBERT, 2002).

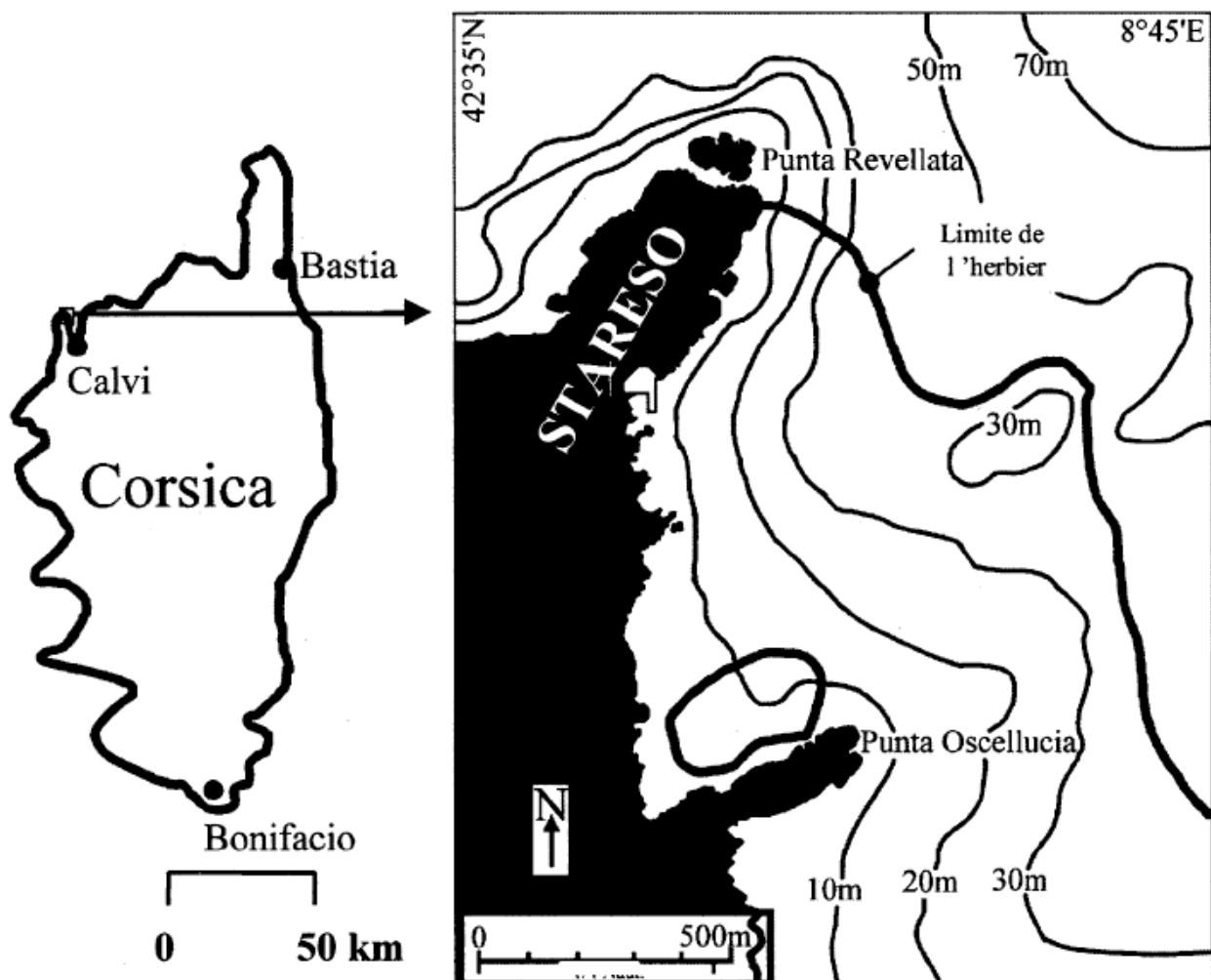


Figure 4.1 : A gauche, situation générale de la Baie de Calvi. A droite, agrandissement de la partie de la baie où est installée la STAtion de REcherches Sous-marines et OCéanographiques (STARESO). On remarque également sur cette partie des informations sur la bathymétrie de la baie, la limite inférieure de l'herbier de posidonies et la situation précise du site (coordonnées géographiques) (d'après GOBERT *et al.*, 2003).

IV.1.2) Cadres permanents

Dans le but de réaliser l'ensemble des prélèvements au même endroit, et de s'affranchir dans une certaine mesure de la variabilité spatiale de la composition des assemblages faunistiques, nous avons choisi de disposer deux cadres permanents. Ceux-ci sont constitués de tiges en PVC rondes d'une section de 16 mm, posées sur le fond et ancrées à l'aide de plombs et de piquets. Chaque cadre est composé de 4 tiges de 3 m de long, et a donc la forme d'un carré et une surface de 9 m².

La figure 4.2 montre l'emplacement précis de ces cadres permanents. Ils ont été placés à proximité de la sortie du port de STARESO, dans des zones d'herbier continu. Cette situation a été choisie car elle constitue un bon compromis entre une faible distance de la station (ce qui rend les prélèvements plus aisés) et un apport anthropique très faible, voire quasiment nul (puisque le site est en-dehors du port de STARESO).

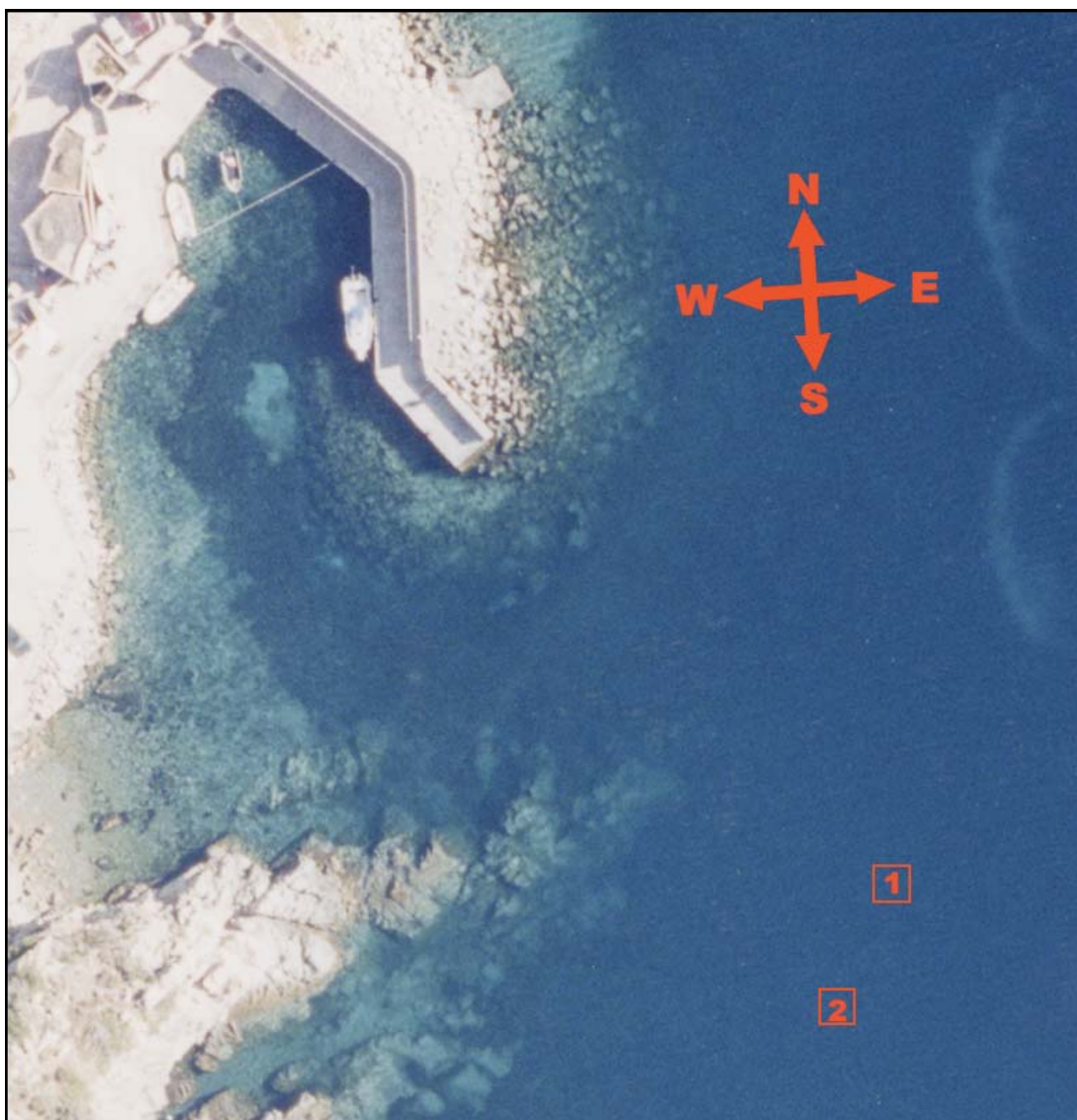


Figure 4.2 : Situation des cadres permanents dressés dans le cadre de cette étude. Les cadres sont représentés par les rectangles rouges numérotés, dans le bas de la figure à droite. On peut voir dans le haut de la figure à gauche le port de la station de recherche STARESO (Photo : Laboratoire d'Océanologie, ULg, modifiée).

La profondeur à laquelle les cadres ont été disposés est de 10 m. Le choix de cette profondeur a été dicté par la volonté de se situer dans des eaux peu profondes (caractéristiques des milieux d'herbier), mais relativement peu influencée par l'hydrodynamisme.

IV.2) Méthodes de prélèvement employées

IV.2.1) Filet fauchoir

La méthode du filet fauchoir a initialement été mise au point par PERES & PICARD (1964), puis a été largement utilisée et améliorée par LEDOYER (e. g. 1968, 1969), et finalement standardisée par RUSSO *et al.* (1985). C'est sur cette standardisation que nous nous sommes basés pour développer notre technique de prélèvement.

Le filet utilisé est muni d'une ouverture rectangulaire de 40 x 20 cm, plus pratique et plus efficace que l'ouverture circulaire utilisée par PERES & PICARD (1964) et LEDOYER (1968, 1969). Le corps du filet est composé d'une maille de 400 μ m, et est assez long (2 m) pour empêcher la faune de s'échapper en remontant vers l'ouverture. Le corps a une forme conique, et est terminé par une bague solide sur laquelle est fixé un bas nylon, qui sert de réceptacle pour les organismes.

Le plongeur chargé du prélèvement manœuvre le filet au moyen d'une poignée d'environ 80 cm de long, solidaire du cadre d'ouverture. La méthode consiste à donner une série de coups de filet brefs dans la canopée de l'herbier, de manière à secouer les feuilles à partir de leur base, et à récolter la faune vagile qui leur est associée. L'inclinaison du filet doit être proche de 45° par rapport au fond, car une inclinaison plus faible réduit la surface de l'ouverture du filet (et donc l'efficacité de la méthode) tandis qu'une inclinaison trop forte réduit la vitesse d'avancée du filet, ce qui permet à la faune de s'échapper. De plus, le plongeur doit prendre garde à bien se maintenir au-dessus de la canopée, pour ne pas perturber la faune en agitant les feuilles (RUSSO *et al.*, 1985).

Dans la majorité des études, le filet est utilisé de manière semi-quantitative. En effet, les prélèvements ne se rapportent pas à une surface donnée, mais sont constitués d'un nombre de coups constant (généralement 40 ou 60). Les échantillons réalisés de cette manière sont comparables entre eux, mais ne permettent pas d'estimation quantitative de la densité en individus. A l'inverse, dans le cadre de cette étude, les prélèvements au filet ont été réalisés sur l'ensemble d'un cadre permanent, soit 9 m² d'herbier.

4 prélèvements ont été réalisés, à raison de deux par saison. A chaque saison, un prélèvement a été réalisé en milieu de journée (prélèvement diurne), et un après le coucher du soleil (prélèvement nocturne). Le prélèvement diurne de novembre a été réalisé le 17/11/2006 à 14h, tandis que le prélèvement diurne de mars a été réalisé le 24/03/2007 à 11h. Le prélèvement nocturne de novembre a été réalisé le 18/11/2006 à 20h, et celui de mars le 25/03/2006 à 21h30.

IV.2.2) Ramassage de litière

Dans le cadre de cette étude, le ramassage de la litière a été réalisé manuellement. La litière dispersée au sein de l'herbier a été ramassée par poignées, et rapidement placée dans un sac en plastique. Ce faisant, les organismes vagiles associés à la litière sont également prélevés. La litière prélevée provient des deux cadres permanents, mais aussi de leur proximité directe. 4 prélèvements ont été réalisés, selon la même périodicité que pour le filet : un prélèvement diurne et un prélèvement nocturne à chaque saison. Les prélèvements ont été réalisés aux mêmes dates et heures que les prélèvements au filet.

Il convient de souligner que la litière échantillonnée provenait bien de la couverture éparsse présente l'herbier lui-même. En effet, on remarque fréquemment, notamment sur les taches de sable nues au sein des herbiers à *Posidonia oceanica*, des accumulations massives de litière. Ces accumulations, dont le volume peut être très important (parfois de l'ordre du m³, voire supérieur), sont en quelques sortes les équivalents sous-marins des "banquettes" de posidonies présentes sur les plages méditerranéennes. Elles constituent des milieux totalement différents des herbiers *sensu stricto*, tant sur le plan des conditions physico-chimiques que de la composition faunistique (DIMECH *et al.*, 2006 ; GALLMETZER *et al.*, 2005). Ces milieux n'ont pas été envisagés dans le cadre du présent travail.

IV.2.3) Pièges à lumière

Les pièges à lumière utilisés dans le cadre de cette étude ont été fabriqués à partir de bouteilles en plastique transparentes, d'un volume d'1,5 L. Chaque bouteille est placée en position renversée, et ancrée au niveau du goulot par une corde d'une quinzaine de centimètres attachées à un plomb posé sur le substrat (cf. fig. 4.3, page suivante). Un petit flotteur fixé au fond de la bouteille permet de s'assurer que les pièges restent verticaux au sein de la strate foliaire de l'herbier. Les bouteilles sont percées de fentes dans leur moitié inférieure (soit dans la moitié supérieure des pièges, cfr. fig. 4.3), et un bâtonnet lumineux est attaché à l'intérieur du goulot de chacune d'entre elles. Les bâtonnets utilisés sont des bâtonnets de détresse utilisés en plongée, de type Cyalum®, qui émettent de la lumière pendant une période minimale de 12 heures. Les invertébrés vagiles, attirés par la lumière du bâtonnet, pénètrent par les fentes du piège, et viennent s'agglutiner dans le goulot, dont ils sont apparemment incapables de ressortir.

Les pièges sont placés à la tombée de la nuit, à raison de 8 pièges par prélèvement. Les pièges, dispersés au sein des cadres permanents, sont relevés le lendemain, en début de matinée. Un prélèvement a été réalisé en novembre (nuit du 15 au 16/11/2006) et un autre en mars (nuit du 24 au 25/03/2006).

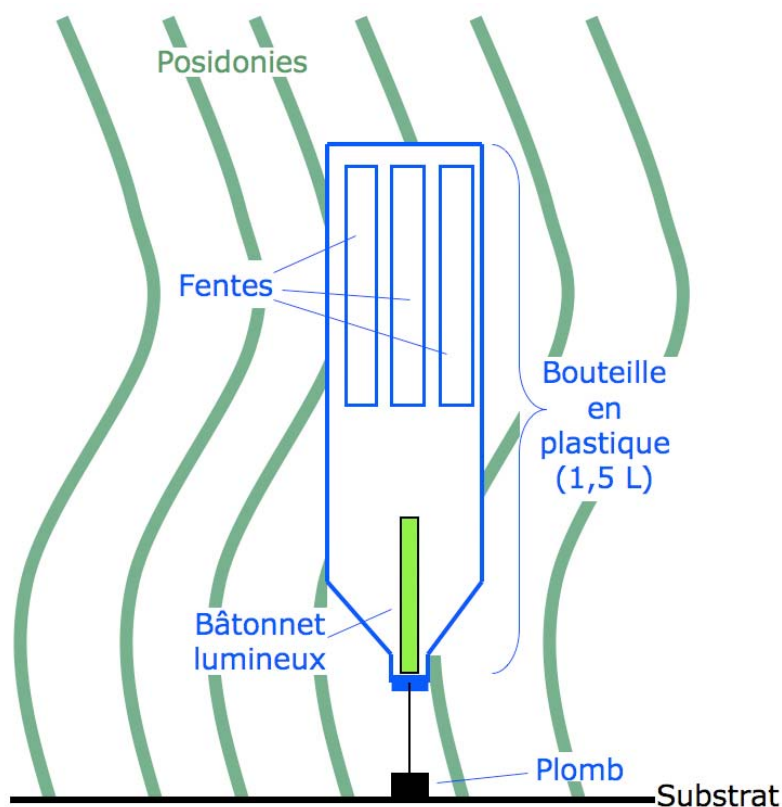


Figure 4.3 : Schéma figurant la position d'un piège à lumière placé au sein de l'herbier de posidonies. Le flotteur permettant au piège de rester en position verticale n'est pas représenté.

IV.3) Conditionnement et analyse des échantillons

IV.3.1) Conditionnement des échantillons

Aussi vite que possible après la sortie de l'eau, les échantillons ont été tamisés sur une maille de 500 μm . Ils ont ensuite été fixés à l'aide d'une solution de formaldéhyde 4%, dilué à l'eau de mer filtrée sur une maille de 0,22 μm (Filtres Whatman GF/C).

Après une période de fixation d'au moins 24 heures, le formaldéhyde a été éliminé. Les échantillons ont alors été triés, et les amphipodes ont été placés dans une solution de conservation constituée d'éthanol 75%, auquel est ajouté 1% de glycérine pour limiter l'évaporation.

Dans le cas des échantillons de litière, la litière a été séchée à l'étuve à 60°C durant 72 heures, afin de pouvoir mesurer son poids sec (PS).

IV.3.2) Analyse des échantillons

Les amphipodes ont été déterminés à l'aide d'une loupe binoculaire et d'un microscope, tous deux de marque Zeiss. L'identification s'est faite au moyen des clés de BELLAN-SANTINI *et al.* (1982, 1989, 1993, 1998), ainsi que des clés et monographies de MYERS *et al.* (2001). Pour certaines espèces,

des correctifs systématiques récents et des diagnoses de nouvelles espèces ont également été utilisées. Citons KRAPP *et al.* (2006) et KRAPP-SCHICKEL & TAKEUCHI (2005) pour le genre *Caprella*, et KRAPP-SCHICKEL & SORBE (2006) pour le genre *Apherusa*.

Le niveau systématique atteint dans la majorité des cas est l'espèce. Il existe toutefois quelques exceptions à cette règle. Ainsi, l'espèce *Caprella acanthifera* possède deux morphotypes différents, considérés comme deux sous-espèces (*Caprella acanthifera acanthifera* et *Caprella acanthifera discrepans*). Ces deux morphotypes étant assez facilement identifiables, nous avons poussé dans ce cas l'identification jusqu'au niveau de la sous-espèce. A l'inverse, les différentes espèces du genre *Echinogammarus* étant très proche morphologiquement, nous avons préféré nous arrêter au niveau du genre, et regrouper tous les individus sous l'appellation *Echinogammarus* sp. De même, nos échantillons contenaient un grand nombre de juvéniles et d'individus endommagés du genre *Apherusa*, qu'il est impossible de rattacher avec certitude à une espèce en particulier. Ces individus ont donc été rassemblés dans le taxon *Apherusa* sp.

IV.4) Traitement des données

IV.4.1) Descripteurs généraux de la structure des communautés

Sous cette appellation sont regroupés différents paramètres, comme le nombre d'individus et le nombre d'espèces présents dans chaque échantillon, et les densités de population en crustacés amphipodes. Celles-ci sont exprimées en nombre d'individus par m² d'herbier dans le cas des prélèvements au filet, en nombre d'individus par gramme de poids sec (gPS) de litière dans le cas des échantillons de litière, et en nombre d'individus par piège dans le cas des pièges à lumière.

IV.4.2) Indices de diversité univariés

Les indices de diversité sont des mesures dont le but est de réduire la composition spécifique d'un assemblage, phénomène complexe et multivarié, en un seul (ou un petit nombre d') indice(s), qui peuvent ensuite être aisément manipulés, notamment dans le cadre d'analyses statistiques. Ils constituent donc des "raccourcis" ("proxies") très utiles pour évaluer la biodiversité inhérente à l'échantillon étudié (KREBS, 1999). On dénombre généralement 3 types d'indices de diversité univariés. Le premier regroupe les **indices de richesse spécifique**, qui consistent généralement en une mesure standardisée du nombre d'espèces présentes dans le prélèvement. Le second est constitué des **indices de diversité *sensu stricto***, qui prennent en compte le nombre d'espèces présentes et le nombre d'individus qui les composent. Enfin, le troisième groupe correspond aux

indices d'équitabilité, qui tiennent compte du nombre d'espèces présentes, du nombre d'individus de chaque espèce, et de la façon dont les individus sont distribués au sein des différentes espèces présentes (JØRGENSEN *et al.*, 2005). Tous les indices utilisés dans le cadre de ce mémoire, décrits aux paragraphes suivants, ont été calculés grâce à la routine "DIVERSE" du logiciel PRIMER pour Windows (v5.0).

IV.4.2.1 : Indice de richesse spécifique de Margalef (d)

Comme son nom l'indique, cet indice appartient à la première catégorie d'indices. Il consiste en une mesure du nombre d'espèces présentes dans l'échantillon, ramené au nombre d'individus total de l'échantillon. On l'écrit

$$d = \frac{S - 1}{\log(N)}$$

avec S le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon, et N l'effectif total de l'échantillon. La valeur du d de Margalef varie fortement, et de manière non-linéaire, avec la taille de l'échantillon, et il n'est dès lors pas possible de comparer sa valeur pour des prélèvements de tailles différentes (CLARKE & WARWICK, 2001).

IV.4.2.2 : Indice de diversité de Shannon-Wiener (H')

Cet indice appartient à la catégorie des indices de diversité *sensu stricto*. À ce titre, il prend en compte le nombre d'espèces, mais aussi l'effectif de chaque espèce présente dans l'échantillon. Il s'écrit :

$$H' = - \sum_i p_i \cdot \ln(p_i)$$

où p_i est la proportion de l'effectif total de l'échantillon appartenant à l'espèce i , c'est à dire le nombre d'individus appartenant à l'espèce i divisé par le nombre d'individus total de l'échantillon. La valeur de cet indice est minimale ($H'=0$) quand l'échantillon ne contient qu'une seule espèce. Sa valeur maximale est théoriquement infinie, car elle augmente selon le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon. Pratiquement, cette valeur vaut $H'_{\max} = \ln(S)$, S étant le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon (CLARKE & WARWICK, 2001).

Comme dans le cas du d de Margalef, la comparaison des valeurs de H' entre des prélèvements de tailles différentes n'est pas possible. Il existe toutefois une échelle générale, qui définit des "classes de valeurs" supposées objectives et universellement applicables. Celle-ci, acceptée par la directive-cadre "eau" (Directive Européenne 2000/60), est reproduite au tableau 4.1 (page suivante).

Limite inférieure	Limite supérieure	Qualificatif de la valeur de H'
0	0,69	Très faible
0,69	1,39	Faible
1,39	2,08	Moyenne
2,08	2,77	Elevée
2,77	log (S)	Très élevée

Tableau 4.1 : Classes de valeurs de H', ainsi qu'elles sont acceptées par la directive 2000/60 (d'après JØRGENSEN *et al.*, 2005).

IV.4.2.3 : Indice d'équitabilité de Pielou (J')

Cet indice appartient à la troisième catégorie d'indices, les indices d'équitabilité. L'équitabilité est une caractéristique d'un échantillon faunistique qui décrit la manière dont les abondances sont distribuées parmi les différentes espèces. Un échantillon équitable est un échantillon où la chaque espèce est représentée par un nombre d'individus comparable, et où les phénomènes de dominance spécifique sont donc rares. Pratiquement, l'indice de Pielou compare la diversité observée à la diversité maximale théorique. Il s'écrit

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}} = \frac{H'}{\ln(S)} = \frac{\sum_i p_i \cdot \ln(p_i)}{\ln(S)}$$

avec H' la valeur de l'indice de Shannon-Wiener observée, $H'_{\max}$ la valeur maximale théorique de l'indice de Shannon-Wiener, p_i la proportion de l'effectif total de l'échantillon appartenant à l'espèce i , et S le nombre total d'espèces de l'échantillon.

La valeur minimale de J' est 0, et sa valeur maximale de 1 est atteinte lorsque toutes les espèces sont représentées par le même nombre d'individus. Comme dans les deux cas précédents, on ne peut comparer les valeurs de cet indice entre deux échantillons de tailles différentes (CLARKE & WARWICK, 2001).

IV.4.2.4 : Indice d'équitabilité de Simpson (1-λ')

Cet indice appartient lui aussi à la famille des indices d'équitabilité. Comme l'indice de Pielou, sa valeur oscille entre 0 et 1. Il s'écrit

$$1 - \lambda' = 1 - \left(\sum_i \frac{n_i \cdot (n_i - 1)}{N \cdot (N - 1)} \right)$$

où n_i représente le nombre d'individus appartenant à l'espèce i , et N l'effectif total de l'échantillon. Cet indice ne fournit aucune information supplémentaire par rapport à l'indice de Pielou, et les valeurs de J' et $1 - \lambda'$ sont souvent proches. Néanmoins, la valeur de l'indice de Simpson présente l'intérêt de ne varier que très faiblement avec la taille de l'échantillon, ce qui permet la comparer pour

des prélèvements de tailles différentes. C'est cet avantage non négligeable de l'indice de Simpson sur les autres qui a conduit à son utilisation dans le cadre de cette étude.

IV.4.3) Analyse de clustering agglomératif hiérarchisé

Dans le but d'étudier aussi efficacement que possible les relations entre les différents échantillons récoltés dans le cadre de cette étude, nous avons réalisé une analyse de clustering agglomératif hiérarchisé au moyen de la routine "CLUSTER" du logiciel PRIMER pour Windows (v5.0).

Les analyses de clustering visent à rassembler les échantillons en des groupes "naturels" (appelés "clusters"). Ces clusters sont construits de telle façon que la similarité entre les prélèvements constituant un cluster est plus grande qu'entre des éléments appartenant à des clusters différents. Dans les méthodes de clustering hiérarchisé, les échantillons sont groupés en clusters, qui sont eux-mêmes regroupés en clusters à des niveaux de similarité plus faible.

Parmi ces méthodes, la technique de clustering agglomératif hiérarchisé ont pour base la matrice de similarité associée aux données brutes. Celle-ci comprend, pour chaque paire d'échantillons, la valeur d'un coefficient de similarité entre les deux échantillons. Les échantillons les plus similaires sont alors groupés (agglomérés) en un cluster. Vient ensuite le tour des échantillons qui occupent le second rang en termes de similarité mutuelle, et ainsi de suite jusqu'à ce que tous les prélèvements soient groupés en un seul cluster, à des niveaux de similarité faibles. Le résultat typique de cette technique est un dendrogramme qui a pour axe des abscisses l'ensemble des prélèvements, et pour ordonnée le niveau de similarité entre prélèvements (CLARKE & WARWICK, 2001).

Dans le cas qui nous occupe, la matrice des similarités a été réalisée sur les données standardisées, *i. e.* sur l'abondance de chaque espèce exprimée en proportion de l'effectif total de l'échantillon, et non sur les comptages bruts. En effet, comparer des chiffres bruts aurait fait entrer en compte l'influence de la taille de l'échantillon, et comme les effectifs des différents échantillons sont très variables, cela n'est pas souhaitable. De plus, les données standardisées ont subi une transformation (remplacement de chaque valeur par sa racine carrée). Cette transformation est nécessaire pour le type d'étude réalisée, sous peine de ne prendre en compte que les quelques espèces les plus abondantes, voire l'unique espèce la plus abondante (CLARKE & WARWICK, 2001).

La matrice des similarités a été construite à partir de ces données, en utilisant le coefficient de similarité de Bray-Curtis pour comparer les prélèvements entre eux. L'analyse de clustering a été réalisée au départ de la matrice des similarités de Bray-Curtis, et le dendrogramme a été réalisé en agglomérant les prélèvements en considérant la valeur de similarité moyenne de chaque groupe ("group-average linking"). L'efficacité de la combinaison de ces deux méthodes (utilisation du coefficient de Bray-Curtis et "group-average linking") a maintes fois été établie dans le cadre d'études écologiques (CLARKE & WARWICK, 2001).

IV.4.4) Ordination bidimensionnelle (MDS non-métrique)

La technique de clustering agglomératif hiérarchisé permet de grouper les échantillons en des groupes, mais ne permet pas de représenter leurs relations sur une échelle continue. De plus, elle repose sur certaines approximations et raccourcis. Aussi, il est conseillé de l'utiliser en conjugaison avec une méthode d'ordination. Une ordination est une "carte" des échantillons, généralement en deux ou trois dimensions. Les positions des échantillons et les distances qui les séparent reflètent la similarité entre les échantillons (*i. e.*, des échantillons proches ont une similarité élevée). En cas d'adéquation entre l'analyse de clustering et l'ordination, la valeur des deux se trouve renforcée, et l'interprétation des résultats peut se faire de manière intuitive, sans trop de risques d'erreur (CLARKE & WARWICK, 2001).

L'une des techniques d'ordination les plus fiables est celle du MDS non-métrique ("Non-Metric MultiDimensional Scaling"). Celui-ci repose sur une procédure itérative. Pour un nombre de dimensions fixé, on génère de manière informatique un nombre assez élevé d'itérations. Chacune de ces itérations correspond à une ordination possible. Pour chacune des itérations, le programme calcule une valeur de "stress", qui est en fait une mesure de l'erreur associée à la procédure d'ordination, *i. e.* de l'écartement entre les similarités théoriques et les distances entre échantillons mesurées sur l'ordination. L'itération qui possède la valeur de stress la plus faible est considérée comme étant la meilleure, et est retenue (CLARKE & WARWICK, 2001).

Dans le cadre du présent travail, nous avons réalisé une ordination via MDS non-métrique, à l'aide de la routine "MDS" du logiciel PRIMER pour Windows (v5.0). Cette ordination était limitée à deux dimensions, et le nombre d'itérations réalisées a été fixé à 30.

IV.4.5) Analyses SIMPER

Dans le but de mettre en évidence les espèces les plus caractéristiques de la communauté étudiée, plusieurs analyses de type SIMPER (SIMilarity PERcentage) ont été réalisées, à l'aide de la routine du même nom du logiciel PRIMER pour Windows (v5.0).

Les analyses SIMPER comportent deux volets. Le premier consiste en fait à "briser" la similarité totale entre les échantillons d'un même groupe en les contributions de chaque espèce à cette similarité. Il fournit en sortie deux valeurs par espèce. La première est la valeur moyenne de la contribution de l'espèce considérée à la similarité totale. Exprimée en pourcentage de la similarité intra-groupe totale, elle est notée $\bar{\delta}_i$. La seconde valeur est l'écart-type (SD) associé à cette moyenne. A partir de ces deux valeurs, on peut mettre en évidence des **espèces typificatrices**. Celles-ci constituent en quelque sorte les espèces caractéristiques du groupe étudié. Elles sont caractérisées par une contribution importante à la similarité totale ($\bar{\delta}_i$ élevée), et si cette contribution

est relativement constante dans tous les échantillons de groupe (écart-type faible). En d'autres termes, les espèces typificatrices ont un rapport $\bar{\delta}_i/SD$ élevé (CLARKE & WARWICK, 2001).

L'autre volet des analyses SIMPER est analogue à celui décrit plus haut, à ceci près qu'il envisage les contributions de chaque espèce à la dissimilarité totale entre deux groupes d'échantillons. Elle permet la mise en évidence d'**espèces discriminatrices**. Celles-ci sont les espèces qui sont responsables de la majorité des différences entre les groupes étudiés. Elles sont également caractérisées par un rapport $\bar{\delta}_i/SD$ élevé, mais $\bar{\delta}_i$ correspond ici à la valeur moyenne contribution d'une espèce donnée à la dissimilarité totale entre deux groupes d'échantillons (CLARKE & WARWICK, 2001).

Dans le cadre de ce mémoire, 3 analyses SIMPER ont été réalisés. Celles-ci ont été réalisés sur une matrice des corrélations construite de manière identique à celle décrite au point IV.4.3. L'une d'entre elles envisageait de regrouper les échantillons selon la méthode via laquelle ils ont été réalisés, la seconde selon la période de la journée, et la troisième selon la saison d'échantillonnage.



V. Résultats

Au total, 1444 amphipodes ont été récoltés et identifiés jusqu'à l'espèce (à quelques exceptions près, cfr. point IV.3.2). Trente-huit espèces, réparties sur 21 familles, ont été répertoriées. Le tableau 5.1 reprend les compositions détaillées de chacun des prélèvements.

(Super-)Famille	Espèce	Prélèvements									
		FNJ	FNN	FMJ	FMN	LNJ	LNN	LMJ	LMN	PNN	PMN
Ampeliscidae	<i>Ampelisca rubella</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
Amphilochoidea	<i>Amphilocheus neapolitanus</i>	0	3	1	3	0	0	0	0	0	2
	<i>Peltocoxa marioni</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Amphitoidae	<i>Amphithoe helleri</i>	1	2	0	0	4	6	0	0	4	1
Aoridae	<i>Aora gracilis</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
	<i>Aora spinicornis</i>	2	43	0	7	5	4	0	0	3	6
Calliopidae	<i>Apherusa chierieghinii</i>	35	231	15	539	12	6	1	2	15	14
	<i>Apherusa</i> sp.	13	39	7	67	3	0	0	0	2	11
	dont Abîmés	4	2	4	13	1	0	0	0	0	0
	Juvéniles	9	37	3	54	2	0	0	0	2	11
Caprellidae	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	0	3	1	0	2	6	1	1	0	41
	<i>Caprella equilibra</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Corophidae	<i>Corophium acutum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Dexaminidae	<i>Atylus guttatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	5	13
	<i>Atylus massiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	5
	<i>Atylus vedlomensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	<i>Dexamine spiniventris</i>	1	19	0	3	0	2	0	0	5	6
	<i>Dexamine spinosa</i>	0	7	0	2	0	0	0	0	1	4
	<i>Guernea coalita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Eusiridae	<i>Eusiroides dellavallei</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Gammaridae	<i>Echinogammarus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
Iphimediidae	<i>Iphimedia minuta</i>	0	3	0	4	2	0	0	0	0	0
Isaeidae	<i>Gammaropsis maculata</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0
Ischyroceridae	<i>Ischyrocerus inexpectatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Microjassa cumbrensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Leucothoidae	<i>Leucothoe spinicarpa</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Lysianassoidea	<i>Hippomedon massiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
	<i>Hippomedon oculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
	<i>Normanion chevreuxi</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	14	5
	<i>Orchemene similis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
	<i>Orchemene humilis</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	12	1
	<i>Tmetonyx nardonis</i>	0	0	0	8	0	0	0	0	7	0
Megalurotopidae	<i>Megalurotopus massiliensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Melitidae	<i>Gammarella fucicola</i>	0	0	0	0	4	6	2	2	0	2
Oedicerotidae	<i>Monoculodes griseus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>Periculodes aequimanus</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	7	8
	<i>Synchelidium haplocheles</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	<i>Synchelidium longidigitatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Phoxocephalidae	<i>Metaphoxus simplex</i> ♂	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1
Phtisicidae	<i>Phtisica marina</i>	1	2	1	1	1	4	0	0	0	2
Stenothoidae	<i>Stenothoe cavimana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	Indéterminés	1	16	0	0	7	1	0	0	5	0
Total		56	375	25	641	44	36	6	11	102	148

Tableau 5.1 : Compositions détaillées des différents prélèvements analysés. Chaque prélèvement est désigné par un code à 3 lettres, la première désignant la méthode de prélèvement (F=Filet, L=Litière, P=Piège à lumière), la seconde la saison (N=Novembre, M=Mars) et la troisième la période de prélèvement (J=Jour, N=Nuit). Les valeurs sont des nombres d'individus.

V.1) Descripteurs généraux et indices univariés

Les tableaux 5.2 et 5.3 regroupent les valeurs des descripteurs généraux de la structure des communautés (nombre d'individus et nombre d'espèces présents dans l'échantillon, densité de population) et celles des différents indices de diversité univariés.

Méthode	Saison	Période	N	S	d	H'	J'	1-λ'
Filet	Novembre	Jour	56	9	1,99	1,18	0,54	0,56
		Nuit	375	15	2,36	1,41	0,52	0,59
	Mars	Jour	25	5	1,24	1,05	0,65	0,58
		Nuit	641	16	2,32	0,67	0,24	0,28
Litière	Novembre	Jour	44	12	2,91	2,19	0,88	0,88
		Nuit	36	9	2,23	2,04	0,93	0,88
	Mars	Jour	6	5	2,23	1,56	0,97	0,93
		Nuit	11	8	2,92	2,02	0,97	0,95
Pièges à lumière	Novembre	Nuit	102	20	4,11	2,68	0,90	0,92
	Mars	Nuit	148	22	4,20	2,57	0,83	0,89

Tableau 5.2 : Nombre d'individus (N), nombre d'espèces (S), et valeurs de l'indice de richesse spécifique de Margalef (d), de l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H'), de l'indice d'équitabilité de Pielou (J') et de l'indice d'équitabilité de Simpson (1-λ') pour chacun des prélèvements effectués dans le cadre du présent travail.

		Méthode de prélèvement		
Saison	Période	Filet (Ind.m ⁻²)	Litière (Ind.gPS ⁻¹)	Pièges à lumière (Ind./Piège)
Novembre	Jour	6,22	0,57	-
	Nuit	41,67	0,49	12,75
Mars	Jour	2,78	0,21	-
	Nuit	71,22	0,20	18,5

Tableau 5.3 : Densités de population des crustacés amphipodes lors des différentes périodes d'échantillonnage. Celles-ci sont exprimées en nombre d'individus par m² d'herbier dans le cas des prélèvements au filet, en nombre d'individus par gramme de poids sec de litière dans le cas des prélèvements de litière, et en nombre d'individus par piège dans le cas des prélèvements réalisés à l'aide de pièges à lumière.

V.1.1) Prélèvements réalisés au filet fauchoir

A l'examen des tableaux 5.2 et 5.3, on constate immédiatement que les valeurs de tous les descripteurs généraux sont nettement plus élevées dans le cas des prélèvements réalisés de nuit que dans celui des prélèvements de journée. Les prélèvements nocturnes contiennent donc un nombre d'individus beaucoup plus grand (densités de population multipliées par 6 en novembre, par 25 en mars), mais aussi plus d'espèces que les prélèvements diurnes, quelle que soit la saison envisagée.

En ce qui concerne la variation saisonnière, par contre, il n'existe pas de tendances claires. Ainsi, la densité de population est plus importante en novembre lorsqu'on examine les échantillons diurnes, mais la situation est inversée si l'on compare les échantillons nocturnes. De plus, si l'échantillon

diurne de novembre contient plus d'espèces que celui de mars, la comparaison des échantillons nocturnes ne montre pas de différence concernant ce paramètre.

L'indice de richesse spécifique de Margalef montre également une variation nycthémérale. Sa valeur est plus élevée la nuit que le jour, surtout en mars. Par contre, on n'observe pas de tendance claire quant à la saisonnalité.

La valeur de l'indice de diversité de Shannon-Wiener peut être considérée comme faible dans le cas des échantillons diurnes et de l'échantillon nocturne de Novembre, et comme très faible dans le cas de l'échantillon nocturne de mars (cfr pt IV.4.2.2). La valeur de l'indice est plus élevée la nuit en novembre, mais la tendance s'inverse en mars. Par contre, le prélèvement est plus diversifié en novembre qu'en mars, tant la nuit que le jour.

Les indices d'équitabilité (Pielou & Simpson) montrent des valeurs assez faibles, surtout dans le cas de l'échantillon nocturne de mars. Toutefois, il est impossible de distinguer de tendance nycthémérale ou saisonnière claire.

V.1.2) Prélèvements de litière

Tout d'abord, il convient de constater que les tailles des échantillons diffèrent. En effet, si celles des des prélèvements de novembre sont comparables entre elles (76,7 gPS de litière pour l'échantillon diurne, 73,8 gPS pour l'échantillon nocturne), il n'en va pas de même pour les échantillons de mars (28 gPS pour l'échantillon diurne, 54,2 gPS pour l'échantillon nocturne). Il est dès lors impossible de comparer entre eux les échantillons de mars, ou de comparer les échantillons de mars et de novembre, du moins pour les paramètres de nombre d'individus, de nombre d'espèces, et pour la majorité des indices univariés.

Comme le montrent les tableaux 5.2 et 5.3, en novembre, le prélèvement diurne montre des valeurs de nombre d'individus, de nombre d'espèces et de densité de population légèrement plus élevées que le prélèvement nocturne. Il est également un peu plus riche en espèces (d de Margalef plus important), mais les valeurs des indices d'équitabilité, très élevées dans les deux cas, sont sensiblement égales. La valeur de l'indice de Shannon-Wiener peut être considérée comme moyenne dans le cas du prélèvement nocturne, et comme élevée dans le cas du prélèvement diurne, tout en restant relativement similaire.

En mars, la densité de population ne montre aucune variation nycthémérale. Elle est par contre nettement plus faible qu'en novembre (plus de deux fois inférieure). La valeur de l'indice de Shannon-Wiener peut être qualifiée de moyenne, aussi bien dans le cas du prélèvement diurne que

du prélèvement nocturne. Les valeurs des indices d'équitabilité (Pielou & Simpson), quant à elles, sont très élevées dans les deux cas. Enfin, l'indice de Simpson, si il ne montre guère de variation nycthémérale (et ce quelle que soit la saison), présente des valeurs légèrement plus élevées en mars.

V.1.3) Prélèvements réalisés au moyen de pièges à lumière

A l'examen des tableaux 5.2 et 5.3, on constate que le nombre d'individus, ainsi que la densité de population, sont plus élevés dans l'échantillon de mars. L'échantillon de mars semble être légèrement plus riche en espèces (nombre d'espèces et d de Margalef légèrement plus élevés), mais son équitabilité et sa diversité sont légèrement moindres (J' , $1-\lambda'$ et H' plus faibles). Néanmoins, les valeurs des indices d'équitabilité sont importantes dans les deux cas, et les valeurs de l'indice de Shannon-Wiener peuvent être qualifiées d'élevées aussi bien en novembre qu'en mars.

V.2) Clustering agglomératif hiérarchisé

La figure 5.1 représente le dendrogramme obtenu via l'analyse de clustering agglomératif hiérarchisé. Pour rappel, les paramètres utilisés dans le cadre de cette analyse sont détaillés au point IV.4.3.

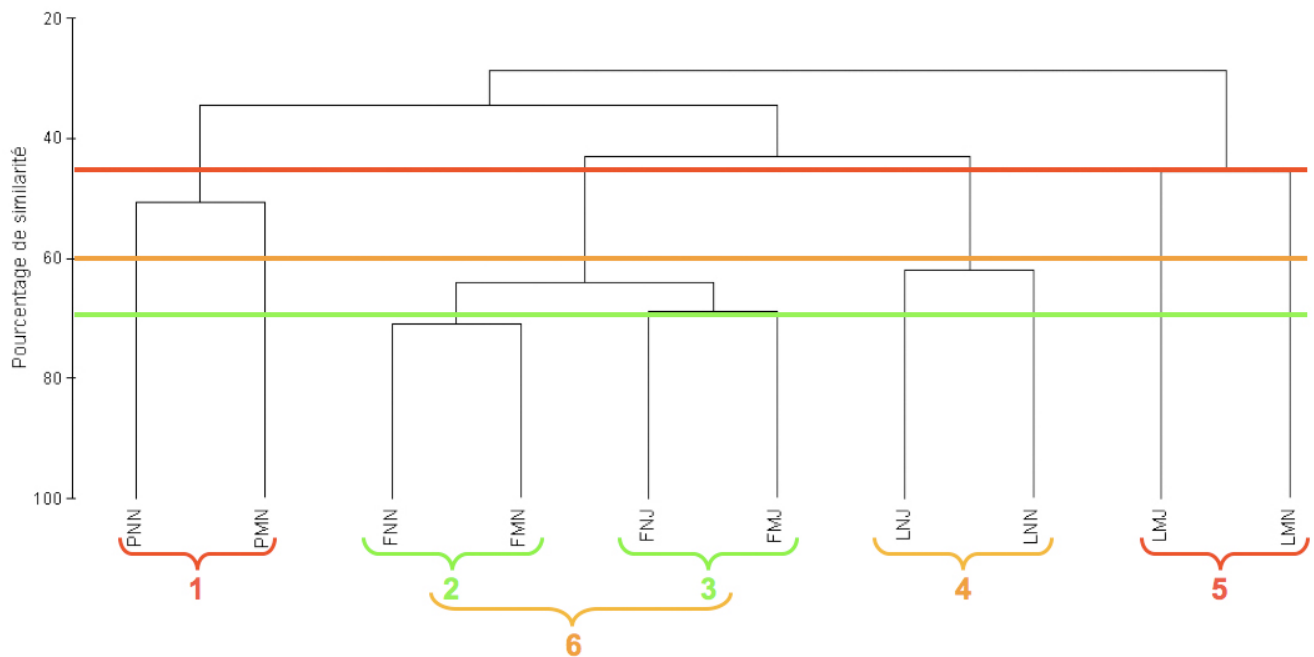


Figure 5.1 : Dendrogramme obtenu suite à l'analyse de clustering agglomératif hiérarchisé. L'axe des ordonnées représente la valeur du coefficient de similarité de Bray-Curtis, exprimé en pourcentage. Chaque échantillon est désigné par un code à 3 lettres, la première désignant la méthode de prélèvement (F=Filet, L=Litière, P=Piège à lumière), la seconde la saison (N=Novembre, M=Mars) et la troisième la période de prélèvement (J=Jour, N=Nuit). Les barres de couleur horizontales correspondent à des "niveaux-seuils" de similarité arbitraires (En vert, 70 % de similarité, en orange 60 % de similarité, et en rouge 45 % de similarité). Les accolades dans le bas de la figure identifient les différents clusters dont il sera question plus bas. La couleur des accolades indique le degré de similarité entre les prélèvements constituant le cluster (En vert, 70 % de similarité, en orange 60 % de similarité, et en rouge 45 % de similarité).

La figure 5.1 montre clairement la répartition des prélèvements en 5 clusters. Deux d'entre eux montrent un pourcentage de similarité très élevé (égal ou supérieur à 70 %). Il s'agit (cfr. fig. 5.1) du cluster 2, regroupant les deux prélèvements au filet nocturnes (Pourcentage de similarité : 70,9 %) et du cluster 3, regroupant les deux prélèvements au filet diurnes (Pourcentage de similarité : 69,8 %).

Les clusters 4 et 6 (cfr. fig. 5.1) présentent un pourcentage de similarité assez élevé (compris entre 60 et 70 %). Le cluster 4 regroupe les prélèvements de litière réalisés en novembre (Pourcentage de similarité : 61,9 %). Le cluster 6, qui regroupe les clusters 2 et 3, et donc l'ensemble des prélèvements réalisés au filet fauchoir, présente un pourcentage de similarité de 64,1 %.

Les clusters 1 et 5 (cfr fig. 5.1) présentent, quant à eux, un pourcentage de similarité plus faible, qualifié de moyen (compris entre 45 et 60 %). Le cluster 1 regroupe les prélèvements effectués au moyen de pièges à lumière (Pourcentage de similarité : 50,7 %). Enfin, le cluster 5 regroupe les prélèvements de litière réalisés en mars (Pourcentage de similarité : 45,5 %).

V.3) Ordination bidimensionnelle (Non-metric MDS)

La figure 5.2 présente la projection des prélèvements dans un espace bidimensionnel, obtenue par ordination des prélèvements via la technique de "Multi-Dimensional scaling" non-métrique (Non-metric MDS).

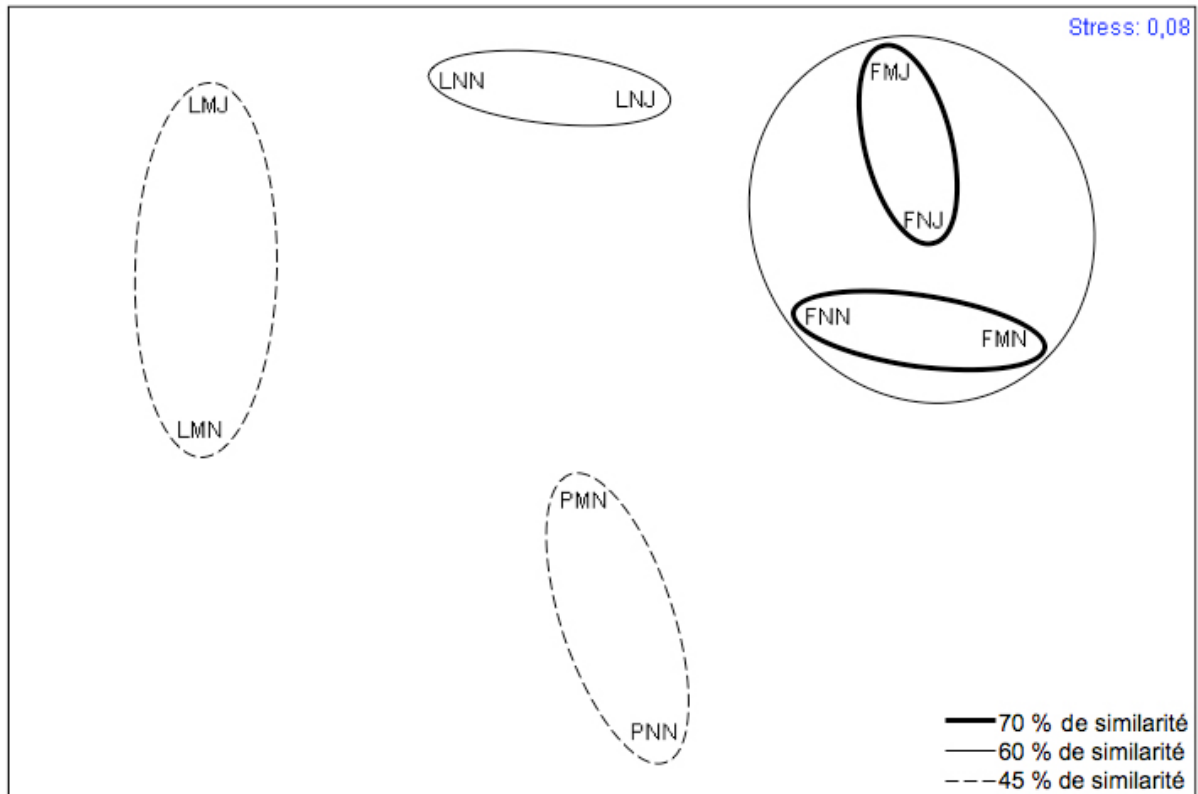


Figure 5.2 : Ordination 2D des échantillons par la technique de MDS non-métrique. Les échantillons sont désignés par des codes à 3 lettres, la première désignant la méthode de prélèvement (F=Filet, L=Litière, P=Piège à lumière), la seconde la saison (N=Novembre, M=Mars) et la troisième la période de prélèvement (J=Jour, N=Nuit). La figure comporte également la valeur de stress associée à l'analyse (en haut à droite), et les échantillons sont regroupés suivant leur degré de similarité en utilisant les mêmes niveaux arbitraires que ceux fixés au point V.2 (45, 60 et 70 %, comme indiqué dans le bas à droite de la figure).

La première constatation qui émane de l'examen de la figure 5.2 concerne la valeur de stress associée à l'analyse. Celle-ci est faible (inférieure à 0,1). L'ordination peut donc être considérée comme tout à fait satisfaisante, et les risques de mauvaise interprétation des relations entre échantillons comme faibles.

Dans le but de faciliter l'examen des relations entre échantillons, nous avons surimposé sur la figure 5.2 les niveaux de similarité fixés arbitrairement au point V.2. On constate aisément que les groupes d'échantillons rapprochés via la technique d'ordination correspondent parfaitement aux 5 clusters décrits plus hauts. On observe à nouveau le rapprochement important des échantillons au filet nocturnes entre eux, ainsi que celui des échantillons au filet diurnes entre eux. On remarque aussi un rapprochement légèrement plus faible des échantillons de litière de novembre, ainsi que de

l'ensemble des prélèvements réalisés au filet. Enfin, on constate un rapprochement encore plus faible des échantillons de litière de mars, ainsi que des prélèvements réalisés au moyen des pièges à lumière.

Les résultats obtenus via la technique de MDS non-métrique viennent donc clairement étayer ceux de l'analyse de clustering agglomératif hiérarchisé.

V.4) Mise en évidence d'espèces indicatrices

V.4.1) Analyse descriptive

Le tableau 5.4 regroupe les valeurs d'abondances des espèces dominantes, et ce aussi bien pour l'ensemble des prélèvements que pour chacune des méthodes, saisons et périodes prises séparément.

TOTAL	Espèce		%
	<i>Apherusa chiereghinii</i>		60,25
	<i>Apherusa</i> sp.		9,83
	<i>Aora spinicornis</i>		4,85
	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>		3,81
	<i>Dexamine spiniventris</i>		2,49

METHODES	Filet		Litière		Pièges à lumière	
	Espèce	%	Espèce	%	Espèce	%
	<i>Apherusa chiereghinii</i>	74,75	<i>Apherusa chiereghinii</i>	21,65	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	16,40
	<i>Apherusa</i> sp.	11,49	<i>Gammarella fucicola</i>	14,43	<i>Apherusa chiereghinii</i>	11,60
	<i>Aora spinicornis</i>	4,74	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	10,31	<i>Normanion chevreuxi</i>	7,60
	<i>Dexamine spiniventris</i>	2,10	<i>Amphithoe helleri</i>	10,31	<i>Atylus guttatus</i>	7,20
			<i>Aora spinicornis</i>	9,28	<i>Perioculodes aequimanus</i>	6,00

SAISONS	Novembre		Mars	
	Espèce	%	Espèce	%
	<i>Apherusa chiereghinii</i>	48,78	<i>Apherusa chiereghinii</i>	68,71
	<i>Apherusa</i> sp.	9,30	<i>Apherusa</i> sp.	10,23
	<i>Aora spinicornis</i>	9,30	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	5,29
	<i>Dexamine spiniventris</i>	4,40		

PERIODES	Jour		Nuit	
	Espèce	%	Espèce	%
	<i>Apherusa chiereghinii</i>	48,09	<i>Apherusa chiereghinii</i>	61,46
	<i>Apherusa</i> sp.	17,56	<i>Apherusa</i> sp.	9,06
	<i>Aora spinicornis</i>	5,34	<i>Aora spinicornis</i>	4,80
	<i>Gammarella fucicola</i>	4,58	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	3,88
	<i>Amphithoe helleri</i>	3,82	<i>Dexamine spiniventris</i>	2,67
	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	3,05		

Tableau 5.4 : Valeurs d'abondance (exprimées en pourcentage du total des individus prélevés dans la catégorie considérée) des espèces dominantes de la communauté étudiée. Le premier groupe présente les valeurs pour l'ensemble des prélèvements regroupés. Le second groupe contient les valeurs pour les différentes méthodes de prélèvement. Le troisième groupe présente les valeurs des différentes saisons, et le dernier celles des différentes périodes de la journée.

Selon le tableau 5.4, *Apherusa chiereghinii* est l'espèce la plus abondante dans tous les cas, à l'exception des pièges à lumière. Parmi les autres taxons abondants souvent mis en évidence, on citera *Apherusa* sp., qui regroupe essentiellement des juvéniles appartenant au genre *Apherusa*, mais ne peuvent être rattachés avec précision à une espèce particulière (cf. tableau 5.1), ainsi que les espèces *Aora spinicornis*, *Caprella acanthifera acanthifera* et *Dexamine spiniventris*.

Parallèlement à cette approche purement descriptive, 3 analyses de type "SIMPER" ont été réalisées, comme exposé au point IV.4.5, dans le but de mettre en évidence les espèces typificatrices des différents groupes d'échantillons envisagés, ainsi que les espèces discriminatrices, responsables des différences entre groupes.

V.4.2) Espèces discriminatrices

Aucune espèce clairement discriminatrice n'a pu être mise en évidence, que ce soit lors de l'analyse inter-méthodes, de l'analyse inter-saisons ou de l'analyse inter-périodes. En effet, le pourcentage de dissimilarité entre 2 groupes expliqué par une espèce seule n'était que très rarement supérieur à 10% (jamais supérieur à 15%), et les rapports $\bar{\delta}_i/SD$ associés à ces espèces ne dépassaient qu'exceptionnellement 2 (jamais 3). Aussi, nous avons choisi, par esprit de concision, de ne pas les présenter ici.

V.4.3) Espèces typificatrices

V.4.3.1 : Analyse "Inter-méthodes"

Les résultats de cette analyse sont présentés au tableau 5.5.

Méthode	Espèce	$\bar{\delta}_i$ (%)	$\bar{\delta}_i/SD$
Filet	<i>Apherusa chiereghinii</i>	55,43	16,84
	<i>Apherusa</i> sp.	24,92	4,39
Litière	<i>Apherusa chiereghinii</i>	35,07	19,38
	<i>Gammarella fucicola</i>	30,65	4,82
	<i>Caprella acanthifera acanthifera</i>	23,66	3,99
Pièges à lumière	<i>Apherusa chiereghinii</i>	15,18	N.C.
	<i>Perioculodes aequimanus</i>	11,48	N.C.
	<i>Atylus guttatus</i>	10,93	N.C.
	<i>Dexamine spiniventris</i>	9,94	N.C.
	<i>Normanion chevreuxi</i>	9,87	N.C.

Tableau 5.5 : Résultats de l'analyse SIMPER inter-méthodes. En regard de chaque méthode de prélèvements sont présentés les espèces susceptibles d'être considérées comme typificatrices. Pour chaque espèce, le tableau présente la valeur moyenne de la contribution de l'espèce considérée à la similarité intra-groupe $\bar{\delta}_i$ (exprimée en pourcentage de la similarité intra-groupe totale), et la valeur du rapport $\bar{\delta}_i/SD$ (Rapport entre la valeur moyenne de la contribution à la similarité intra-groupe totale et l'écart-type associé à cette mesure). N.C. : Non calculable.

Comme le montre le tableau 5.5, deux taxons peuvent être considérés comme typiques des prélèvements au filet : l'espèce *Apherusa chiereghinii* et la "catégorie" *Apherusa* sp., qui regroupe (cfr. tableau 5.1) essentiellement des juvéniles du genre *Apherusa* qu'il est impossible de rattacher à une espèce en particulier. En effet, ces deux taxons combinent une contribution moyenne à la similarité intra-groupe totale $\bar{\delta}_i$ élevée et un rapport $\bar{\delta}_i/SD$ important. De plus, ces taxons expliquent à eux seuls 80,35 % de la similarité totale entre prélèvements réalisés au filet fauchoir.

Trois espèces peuvent être considérées comme typiques des prélèvements de litière. Il s'agit des espèces *Apherusa chiereghinii*, *Gammarella fucicola* et *Caprella acanthifera acanthifera*. Ces espèces à elles seules contribuent à 89,38 % de la similarité totale entre les échantillons de litière.

Le cas des prélèvements aux pièges à lumière est moins évident à interpréter. En effet, seuls 2 prélèvements de ce type ont été analysés, et il n'est dès lors pas possible de calculer de valeur d'écart-type les concernant. Il est donc impossible d'appliquer le critère de mise en évidence des espèces typificatrices exposé au point IV.4.5 (à savoir la combinaison d'une valeur de $\bar{\delta}_i$ élevée et d'un rapport $\bar{\delta}_i/SD$ important). On ne peut donc que se limiter à lister les espèces dont la contribution à la similarité intra-groupe totale est la plus importante. Il s'agit de *Apherusa chiereghinii*, *Perioculodes aequimanus*, *Atylus guttatus*, *Dexamine spiniventris* et *Normanion chevreuxi*. Ces cinq espèces contribuent à la similarité entre les prélèvements réalisés au moyen de pièges à lumière à hauteur de 57,4 %.

V.4.3.2 : Analyses "Inter-périodes" et "Inter-saisons"

Aucune de ces deux analyses n'a permis la mise en évidence d'espèces typificatrices d'une saison de l'année, ou d'une période de la journée particulières. En effet, si la contribution moyenne à la

similarité totale intra-groupes $\bar{\delta}_i$ est parfois élevée, voire très élevée (jusqu'à 54 % dans certains cas), le rapport $\bar{\delta}_i/SD$ ne dépasse jamais 2,5. Il est dès lors hasardeux de s'avancer à la mise en évidence d'espèces typificatrices, et nous avons préféré ne pas le faire. Pour cette raison, ces résultats ne sont pas présentés ici.



VI. Discussion

VI.1) Analyse de la structure des communautés

A l'examen des résultats exposés au chapitre V, il apparaît de manière assez évidente que les résultats fournis par les trois méthodes employées ne concordent pas totalement. De plus, l'analyse de clustering agglomératif hiérarchisé, ainsi que l'ordination via MDS non-métrique, montrent que le facteur principal qui expliquant la similarité entre prélèvements est bien la méthode employée (cfr points V.2 et V.3). Puisque la variabilité imputable à la méthode semble éclipser une éventuelle variation saisonnière et/ou nycthémérale, les résultats de chaque méthode ont été interprétés séparément, avant une comparaison ultérieure.

VI.1.1) Prélèvements réalisés au filet fauchoir

Dans l'ensemble, les résultats obtenus (cfr point V.1.1) tendent à montrer que le filet fauchoir est une méthode efficace, permettant de collecter un grand nombre d'amphipodes. Néanmoins, les prélèvements montrent une diversité, une richesse spécifique et surtout une équitabilité faibles.

Le filet fauchoir est de loin la méthode la plus utilisée pour les prélèvements de faune vagile dans les herbiers de posidonies. Il a été utilisé dans le cadres d'études réalisées sur les côtes italiennes (e. g. (GAMBI *et al.*, 1992 ; MAZZELLA *et al.*, 1989 ; SCIPIONE & FRESI, 1984 ; SCIPIONE *et al.*, 1996), espagnoles (SANCHEZ-JEREZ *et al.*, 1999a, 1999b, 2000), françaises (LEDOYER, 1968, 1969) et même corses (DEGARD, 2004).

Comme le montrent l'analyse de clustering hiérarchisé (point V.2) et l'ordination bidimensionnelle via la technique de MDS (point V.3), le facteur "période" explique mieux la similarité entre prélèvements que le facteur "saison". En d'autres termes, les prélèvements réalisés à une même période de la journée, mais à des saisons différentes sont plus similaires entre eux (similarité supérieure 70%) que les échantillons prélevés à des moments différents de la journée, mais à des saisons différentes (similarité de 64%). De plus, on remarque une importante variation nycthémérale, particulièrement en termes d'abondance totale en crustacés amphipodes, mais aussi en termes de nombre d'espèces (point V.1.1). Dans le but de discuter aussi efficacement que possible de la portée de cette variation, le tableau 6.1 reprend les valeurs des données-clés de ce travail, mais aussi de divers autres travaux traitant de ce phénomène.

Selon ce tableau, les nombres d'individus et d'espèces sont toujours plus élevés la nuit. L'amplitude de la variation nycthémérale en termes d'abondance observée dans le cadre de cette étude est importante, surtout en mars, mais paraît réaliste en regard des données disponibles dans la

Date	Profondeur (m)	Lieu	Abondance (Rapport Nuit/Jour)	Nombre d'espèces (Rapport Nuit/Jour)	Espèces dominantes		Source
					Jour	Nuit	
09/1965	9	Marseille (Port de Banc)	7,3	3,4	<i>Apherusa bispinosa</i> (66,7%) <i>Aora typica</i> (13,8%)	<i>Apherusa bispinosa</i> (60,1 %) <i>Aora typica</i> (26,2%)	Ledoyer, 1969
06/1966	9	Marseille (Pointe de Pomègues)	19,8	5,3	<i>Aora typica</i> (55,6%) <i>Apherusa bispinosa</i> (22,2%) <i>Dexamine spinosa</i> (22,2%)	<i>Dexamine spinosa</i> (33,1%) <i>Apherusa bispinosa</i> (17,4%) <i>Aora typica</i> (12,9%) <i>Dexamine spiniventris</i> (12,9%)	Ledoyer, 1969
05/1996	10 à 12	Alicante (El Campello)	4,5	-	-	-	Sanchez-Jerez et al., 1999b
03/2004	7	Calvi (Port de Stareso)	3,8	5,3	<i>Apherusa</i> sp. (80%) <i>Amphilochus neapolitanus</i> (12,9%) <i>Dexamine spinosa</i> (7%)	<i>Apherusa</i> sp. (48,2%) <i>Apherusa chierieghinii</i> (20,1%) <i>Amphilochus neapolitanus</i> (15,5%) <i>Aora spinicornis</i> (8,2%)	Degard, 2004
03/2004	7	Calvi (Extérieur Port de Stareso)	3,8	2,9	<i>Apherusa</i> sp (64,5%) <i>Dexamine spinosa</i> (12,5%) <i>Amphithoe helleri</i> (8,33%)	<i>Apherusa</i> sp (31,8%) <i>Apherusa chierieghinii</i> (18,5%) <i>Aora spinicornis</i> (12,1%) <i>Amphilochus neapolitanus</i> (11,3%)	Degard, 2004
11/2006	10	Calvi (Extérieur Port de Stareso)	6,7	1,7	<i>Apherusa chierieghinii</i> (62,5%) <i>Apherusa</i> sp. (23,2%) <i>Aora spinicornis</i> (3,6 %) <i>Dexamine spiniventris</i> (1,8%)	<i>Apherusa chierieghinii</i> (61,6%) <i>Aora spinicornis</i> (11,5%) <i>Apherusa</i> sp. (10,9%) <i>Dexamine spiniventris</i> (5,1 %)	Cette étude
03/2007	10	Calvi (Extérieur Port de Stareso)	25,6	3,2	<i>Apherusa chierieghinii</i> (60%) <i>Apherusa</i> sp. (20%) <i>Phthisica marina</i> (4%) <i>Caprella acanthifera</i> (4%) <i>Amphilochus neapolitanus</i> (4%)	<i>Apherusa chierieghinii</i> (84,1%) <i>Apherusa</i> sp. (10,4%) <i>Tmetonyx nardonis</i> (1,3%) <i>Aora spinicornis</i> (1,1 %)	Cette étude

Tableau 6.1 : Récapitulatif des différentes études envisageant les variations nycthémerales des communautés d'amphipodes associées aux herbiers de posidonies, échantillonnées au moyen d'un filet fauchoir. Pour chaque étude, le tableau reprend la date (mois/année), la profondeur et le lieu d'échantillonnage, le rapport abondance nocturne/abondance diurne, le rapport nombre d'espèces nocturne/nombre d'espèces diurnes, les espèces dominantes (et leur abondance, exprimée en pourcentage de l'effectif total de l'échantillon) et la référence de l'étude envisagée.

littérature. L'augmentation nocturne du nombre d'espèces est relativement faible en regard des données d'études passées, surtout en novembre, mais reste dans les mêmes gammes de valeurs.

Cette variation nycthémérale est vraisemblablement liée à une plus grande activité nocturne des amphipodes. Cet accroissement d'activité a été maintes fois mis en évidence expérimentalement, dans des milieux divers et variés (e.g. BELLAN-SANTINI, 1999). Dans le cas des herbiers de phanérogames, il a souvent été mis en relation avec un mécanisme de lutte contre la prédation. En effet, les principaux prédateurs des invertébrés vagiles sont des poissons (*Labrus merula*, *Symphodus rostratus*, ...). Ces poissons se nourrissent principalement durant la journée, et repèrent leurs proies essentiellement grâce à des stimuli visuels (BELL & HARMELIN-VIVIEN, 1983). Les crustacés amphipodes, comme d'autres groupes d'invertébrés vagiles, auraient développé une réponse comportementale à cette prédation diurne. Cette réponse prendrait la forme d'une migration verticale : les animaux séjourneraient préférentiellement dans les couches inférieures de l'herbier (rhizomes, matte) durant la journée, et ne s'aventureraient dans la strate foliaire, où ils sont les plus vulnérables, qu'à la faveur de la nuit, lorsque la pression de prédation est la plus faible (LEDOYER, 1969). De plus, ces migrations verticales permettraient de tirer un profit maximal des ressources trophiques disponibles, et ainsi de limiter la compétition (SANCHEZ-JEREZ *et al.*, 1999b).

Cette hypothèse est doublement intéressante, car elle explique non seulement la plus grande abondance nocturne (liée à une présence accrue dans la strate foliaire), mais aussi le nombre d'espèces supérieur dans les prélèvements nocturnes. En effet, l'absence de certaines espèces, relativement rare à l'échelle du prélèvement entier, pourrait être liée à un effet de "sous-échantillonnage". Durant la journée, où, dans l'ensemble, les densités de population en amphipodes sont faibles, l'absence des espèces rares pourrait n'être qu'un artefact, lié à une surface d'échantillonnage trop faible. Par contre, durant la nuit, où les crustacés amphipodes sont bien plus abondants dans la strate foliaire, une surface plus faible suffirait à capturer les espèces proportionnellement rares. Cette hypothèse pourrait être confirmée en augmentant la taille des prélèvements réalisés au filet fauchoir.

Il est également intéressant de constater (cf. tableau 6.1) que les espèces dominantes sont généralement les mêmes pour les prélèvements diurnes et nocturnes. De plus, parmi ces espèces, certaines se retrouvent dans la majorité des études. Il s'agit principalement d'espèces du genre *Apherusa* (*Apherusa chieraghinii*, *Apherusa* sp.), d'*Aora spinicornis*, et des espèces du genre *Dexamine* (*Dexamine spinosa*, *D. spiniventris*). Il convient de signaler ici que certains auteurs ont remis en cause la validité de la séparation entre les espèces *Apherusa chieraghinii* et *A. bispinosa*, qui pourraient en fait ne former qu'une seule espèce (BELLAN-SANTINI *et al.*, 1982). Dans le même ordre d'idées, les mêmes BELLAN-SANTINI *et al.* (1982) constatent que dans de nombreuses études antérieures, l'espèce *Aora typica* a fait l'objet d'un grand nombre de confusions, et que beaucoup

Date	Profondeur (m)	Lieu	N		S	Espèces dominantes (%)		Source
			Ind.m ⁻²	Ind.coup ⁻¹				
11/1979	1-30	Naples (Ile d'Ischia, Lacco Ameno)	(6,76)	2,59	35	<i>Apherusa chierrehinii</i> (52,9%) <i>Phthisica marina</i> (12,7%)		Mazzella et al., 1989
11-12/1979	10	Naples (Ile d'Ischia, Lacco Ameno)	(7,74)	2,97	12	<i>Apherusa chierrehinii</i> (46,1%) <i>Phthisica marina</i> (18,8%) <i>Aora spinicornis</i> (7,3%)		Scipione & Fresi, 1984
11/1981	1-25	Naples (Ile d'Ischia, Lacco Ameno)	(8,30)	3,18	-	<i>Apherusa chierrehinii</i> <i>Aora spinicornis</i>		Gambi et al., 1992
11/1981	3	Naples (Ile d'Ischia, Lacco Ameno)	(7,64)	2,93	22	-		Scipione et al., 1996
11/2004	7	Calvi (Port de Stareso)	(1,70)	0,65	3	<i>Aora spinicornis</i> (69,2%)		Degard, 2004
11/2004	7	Calvi (Extérieur port de Stareso)	(2,74)	1,05	3	<i>Apherusa chierrehinii</i> (71,4%) <i>Aora spinicornis</i> (19%)		Degard, 2004
11/2006	10	Calvi (Extérieur port de Stareso)	6,22	-	9	<i>Apherusa chierrehinii</i> (62,5%) <i>Apherusa</i> sp. (23,2%) <i>Aora spinicornis</i> (3,6 %) <i>Dexamine spiniventris</i> (1,8%)		Cette étude
02/1982	1-25	Naples (Ile d'Ischia, Lacco Ameno)	(9,86)	3,78	-	<i>Apherusa chierrehinii</i> <i>Aora spinicornis</i>		Gambi et al., 1992
03/1982	3	Naples (Ile d'Ischia, Lacco Ameno)	(5,48)	2,1	15	-		Scipione et al., 1996
04/1995	10	Alicante (El Campello)	3,45	-	18	<i>Dexamine spiniventris</i> (21,6%) <i>Hyale schmidtii</i> (11,6%) <i>Ischyrocerus inexpectatus</i> (11,1%)		Sanchez-Jerez et al., 1999a
02/1996	10	Alicante (El Campello)	20,17	-	15	<i>Dexamine spiniventris</i> (29,8%) <i>Ischyrocerus inexpectatus</i> (21,5%) <i>Hyale schmidtii</i> (16,5%) <i>Apherusa chierrehinii</i> (15,7%)		Sanchez-Jerez et al., 1999a
03/2004	7	Calvi (Port de Stareso)	(4,56)	1,75	3	<i>Apherusa</i> sp. (80%) <i>Amphilocheus neapolitanus</i> (12,9%) <i>Dexamine spinosa</i> (7%)		Degard, 2004
03/2004	7	Calvi (Extérieur port de Stareso)	(3,13)	1,2	7	<i>Apherusa</i> sp (64,5%) <i>Dexamine spinosa</i> (12,5%) <i>Amphithoe helleri</i> (8,33%)		Degard, 2004
03/2007	10	Calvi (Extérieur port de Stareso)	2,78	-	5	<i>Apherusa chierrehinii</i> (60%) <i>Apherusa</i> sp. (20%) <i>Phthisica marina</i> (4%) <i>Caprella acanthifera</i> (4%) <i>Amphilocheus neapolitanus</i> (4%)		Cette étude

Tableaux 6.2 et 6.3 : Récapitulatif des différentes études s'intéressant à la structure des communautés d'amphipodes associées aux herbiers de posidonies, durant la journée, pour les mois de novembre (tableau 6.2, en haut) et de mars (tableau 6.3, en bas). Tous les prélèvements ont été réalisés au filet fauchoir. Le tableau reprend pour chaque étude la date, la profondeur et le lieu des prélèvements. Le tableau présente également les valeurs d'abondance (N), exprimées en nombre d'individus/m² ou en nombre d'individus/coup de filet fauchoir. Dans ce dernier cas, les valeurs ont été transformées en nombre d'individus/m² en utilisant la méthode exposée au point VI.1.1, et les valeurs calculées sont présentées en italique et entre parenthèses. Le tableau présente enfin les nombres d'espèces (S), et énumère les espèces dominantes (les chiffres entre parenthèses représentant le pourcentage du total des individus récoltés), lorsque ces informations sont disponibles.

des individus lui appartenant pourraient en fait être rattachés à l'espèce *Aora spinicornis*. Ainsi, il n'est pas impossible que les espèces dominantes citées par LEDOYER (1969) concordent avec celles des autres études. Ces espèces, de par leur abondance, sont susceptibles de constituer des espèces-cibles intéressantes pour qui veut étudier les amphipodes associées aux herbiers à *Posidonia oceanica*.

La variation saisonnière, bien qu'elle semble être légèrement plus faible que la variation nycthémérale, mérite bien évidemment d'être commentée. Afin de faire cela avec autant de rigueur que possible, les données les plus intéressantes de la plupart des études récentes concernant le sujet sont reprises aux tableaux 6.2 et 6.3. Ces tableaux présentent des valeurs pour les mois d'échantillonnage envisagés dans le cadre de cette étude, ou, le cas échéant, pour les mois directement adjacents. Tous les prélèvements ont été réalisés durant la journée.

Il faut noter que, contrairement à ce qui a été fait dans le cadre de notre étude, les prélèvements au filet fauchoir ne se font généralement pas en rapport avec une surface donnée, mais selon un nombre de coups de filet fixe. Cette technique présente l'avantage de récolter des échantillons comparables sans avoir à mesurer de surface d'échantillonnage, travail qui peut s'avérer délicat et complexe. Néanmoins, elle ne permet pas de ramener le nombre d'organismes récoltés à une surface donnée, et donc ne peut en aucun cas être quantitative. Dans le but de comparer les deux types de méthodes, nous avons utilisé le facteur de conversion calculé par RUSSO & VINCI (1991), qui ont mis en évidence que la surface couverte par 60 coups de filet fauchoir correspond environ à 23 m² d'herbier échantillonné. Néanmoins, cette estimation ne repose que sur un nombre limité d'observations, et peut varier d'un expérimentateur à l'autre. Il convient dès lors de comparer les valeurs d'abondance des tableaux 6.2 et 6.3 avec circonspection.

En outre, le facteur de conversion permet d'estimer que, dans le cas de notre étude, chaque prélèvement résulte d'environ 23 coups de filet. Cette valeur est sensiblement plus faible que celles rencontrées dans la littérature (généralement 40, voire 60 coups par échantillon).

Comme le montre le tableau 6.2, les échantillons obtenus en novembre dans le cadre de cette étude montrent des valeurs d'abondance comparables à la majorité des études antérieures. Le travail de DEGARD, 2004) constitue une exception, mais les valeurs plus faibles obtenues dans le cadre de cette étude seraient à mettre avec les conditions climatiques particulièrement mauvaises lors de son échantillonnage de novembre (conditions de tempête).

La seule étude fournissant une base de comparaison réaliste (même période de l'année ET même profondeur, avec des conditions climatiques "normales") en terme de nombre d'espèces est celle de SCIPIONE & FRESI, (1984). Leurs échantillons sont légèrement plus riches que les nôtres (12 espèces contre 9).

A l'examen du tableau 6.3, on remarque que les abondances obtenues dans le cadre de notre étude sont inférieures à l'ensemble de celles renseignées dans la littérature. Ceci pourrait être mis en relation avec les mauvaises conditions climatiques lors de l'échantillonnage de mars (vitesse du vent élevée, houle importante). De plus, les nombres d'espèces sont nettement plus faibles que ceux renseignés, par exemple, par SANCHEZ-JEREZ *et al.*, (1999a), pour des profondeurs semblables.

La diversité, l'équitabilité et la richesse spécifique des prélèvements est plus importante en novembre qu'en mars (cf tableaux 5.2, 6.2 et 6.3), en bon accord avec la littérature (e.g. DEGARD, 2004 ; GAMBI *et al.*, 1992). Par contre, fait surprenant, l'abondance des crustacés amphipodes semble être plus faible en mars qu'en novembre. La plupart des travaux envisageant la comparaison de ces deux saisons (DEGARD, 2004 ; GAMBI *et al.*, 1992) mettent en évidence la tendance contraire (abondances supérieures en mars). Dans ces deux études, les auteurs expliquent cette variation de manière assez logique et intuitive. En effet, la biomasse foliaire des herbiers à *Posidonia oceanica* est plus grande en mars (GOBERT, 2002, pour la baie de Calvi). Cette augmentation va de pair avec une augmentation de la surface foliaire et de la densité de l'herbier, et donc du volume d'herbier habitable par les organismes de la faune vagile. En outre, la biomasse épiphyte est également plus importante en mars (LEPOINT *et al.*, 1999, toujours pour la baie de Calvi), occasionnant des ressources trophiques pour les invertébrés vagiles plus abondantes. Il semble donc logique que la communauté de mars soit plus riche en individus. De plus, une tendance à une abondance estivale accrue a déjà été observée dans le cadre de comparaisons hiver/été (DARCHAMBEAU, 1995).

La tendance observée pourrait résulter, tout au moins en partie, des mauvaises conditions climatiques lors de l'échantillonnage de mars. En effet, il semblerait, bien que cela n'ait pas été démontré de manière claire, que les crustacés amphipodes, comme d'autres groupes d'invertébrés, aient tendance à se réfugier dans les strates inférieures de l'herbier (au niveau des rhizomes, voire de la matre) lorsque les contraintes hydrodynamiques deviennent importantes (LEDOYER, 1968). Dès lors, cette tendance pourrait n'être qu'un artefact lié aux conditions de houle importante. Toutefois, une tendance à la réduction du nombre d'individus entre novembre et mars a déjà été observée dans d'autres travaux (SCIPIONE *et al.*, 1996). Il paraît donc difficile de mettre en évidence une tendance claire quant aux fluctuations saisonnières des communautés d'amphipodes.

Dans tous les cas, il convient de considérer les résultats obtenus avec prudence. En effet, ils ne s'étalent que sur deux saisons d'une seule année. Ils sont donc clairement insuffisants pour mettre en évidence de manière fiable une variation saisonnière.

Dans l'ensemble, les échantillons obtenus au moyen du filet fauchoir sont plus similaires entre eux que ceux obtenus au moyens des autres méthodes. En effet, on observe un pourcentage de similarité global de 64%, contre 51% pour les pièges à lumière, et 29% pour les prélèvements de litière. Il est possible que cette similarité soit à mettre en relation avec le fait que les prélèvements au

filet ont été réalisés de manière plus "standardisée" que ceux issus d'autres méthodes. En effet, ils ont toujours été réalisés exactement aux mêmes endroits (grâce aux cadres permanents), et ont des volumes rigoureusement identiques.

Enfin, il convient de constater, comme cela a été soulevé au point V.1.1.1, que tous les prélèvements effectués au filet présentent une diversité (indice de Shannon-Wiener, H') et une équitabilité (indices de Pielou et de Simpson, J' et $1-\lambda'$) faibles. Ceci est étonnant, car les communautés associées à des milieux correspondant au stade climax d'un écosystème, comme c'est le cas des herbiers de posidonies, sont généralement très diversifiées, et leur équitabilité est proche de l'unité (CLARKE & WARWICK, 2001). En outre, les nombres d'espèces sont toujours inférieurs à ceux rencontrés dans le cas d'autres études (cf. tableaux 6.1, 6.2 et 6.3).

Il est donc probable que les prélèvements analysés lors du présent travail résultent d'un sous-échantillonnage du milieu étudié. Ce sous-échantillonnage peut être lié au manque d'efficacité de la méthode (qui est, pour rappel, seulement semi-quantitative), mais aussi à un effort de prélèvement trop faible. En effet, nous avons vu plus haut que le volume de nos prélèvements est sensiblement plus faible que dans le cas d'autres études. Ces autres études, utilisant la même méthode de prélèvement sur de plus grandes surfaces ne montrent que dans une moindre mesure, voire pas du tout, les biais sus-cités (DEGARD, 2004 ; GAMBI *et al.*, 1992). Ceci est probablement à mettre en relation avec la variabilité spatiale à petite échelle ("patchiness") de la distribution des invertébrés mobiles, fréquemment rencontrée dans les milieux hétérogènes tels que les herbiers (BOSTRÖM & BONSDORFF, 1997). Quoi qu'il en soit, il conviendra de veiller à éliminer ces problèmes, car ils conduisent à une sous-estimation de la diversité spécifique réelle.

VI.1.2) Prélèvements de litière

A notre connaissance, il n'existe pas d'autres études envisageant la diversité des crustacés amphipodes dans la litière située au sein de l'herbier de posidonies. Il existe des études envisageant la diversité spécifique des accumulations massives de litière submergées (DIMECH *et al.*, 2006 ; GALLMETZER *et al.*, 2005), mais, comme cela a été exposé dans l'introduction, celles-ci constituent des milieux fondamentalement différents de l'herbier proprement dit. De même, certains auteurs se sont penchés sur les communautés associées à la matte et au système racines/rhizomes (BORG *et al.*, 2006 ; HARRIAGUE *et al.*, 2006), mais aucune ne s'intéresse spécifiquement sur la couverture de litière uniquement. En l'absence de points de comparaison, la discussion qui suit sera donc uniquement basée sur l'interprétation de nos résultats.

Comme le montrent les tableaux 5.2 et 5.3, les prélèvements de litière sont très diversifiés, et ont une équitabilité élevée. Toutefois, ils contiennent relativement peu d'individus. Il n'est pas impossible que cela soit lié au côté archaïque de la technique (ramassage manuel).

Contrairement aux prélèvements réalisés au filet, la variation saisonnière semble ici être plus importante que la variation nyctémérale. En effet, comme on l'observe sur la figure 5.1, les échantillons sont répartis sur 2 clusters, chacun correspondant à une saison d'échantillonnage (cluster 4 pour le mois de novembre, cluster 5 pour le mois de mars). Ces clusters correspondent à des niveaux de similarité moyens à élevés (45,5% de similarité pour mars, 62% pour novembre). Par contre, la similarité entre les prélèvements des deux saisons n'est que de 29%.

Les prélèvements de novembre montrent des densités de population plus élevées, et contiennent également plus d'espèces. Cela pourrait être mis en relation avec l'abondance de la litière au sein de l'herbier. En effet, durant le printemps et l'été, la production foliaire de *Posidonia oceanica* est importante, tout comme le développement d'organismes épiphytes. Durant ces périodes, il se produit une accumulation constante de litière, notamment via l'érosion des apex en cas d'épiphytisme important ou de broutage. A l'entrée de l'automne (Septembre/Octobre), les feuilles sénescents tombent massivement. Il est vraisemblable que l'important développement de la couverture épiphyte et l'hydrodynamisme jouent un rôle dans ce phénomène. Ainsi, l'automne est le moment où la couverture de litière est la plus importante. Durant l'hiver, la majorité de cette litière va être dégradée ou exportée, et n'est pas immédiatement renouvelée, en raison de la faible production des posidonies durant cette période. Dès lors, la litière est rare au début du printemps, puis recommence à s'accumuler durant le printemps et l'été (GALLMETZER *et al.*, 2005 ; GOBERT, 2002). Il découle de ce "cycle de la litière" que la couverture en litière est bien plus abondante en novembre qu'en mars. Il en résulte une augmentation du volume habitable pour les amphipodes, ainsi que de la complexité de l'habitat. Il se peut l'abondance et le nombre d'échantillons accrus en novembre soient liés à ces phénomènes.

Comme cela a été exposé au point V.1.2, l'abondance totale des crustacés amphipodes ne montre pas de variation nyctémérale. De plus, le nombre d'espèce ne varie que très peu entre le jour et la nuit, et il est impossible de dégager de tendance claire à l'augmentation ou à la diminution (tableaux 5.2, 5.3). Cette constatation paraît, à première vue, en contradiction avec l'hypothèse concernant les migrations nyctémérales développée au point VI.1.2. Néanmoins, si l'on s'intéresse de plus près aux compositions spécifiques des prélèvements (cf. tableau 5.1), on s'aperçoit que les espèces rencontrées de jour et de nuit ne sont pas nécessairement les mêmes, et que les espèces dominantes de la communauté montrent une diminution nocturne de leurs effectifs. C'est notamment le cas des espèces des genres *Apherusa* (0,15 ind.gPS⁻¹ la journée, 0,06 ind.gPS⁻¹ la nuit) et *Aora*

(0,05 ind.gPS⁻¹ la journée, 0,03 ind.gPS⁻¹ la nuit). Nos résultats semblent donc en bon accord avec l'hypothèse d'une migration nycthémérale.

Toujours en ce qui concerne cette hypothèse de migration nycthémérale des amphipodes, il est intéressant de noter que les études s'intéressant à la macrofaune de la matrice *sensu stricto* (système racines/rhizomes et sédiment leur étant associé, échantillonné au moyen de carotteurs ou de systèmes d'aspiration puissants) ne recensent pas les espèces dominantes de la communauté échantillonnée ici. Ainsi, par exemple, BORG *et al.*, (2006) ne rapportent pas un seul individu appartenant aux genres *Apherusa* ou *Aora* dans leur étude, bien qu'ils aient échantillonné la matrice des côtes maltaises de manière assez poussée, récoltant plus de 850 amphipodes. Il serait donc possible que les espèces séjournent préférentiellement durant la journée, non pas au sein de la matrice, comme LEDOYER (1969) le propose, mais bien à l'"interface" entre la strate foliaire et la matrice, dans la litière recouvrant cette dernière. Toutefois, il convient ici aussi de considérer les résultats obtenus d'un œil critique, en raison du nombre restreint de prélèvements, et surtout du faible nombre d'individus qu'ils contiennent.

Enfin, on constatera que l'espèce *Gammarella fucicola* est présente de manière quasi-exclusive dans les prélèvements de litière.

VI.1.3) Prélèvements réalisés à l'aide de pièges à lumière

Bien que les pièges à lumière aient été utilisés, avec des succès divers, dans différents milieux pélagiques ou benthiques, cette méthode de prélèvement n'a, à notre connaissance, jamais été appliquée aux herbiers de phanérogames marines. Il n'existe donc pas, ici non plus, de point de comparaison pour nos résultats.

La technique des pièges à lumière est une technique efficace, qui permet de récolter un grand nombre d'individus. De plus, les prélèvements sont très diversifiés, très riches en espèces et très équitables.

Le point le plus original des prélèvements réalisés au moyen des pièges à lumière tient à leur composition spécifique (cf. tableaux 5.1, 5.4). En effet, celle-ci diverge assez nettement de celle établie à l'examen des prélèvements au filets et des échantillons de litière. On retrouve ainsi un grand nombre d'individus des espèces *Atylus guttatus*, *Caprella acanthifera*, *Orchomene humilis*, *Orchomene similis* et *Tmetonyx nardonis*, assez rares voire absents dans les autres prélèvements, et pourtant considérées comme caractéristiques des communautés associées aux herbiers de phanérogames méditerranéens (BELLAN-SANTINI *et al.*, 1982, 1989, 1993). De plus, cette méthode a

permis de prélever un grand nombre d'amphipodes appartenant à l'espèce *Normanion chevreuxi*. Cette espèce, généralement recensée sur les fonds détritiques plus profonds (coralligène,...), n'a à notre connaissance jamais été signalée à des profondeurs inférieures à 40 m, et encore moins dans des zones d'herbiers à *Posidonia oceanica* (BELLAN-SANTINI *et al.*, 1989). Elle est présente de manière anecdotique dans les prélèvements issus des autres méthodes, mais est assez abondante dans les pièges à lumière (près de 8% du total des individus prélevés, cf. tableau 5.4).

Néanmoins, cette composition spécifique particulière pose la question de la représentativité de la méthode. En effet, les pièges à lumière impliquant un mouvement actif de l'animal, il est impossible de s'assurer que l'animal capturé est bien présent dans la strate foliaire, et non qu'il est attiré de manière artificielle par la lumière du piège. On retrouve notamment des individus mâles de l'espèce *Metaphoxus simplex*, qui, même si elle est connue pour ses migrations nocturne vers le fond, est considérée comme strictement planctonique (BELLAN-SANTINI *et al.*, 1993 ; VINOGRADOV, 1999). De même, on observe un assez grand nombre d'amphipodes de la famille des Oedicerotidae (notamment *Perioculodes aequimanus*) qui, même si ils sont parfois présents en petit nombre dans les prélèvements au filet, seraient plutôt caractéristiques des étendues de sable nues (SANCHEZ-JEREZ *et al.*, 1999a). Il conviendrait donc de se méfier des espèces présentes seulement dans les pièges à lumière, et de ne considérer comme caractéristiques des herbiers que celles qui sont également présentes dans les prélèvements issus d'autres méthodes.

VI.2) Comparaisons des méthodes de prélèvement employées

À la lecture du point VI.1, il apparaît clairement que chacune des méthodes employées possède ses avantages et ses inconvénients.

Le filet fauchoir est une méthode efficace, et est la seule méthode réellement semi-quantitative employée dans le cadre du présent travail. De plus, elle est largement utilisée et acceptée. Néanmoins, les organismes prélevés via cette méthode sont parfois très abîmés, compliquant leur identification. Ce phénomène transparaît dans le tableau 5.1, où l'on remarque que le nombre d'individus indéterminés est plus important dans les prélèvements au filet fauchoir. De plus, la manière dont le filet fauchoir a été utilisé dans le cadre de cette étude conduit à un sous-échantillonnage de la communauté des crustacés amphipodes. Il convient donc d'adapter la méthode de prélèvement, soit en augmentant le nombre de coups de filet sur la surface échantillonnée, soit en augmentant cette surface.

Les prélèvements de litière sont diversifiés, mais contiennent relativement peu d'amphipodes. En effet, le ramassage manuel manque de précision et d'efficacité. Toutefois, l'étude de la composition

spécifique des échantillons de litière pourrait permettre une meilleure compréhension des phénomènes de migration nycthémerale des amphipodes. Il serait donc intéressant de tenter d'améliorer l'efficacité de cette méthode de prélèvement, mais aussi pour homogénéiser le volume des prélèvements (standardisation).

Les pièges à lumière constituent une piste intéressante. En effet, ils sont efficaces et capturent notamment certaines espèces assez rares. De plus, la charge de travail que représente la pose de ces pièges est assez faible, ce qui représente un avantage non négligeable. Cette méthode présente également l'intérêt d'intégrer les données faunistiques sur la nuit entière, au contraire des prélèvements au filet et des échantillons de litière qui ont un caractère "ponctuel". Par contre, la représentativité des assemblages prélevés peut être remise en question, et des essais plus poussés sont nécessaires pour valider cette méthode. En outre, il serait intéressant d'apporter des améliorations d'ordre technique à cette méthode. Des pistes concernant ce point sont présentées au point VII, dans le cas de cette méthode comme dans celui des autres.

Il est regrettable qu'aucune de ces méthodes ne soit réellement quantitative. En effet, comme cela a déjà été soulevé, seul le filet fauchoir a un caractère semi-quantitatif, dans la mesure où l'on peut comparer sans restrictions les échantillons entre eux. Néanmoins, il est peu probable que tous les individus de la surface échantillonnée soient prélevés.

D'autres méthodes existent bien sûr. Ainsi, certains auteurs ont employé la méthode de la suceuse, sorte d'aspirateur sous-marin permettant de prélever la faune vagile avec une efficacité réputée plus grande que le filet fauchoir (BUJA *et al.*, 2004). Néanmoins, cette méthode est relativement lourde d'un point de vue technique, et assez peu aisée à mettre en place pratiquement, ce qui est en contradiction avec nos objectifs. De plus, elle est relativement peu délicate, et le risque d'endommager les organismes semble à première vue important. De plus, cette méthode a été initialement développée pour l'échantillonnage de biocénoses de substrats durs. Dans le cas de milieux sur sédiments meubles, comme c'est le cas des herbiers à posidonies de la baie de Calvi, il semble qu'on collecte en plus des organismes d'intérêt une grande quantité de sédiment et d'organismes associés à la matte (DARCHAMBEAU, 1995)

Dans un autre ordre d'idées, ZAKHAMA-SRAIEB *et al.*, (2006) développent une technique très efficace, basée sur la pose d'un quadrat de 30 cm de côté, haut d'environ 25 cm. La totalité des pousses contenues dans le quadrat sont arrachées, et rapidement placées dans un sac composé de filet d'une maille de 0,3 μ m. Cette technique, outre son caractère destructif, discutable d'un point de vue éthique, présente le désavantage de remuer la matte de manière brutale importante. Il en résulte que les auteurs retrouvent dans leurs échantillons de très nombreux individus de l'espèce *Leptocheirus guttatus*, espèce totalement absente des autres études sur les herbiers de posidonies, mais étant rapporté comme l'espèce la plus abondante lors de certaines études sur la composition faunistique

de la matte *sensu stricto* (e. g. BORG *et al.*, 2006). La méthode ne paraît donc pas souhaitable pour l'étude des communautés d'amphipodes associées à la canopée des herbiers à *Posidonia oceanica*.

Au-delà des problèmes de méthodologie, la question de la structure réelle de la communauté étudiée est soulevée. En effet, selon une conception "classique", la composition faunistique des herbiers comporte deux composantes principales, à savoir la faune interstitielle du sédiment piégé par les racines et les rhizomes (matte *sensu stricto*), et la faune vagile proprement dite, associée à la strate foliaire et éventuellement aux rhizomes. Ces deux composantes faunistiques seraient bien individualisées, mais directement juxtaposées (BIANCHI *et al.*, 1989). Toujours selon la conception "classique", la faune des amphipodes de la strate foliaire aurait des affinités avec les biocénoses associées aux algues photophiles. La faune de la matte, par contre, serait proche de celle des fonds coralligènes, additionnée d'une composante d'amphipodes dits "associés au sédiment" (parfois malgré l'absence de preuves expérimentales), différente selon la granulométrie du substrat (BELLAN-SANTINI *et al.*, 1998).

Néanmoins, dans le cas d'organismes hautement mobiles, comme les crustacés amphipodes, la situation semble nettement plus complexe. Ainsi, de nombreuses études montrent l'importance des migrations verticales dans la structure des communautés d'amphipodes (e. g. LEDOYER, 1969 ; SANCHEZ-JEREZ *et al.*, 1999b ; DEGARD, 2004). De plus, des études de plus en plus poussées tendent à montrer que la situation ressemble plus à un continuum écologique qu'à deux communautés bien individualisées. Ainsi, certaines espèces ne sont présentes que dans la strate foliaire, et éventuellement dans la litière dispersée au sein de l'herbier. Il s'agit notamment des espèces du genre *Apherusa*, ou encore d'*Aora spinicornis* et d'*Amphilochus neapolitanus*. À l'autre extrémité du continuum, des espèces telles que *Siphonoecetes dellavalei*, *Leptocheirus guttatus*, et certaines espèces fouisseuses (genres *Urothoe*, *Bathyporeia*, *Haustorius*, ...) semblent se cantonner exclusivement à la matte (BORG *et al.*, 2006 ; HARRIAGUE *et al.*, 2006). Toutefois, entre ces deux extrêmes, il existe apparemment un grand nombre d'espèces qui se retrouvent dans les deux milieux. Citons en vrac, *Caprella acanthifera*, *Iphimedia minuta*, mais aussi de nombreux Dexaminidae (*Atylus* spp., *Dexamine* spp.) et Lysianassoidea (*Orchomene* spp., *Tmetonyx nardonis*). Parmi ces espèces, il est vraisemblable que certaines passent plus de temps dans les couches inférieures, et que d'autres fréquentent préférentiellement les horizons supérieurs de l'herbier. Néanmoins, il n'existe pas à notre connaissance de données précises permettant de le vérifier, et de classer clairement les espèces.

Ainsi, la communauté des crustacés amphipodes associés aux herbiers à *Posidonia oceanica* semble incroyablement complexe, et il n'est pas impossible que les divergences entre les résultats obtenus via les différentes méthodes soient dues au fait que chaque méthode ne reflète qu'une facette partielle d'un phénomène plus complexe. L'incapacité de l'analyse "SIMPER" à mettre en évidence des espèces discriminatrices responsables des différences entre les méthodes de

prélèvement (cf. point V.4) pourrait d'ailleurs être interprétée comme un argument en faveur de cette vision. Il convient donc de réunir plus de données avant de pouvoir déterminer de manière réaliste quelle espèce est réellement susceptible d'être considérée comme "associée à la canopée des herbiers de posidonies", et quelle espèce ne l'est pas.

Pour terminer, et au risque de nous répéter, nous tenons à attirer une fois encore l'attention du lecteur sur le fait que les résultats présentés et discutés ici ne représentent que deux saisons d'une seule année. De plus, un seul réplicat a été analysé, ce qui limite la portée de ces résultats. Ce mémoire ne peut donc être vu que comme un travail préliminaire à une étude de plus grande échelle, et les résultats qu'il contient doivent donc être considérés d'un œil critique.

VI.3) Espèces indicatrices de la communauté étudiée

Un des objectifs du présent travail était la mise en évidence d'espèces indicatrices de la communauté, dans le but de les utiliser comme espèces cibles lors d'une étude trophique. Il est néanmoins difficile de désigner avec certitude des indicateurs sans avoir une vision globale de la variation annuelle des communautés. Cela étant dit, il reste possible de pointer certaines "espèces indicatrices potentielles".

Ainsi, l'espèce *Apherusa chiereghinii*, qui est dominante dans la quasi-totalité des prélèvements, et est serait de plus une espèces typificatrice de chacune des méthodes de prélèvement, possède incontestablement le potentiel d'indicateur des biocénoses d'herbiers de posidonies le plus élevé rencontré dans cette étude.

L'espèce *Aora spinicornis*, elle aussi souvent très abondante, pourrait également constituer une espèce-cible de choix. C'est également le cas de *Caprella acanthifera acanthifera*, assez répandue, et de plus typificatrice des prélèvements de litière. Enfin, *Dexamine spiniventris* semble aussi constituer un indicateur potentiel intéressant.

D'autres cas sont moins évidents, et plus spécifiques du type d'étude ultérieure envisagé. Ainsi, le taxon *Apherusa* sp. est très abondant, principalement dans les prélèvements réalisés au filet. Néanmoins, l'incertitude systématique qui pèse sur lui (non seulement du point de vue de l'espèce, mais aussi du point de vue des classes d'âge qui le composent), ainsi que la petite taille des individus qui le composent (de l'ordre du millimètre) n'en font pas une espèce de choix pour une étude trophique.

Par contre, l'espèce *Gammarella fucicola*, seulement présente dans les prélèvements de litière et assez anecdotique à l'échelle de l'étude entière, pourrait s'avérer être un choix intéressant. En effet,

il a été montré dans des travaux récents que cette espèce joue un rôle important dans la dégradation de la litière au sein des accumulations submergées (GENIN, 2007 ; LEPOINT *et al.*, 2006). Etant donné l'importance de la "voie détritique" dans les flux de matière organique depuis les herbiers de posidonies (BUJA *et al.*, 2000 ; PERGENT *et al.*, 1994), il serait intéressant de voir si il est de même dans le cas de la litière dispersée au sein de l'herbier.



VII. Conclusions & perspectives

L'objectif principal de ce travail était l'étude de la structure de la communauté d'amphipodes associés à la canopée des herbiers à *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi, et de la dynamique saisonnière et nycthémérale de cette communauté.

Il apparaît que la communauté étudiée est assez complexe. Elle est très riche en individus comme en espèces, et montre dans l'ensemble une diversité importante. De plus, les assemblages sont toujours dominés par quelques espèces très abondantes.

Nous ne sommes pas parvenus à dégager de tendances claires quant à la variation saisonnière de la communauté étudiée. Néanmoins, seuls les prélèvements de deux saisons (novembre et mars) ont été traités dans le cadre de ce mémoire. Il est vraisemblable que la situation soit plus claire lors de l'examen des prélèvements d'une année entière. À cet effet, des prélèvements ont déjà été récoltés en juin et août 2007, et nous comptons poursuivre l'échantillonnage dans le futur.

La variation nycthémérale, par contre, est très marquée. Les assemblages faunistiques sont beaucoup plus riches en individus et en espèces durant la nuit. De plus, nos résultats semblent indiquer que les amphipodes séjournent majoritairement dans la couche de litière à l'"interface" entre la matte et la strate foliaire durant la journée, alors qu'ils se déplaceraient activement au sein de la strate foliaire la nuit. Cette migration nycthémérale pourrait être une réponse à la prédation diurne par les poissons et/ou un moyen de maximiser l'exploitation des ressources trophiques offertes par l'herbier.

Le second objectif de ce travail était de standardiser une méthode de prélèvement simple à mettre en œuvre, mais efficace et si possible quantitative. Nous avons comparé trois méthodes, à savoir le filet fauchoir, le ramassage manuel de la litière et les pièges à lumière.

Le filet fauchoir est une méthode efficace, et est largement utilisé et référencé dans la littérature. Néanmoins, il endommage les organismes prélevés. De plus, la façon dont nous l'avons utilisé occasionne un sous-échantillonnage de la communauté. Il convient donc d'augmenter le nombre de coups de filet donnés pour échantillonner nos surfaces de 9 m². Il serait aussi intéressant de tenter de déterminer combien de coups sont nécessaires à l'obtention d'un échantillon représentatif (*i. e.*, après combien de coups ne dénombre-t-on plus aucune nouvelle espèce ?), et combien sont nécessaires à capturer la totalité des amphipodes présents dans 9 m² d'herbier. Ce dernier point est particulièrement interpellant, car il permettrait de rendre la méthode du filet fauchoir totalement quantitative, et non "semi-quantitative", comme c'est le cas de la façon dont elle est appliquée actuellement.

Le ramassage de litière s'est montré relativement peu efficace (faible nombre d'individus récoltés). Néanmoins, cette méthode est très utile pour l'étude des phénomènes de migration nyctémérale. Lors des prochains prélèvements, nous apporterons un soin particulier à la standardisation de cette méthode, dans le but d'obtenir des prélèvements de volume homogène, et dont directement comparables. De plus, depuis le mois de mars, nous mesurons la surface sur laquelle la litière est prélevée. Cela nous permet d'avoir une idée précise de la quantité de litière présente dans l'herbier, paramètre qui serait susceptible d'être important dans l'étude de la variation saisonnière de la communauté.

Les pièges à lumière constituent une méthode efficace, qui récolte beaucoup d'organismes mais aussi beaucoup d'espèces, dont certaines sont très rares dans les prélèvements issus d'autres méthodes. De plus, ils constituent une méthode très simple et rapide à mettre en œuvre, et intègrent les données faunistiques sur une nuit entière. Néanmoins, dans la mesure où cette méthode implique un mouvement actif de l'animal, sa représentativité est discutable, et il est difficile de considérer les espèces récoltées uniquement via cette méthode comme réellement caractéristique de la canopée des herbiers à *Posidonia oceanica*.

Depuis le mois de juin 2007, nous utilisons un nouveau type de piège à lumière. Celui-ci est de forme cylindrique, et les extrémités inférieure et supérieure sont opaques. Nous espérons limiter ainsi l'intrusion d'organismes attirés par la lumière depuis la matte ou la colonne d'eau.

Nos résultats tendent à montrer que la communauté étudiée est très complexe. Il est possible que les divergences entre les résultats obtenus via les 3 méthodes proviennent du fait que chacune d'entre elles ne permet de voir qu'une facette partielle d'un assemblage plus grand. Dans le but d'échantillonner aussi efficacement que possible l'ensemble de la communauté étudiée, nous continuerons à appliquer de front les 3 méthodes, en mettant en œuvre les améliorations décrites plus haut.

Toutefois, aucune de ces méthodes n'est actuellement quantitative. Pour pallier à ce manque, nous tâchons actuellement de développer une autre méthode, qui a fait ses preuves dans d'autres types d'herbier. Cette méthode, initialement développée pour les herbiers à *Zostera marina* (DUFFY *et al.*, 2001), consiste à délimiter une zone d'herbier à l'aide d'un tube d'une quinzaine de centimètres de diamètre, recouvert à son extrémité supérieure d'une maille de 500 μm . Toutes les feuilles contenues dans cette zone sont ensuite rapidement coupées à leur base (au-dessus du méristème, ce qui permet leur repousse), et le tube est fermé après inversion. Cette méthode étant encore loin d'être au point, les essais réalisés n'ont pas été présentés dans ce mémoire.

Le troisième objectif était la mise en évidence des espèces les plus caractéristiques de la communauté, afin de désigner des espèces-cibles pour une étude trophique ultérieure. Nos résultats montrent que *Apherusa chiereghinii*, *Aora spinicornis*, *Dexamine spiniventris*, *Caprella acanthifera*

acanthifera et *Gammarella fucicola* sont des espèces intéressantes pour le type d'étude envisagé. Quelques autres candidats potentiels peuvent être désignés, mais leur situation est moins évidente. Il est vraisemblable que, pour ce point comme pour la plupart des précédents, l'analyse des résultats d'un cycle annuel complet permettra de tirer des conclusions plus franches.



VIII. Bibliographie

- BARNARD J. L. & KARAMAN G. S., 1991: The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). Part 1. *Records of the Australian Museum*, Suppl. 13 (1): 1-417.
- BELL J. D. & HARMELIN-VIVIEN M. L., 1983: Fish fauna of French mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys*, 11: 1-14.
- BELLAN-SANTINI D., 1999: Ordre des Amphipodes (**Amphipoda** Latreille, 1816). In FOREST J. (Eds.): *Traité de Zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie* (Pierre-P. Grassé). Tome VII, Fascicule III A : Crustacés Péracarides, pp 93-176.
- BELLAN-SANTINI D., DIVIACCO G., KRAPP-SCHICKEL G., MYERS A. A. & RUFFO S., 1989: Part 2 : Gammaridea (Haustoridae to Lysianassidae). In RUFFO S. (Eds.): *The Amphipoda of the Mediterranean*, pp 365-576.
- BELLAN-SANTINI D., KARAMAN G., KRAPP-SCHICKEL G., LEDOYER M., MYERS A. A., RUFFO S. & SCHIECKE U., 1982: Part 1 : Gammaridea (Acanthonozomatidae to Gammaridae). In RUFFO S. (Eds.): *The Amphipoda of the Mediterranean*, pp 1-364.
- BELLAN-SANTINI D., KARAMAN G., KRAPP-SCHICKEL G., LEDOYER M. & RUFFO S., 1993: Part 3 : Gammaridea (Melphidippidae to Talitridae), Ingolfiellidea, Caprellidea. In RUFFO S. (Eds.): *The Amphipoda of the Mediterranean*, pp 577-813.
- BELLAN-SANTINI D., KARAMAN G., LEDOYER M., MYERS A. A., RUFFO S. & VADER W., 1998: Part 4 : Localities and Map, Addenda to Parts 1-3, Key to Families, Ecology, Faunistics and Zoogeography, Bibliography & Index. In RUFFO S. (Eds.): *The Amphipoda of the Mediterranean*, pp 814-959.
- BIANCHI C. N., BEDULLI D., MORRI C. & OCCHIPINTI AMBROGI A., 1989: L'herbier de posidonies : écosystème ou carrefour éco-éthologique ? In BOUDOURESQUE C. F., MEINESZ A., FRESI E. and GRAVEZ V. (Eds.): *International Workshop on Posidonia Beds*, pp 257-272.
- BORG J. A., ROWDEN A. A., ATTRILL M. J., SCHEMBRI P. J. & JONES M. B., 2006: Wanted dead or alive: high diversity of macroinvertebrates associated with living and "dead" *Posidonia oceanica* matte. *Mar. Biol.*, 149: 667-677.
- BOSTRÖM C. & BONSDORFF E., 1997: Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the Northern Baltic Sea. *J. Sea Res.*, 37: 153-166.
- BOUDOURESQUE C. F. & MEINESZ A., 1982: Découverte de l'herbier de posidonies. *Cahiers du Parc National de Port-Cros*, 80 pp.
- BUIA M. C., GAMBI M. C. & DAPPIANO M., 2004: Seagrass systems. In GAMBI M. C. and DAPPIANO M. (Eds.): *Mediterranean Marine Benthos : A manual of methods for its sampling and study*, pp 1-183.
- BUIA M. C., GAMBI M. C. & ZUPO V., 2000: Structure and functioning of mediterranean seagrass ecosystems: an overview. *Biol. Mar. Medit.*, 7: 167-190.
- CINELLI F., PARDI G. & PAPI I., 1995: Plant biology. In CINELLI F., FRESI E., LORENZI C. and MUCEDOLA A. (Eds.): *La Posidonia oceanica - A contribution to the preservation of a major Mediterranean marine ecosystem*, pp 21-24.
- CLARKE K. R. & WARWICK R. M., 2001: Change in marine communities : an approach to statistical analysis and interpretation - 2nd edition. *Primer-E, Plymouth*, 165 pp.

- DARCHAMBEAU F., 1995: Importance des invertébrés vagiles dans l'herbier de posidonies de la baie de Calvi (Corse). Mémoire de licence en Sciences Zoologiques, Université de Liège, 46 pp.
- DEGARD C., 2004: Variation spatio-temporelle de la faune vagile associée à *Posidonia oceanica* (L.) Delile en baie de Calvi. Etude préliminaire de l'effet des conditions environnementales sur la composition spécifique. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques (Orientation Biologie Animale), Université de Liège, 53 pp.
- DEN HARTOG C., 1970: The seagrasses of the world. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetens. Afd. Naturk. Ser. 2*, 59 (1): 1-275.
- DIMECH M., BORG J. A. & SCHEMBRI P. J., 2006: Motile macroinvertebrate assemblages associated with submerged *Posidonia oceanica* litter accumulations. *Biol. Mar. Medit.*, 13 (4): 130-133.
- DUARTE C. M., 2002: The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation*, 29 (2): 192-206.
- DUFFY J. E., MACDONALD K. S., RHODE J. M. & PARKER J. D., 2001: Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: an experimental test. *Ecology*, 82 (9): 2417-2434.
- GALLMETZER I., PFLUGFELDER B., ZEKELY J. & OTT J. A., 2005: Macrofauna diversity in *Posidonia oceanica* detritus: distribution and diversity of mobile macrofauna in shallow sublittoral accumulations of *Posidonia oceanica* detritus. *Mar. Biol.*, 147 (2): 517-523.
- GAMBI M. C., LORENTI M., RUSSO G. F., SCIPIONE M. B. & ZUPO V., 1992: Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of the *Posidonia oceanica* leaf stratum: Structural and trophic analyses. *P. S. Z. N. I : Marine Ecology*, 13 (1): 17-39.
- GENIN A., 2007: Approche pluridisciplinaire des stratégies alimentaires de quelques crustacés amphipodes inféodés à la litière de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques (Orientation Biologie Animale), Université de Liège, 49 pp.
- GOBERT S., 2002: Variations spatiale et temporelle de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Baie de la Revellata - Calvi - Corse). Thèse de Doctorat en Sciences, Université de Liège, 207 pp.
- GOBERT S., CAMBRIDGE M. L., VELIMIROV B., PERGENT G., LEPOINT G., BOUQUEGNEAU J. M., DAUBY P., PERGENT-MARTINI C. & WALKER D. I., 2006: Biology of *Posidonia*. In LARKUM A. W. D., ORTH R. J. and DUARTE C. M. (Eds.): *Seagrasses : Biology, Ecology and Conservation*, pp 387-408.
- GOBERT S., DEFAWE O., LEPOINT G., DEMOULIN V. & BOUQUEGNEAU J. M., 2001: Anthesis effects on *Posidonia oceanica* (L.) Delile phenology in the Bay of Calvi (Corsica, Mediterranean Sea). *Hydrobiologia*, 455: 121-125.
- GOBERT S., KYRAMARIOS M., LEPOINT G., PERGENT-MARTINI C. & BOUQUEGNEAU J. M., 2003: Variations at different spatial scales of *Posidonia oceanica* (L.) Delile beds; effects on the physico-chemical parameters of the sediment. *Oceanol. Acta*, 26 (2): 199-207.
- GREEN E. P. & SHORT F. T., 2003: *World atlas of seagrasses*. University of California Press, Berkeley, 298 pp.
- HARRIAGUE A. C., BIANCHI C. N. & ALBERTELLI G., 2006: Soft-bottom macrobenthic community composition and biomass in a *Posidonia oceanica* meadow in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 70: 251-258.
- HEMMINGA M. A. & DUARTE C. M., 2000: *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 298 pp.

- JERNAKOFF P., BREARLEY A. & NIELSEN J., 1996: Factors affecting grazer-epiphytes interactions in temperate seagrass meadows. *Oceanogr. Mar. Bio. Ann. Rev.*, 34: 109-162.
- JØRGENSEN S. E., XU F.-L., SALAS F. & MARQUES J. C., 2005: Application of indicators for the assessment of ecosystem health. In JØRGENSEN S. E., COSTANZA R. and XU F.-L. (Eds.): Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health, pp 5-66.
- KIKUCHI T., 1980: Faunal relationships in temperate seagrass beds. In PHILLIPS R. C. and MCROY C. P. (Eds.): Handbook of seagrass biology - An ecosystem perspective, pp 153-172.
- KLUMPP D. W., SALITA-ESPINOSA J. S. & FORTES M. D., 1992: The role of epiphytic periphyton and macroinvertebrate grazers in the trophic flux of a tropical seagrass community. *Aquat. Bot.*, 43 (4): 327-349.
- KRAPP T., LANG C., LIBERTINI A. & MELZER R. R., 2006: *Caprella scaura* Templeton, 1836 sensu lato (Amphipoda: Caprellidae) in the Mediterranean. *Org. Divers. Evol.*, 6 (Electr. Suppl. 3): 1-18.
- KRAPP-SCHICKEL G. & TAKEUCHI I., 2005: A new species of *Caprella* (Amphipoda: Caprellidae) from the Cape Verde Islands (Atlantic), with note on Mediterranean *Caprella liparotensis*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 85: 93-100.
- KRAPP-SCHICKEL T. & SORBE J.-C., 2006: *Apherusa delicata* n. sp., a new suprabenthic amphipod (Crustacea, Eusiroidea, Calliopidae) from the northern Bay of Biscay, with a discussion of the genus. *Org. Divers. Evol.*, 6: 57-65.
- KREBS C. J., 1999: Ecological methodology - 2nd edition. Benjamin/Cummings Ltd., Menlo Park (Californie, USA), 620 pp.
- LEDOYER M., 1968: Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (région de Marseille principalement). IV : Synthèse de l'étude écologique. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 44 (60): 126-295.
- LEDOYER M., 1969: Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. V - Etude des phénomènes nycthémeraux. *Tethys*, 1 (2): 291-308.
- LEPOINT G., COX A. S., DAUBY P., POULICEK M. & GOBERT S., 2006: Food sources of two detritivore amphipods associated with the seagrass *Posidonia oceanica* leaf litter. *Marine Biology Research*, 2 (5): 355-365.
- LEPOINT G., HAVELANGE S., GOBERT S. & BOUQUEGNEAU J.-M., 1999: Fauna vs flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiologia*, 394: 63-67.
- MARTIN J. W. & DAVIS G. E., 2001: An updated classification of the recent Crustacea. *Sci. Ser. Nat. History Mus. Los Angeles County*, 39: 1-124.
- MAZZELLA L., BUIA M. C., GAMBI M. C., LORENTI M., RUSSO G. F., SCIPIONE M. B. & ZUPO V., 1992: Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea : a review. In JOHN D. M., HAWKINS S. J. and PRICE J. H. (Eds.): Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos, pp 165-187.
- MAZZELLA L., SCIPIONE M. B. & BUIA M. C., 1989: Spatio-temporal distribution of Algal and Animal communities in a *Posidonia oceanica* meadow. *P. S. Z. N. I : Marine Ecology*, 10 (2): 107-129.

- MYERS A. A., MCGRATH C. C. & KING R., 2001: Keys to the North-East Atlantic and Mediterranean amphipods. Clés interactives disponibles à l'adresse <http://www.amphipoda.com>, consultées le 23/08/2006.
- PASQUALINI V., PERGENT-MARTINI C., CLABAUT P. & PERGENT G., 1998: Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side scan sonar : application off the island of Corsica (France). *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 47: 359-367.
- PERES J.-M. & PICARD J., 1964: Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. Edition revue et augmentée. Station Marine d'Endoume, Marseille, 137 pp.
- PERGENT G. & PERGENT-MARTINI C., 1991: Leaf renewal cycle and primary production of *Posidonia oceanica* in the bay of Lacco Ameno (Ischia, Italy) using lepidochronological analysis. *Aquat. Bot.*, 42: 49-66.
- PERGENT G., ROMERO J., PERGENT-MARTINI C., MATEO M.-A. & BOUDOURESQUE C.-F., 1994: Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 106: 139-146.
- RUSSO G. F., FRESI E. & VINCI D., 1985: The hand-towed net method for direct sampling in *Posidonia oceanica* beds. *Rapport de la commission internationale de la mer Méditerranée*, 29: 175-177.
- RUSSO G. F. & VINCI D., 1991: The hand-towed net method in *Posidonia oceanica* beds : 1. A preliminary study on the sample size for gastropod taxocene in a shallow stand. *Posidonia Newsletter*, 4 (1): 27-31.
- SANCHEZ-JEREZ P., BARBERA-CEBRIAN C. & RAMOS-ESPLA A. A., 1999a: Comparison of the epifauna spatial distribution in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and unvegetated bottoms: Importance of meadow edges. *Acta Oecol.*, 20 (4): 391-405.
- SANCHEZ-JEREZ P., BARBERA-CEBRIAN C. & RAMOS-ESPLA A. A., 1999b: Daily vertical migrations in the epifauna associated with *Posidonia oceanica* meadows. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 79: 971-977.
- SANCHEZ-JEREZ P., BARBERA-CEBRIAN C. & RAMOS-ESPLA A. A., 2000: Influence of the structure of *Posidonia oceanica* meadows modified by bottom trawling on crustacean assemblages : comparison of amphipods and decapods. *Sci. Mar.*, 64 (3): 319-326.
- SCIPIONE M. B. & FRESI E., 1984: Distribution of amphipods crustaceans in *Posidonia oceanica* (L.) Delile foliar stratum. In BOUDOURESQUE C. F., JEUDY DE GRISSAC A. and OLIVIER J. (Eds.): International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds, pp 319-329.
- SCIPIONE M. B., GAMBI M. C., LORENTI M., RUSSO G. F. & ZUPO V., 1996: Vagile fauna of the leaf stratum of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Mediterranean Sea. Proceedings of the Seagrass Biology : Proceedings on an international workshop (Rottnest Island, Western Australia, 25-29/01/1996), 249-260.
- VAN DER BEN D., 1971: Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* Delile sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 168: 1-101.
- VINOGRADOV G., 1999: Amphipoda. In BOLTOVSKOY D. (Eds.): South Atlantic Zooplankton, pp 1141-1240.

- WYLLIE-ECHEVERRIA S., GUNNARSON K., MATEO M.-A., BORG J. A., RENOM P., KUO J., SCHANZ A., HELLBLOM F., JACKSON E., PERGENT G., PERGENT-MARTINI C., JOHNSON M., SANCHEZ LIZASO J., BOUDOURESQUE C. F. & AIOI K., 2002: Protecting the seagrass biome : report from the Traditional Seagrass Knowledge Group. *B. Mar. Sci.*, 7 (3): 1415-1417.
- ZAKHAMA-SRAIEB R., SGHAIER Y.-R. & CHARFI-CHEIKHROUA F., 2006: Is amphipod diversity related to the quality of *Posidonia oceanica* beds ? *Biol. Mar. Medit.*, 13 (4): 174-180.
- ZIMMERMAN R., GIBSON R. & HARRINGTON J., 1979: Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. *Mar. Biol.*, 54: 41-47.

Résumé

L'objectif principal de ce travail était l'étude de la structure de la communauté d'amphipodes associés à la canopée des herbiers à *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi, et de la dynamique saisonnière et nycthémérale de cette communauté.

Il apparaît que la communauté étudiée est assez complexe. Elle est très riche en individus comme en espèces, et montre dans l'ensemble une diversité importante. De plus, les assemblages sont toujours dominés par quelques espèces très abondantes.

Nous ne sommes pas parvenus à dégager de tendances claires quant à la variation saisonnière de la communauté étudiée. Néanmoins, seuls les prélèvements de deux saisons (novembre et mars) ont été traités dans le cadre de ce mémoire. Il est vraisemblable que la situation soit plus claire lors de l'examen des prélèvements d'une année entière.

La variation nycthémérale, par contre, est très marquée. Les assemblages faunistiques sont beaucoup plus riches en individus et en espèces durant la nuit. De plus, nos résultats semblent indiquer que les amphipodes séjournent majoritairement dans la couche de litière à l'"interface" entre la matre et la strate foliaire durant la journée, alors qu'ils se déplaceraient activement au sein de la strate foliaire la nuit. Cette migration nycthémérale pourrait être une réponse à la prédation diurne par les poissons et/ou un moyen de maximiser l'exploitation des ressources trophiques offertes par l'herbier.

Le second objectif de ce travail était de standardiser une méthode de prélèvement simple à mettre en œuvre, mais efficace et si possible quantitative. A cet effet, nous avons comparé trois méthodes, à savoir le filet fauchoir, le ramassage manuel de la litière et les pièges à lumière.

Chaque méthode présente des avantages et des inconvénients. De plus, Les résultats obtenus via les trois méthodes ne convergent pas totalement. La communauté étudiée étant complexe, il est possible que ces divergences proviennent du fait que chacune d'entre elles ne permet de voir qu'une facette partielle d'un assemblage plus grand. Dans le but d'échantillonner aussi efficacement que possible l'ensemble de la communauté étudiée, il apparaît donc opportun de continuer à appliquer de front ces 3 méthodes. Par ailleurs, une série de pistes pour améliorer ces techniques sont proposées.

Le troisième objectif était la mise en évidence des espèces les plus caractéristiques de la communauté, afin de désigner des espèces-cibles pour une étude trophique ultérieure. Nos résultats montrent que *Apherusa chieraghinii*, *Aora spinicornis*, *Dexamine spiniventris*, *Caprella acanthifera acanthifera* et *Gammarella fucicola* sont des espèces intéressantes pour le type d'étude envisagé. Quelques autres candidats potentiels peuvent être désignés, mais leur situation est moins évidente. Il est vraisemblable que, pour ce point comme pour la plupart des précédents, l'analyse des résultats d'un cycle annuel complet permettra de tirer des conclusions plus franches.