

Analyse pluriannuelle de l'effet réserve sur l'ichtyofaune de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale)

*Ichthyofauna of the natural reserve of Scandola (Corsica, northwestern Mediterranean) :
analysis of the pluriannual reserve effect*

Patrice Francour

Laboratoire de biologie marine et d'écologie du benthos et GIS Posidonie
Faculté des sciences de Luminy, 13288 Marseille, France

Mots clés : poissons, roche, herbiers, effet réserve, Méditerranée

Key words : fishes, rocky substrate, seagrass beds, reserve effect, Mediterranean

RÉSUMÉ

Francour P., 1993 - Analyse pluriannuelle de l'effet réserve sur l'ichtyofaune de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale), *Mar. Life*, 3 (1-2) : 83 - 93.

Dans la Réserve naturelle de Scandola, le peuplement de poissons du milieu rocheux et de l'herbier à *Posidonia oceanica* a été étudié par des relevés visuels effectués en plongée sous-marine entre juillet 1988 et août 1991. Des stations sont définies dans la réserve intégrale (protection intégrale du milieu marin), dans la réserve non-intégrale (protection partielle) et hors de la réserve (aucune mesure de protection). Les densités et les biomasses moyennes du peuplement de poissons échantillonné dans l'herbier à *P. oceanica* ne montrent pas de différence nette entre la réserve intégrale et les autres stations. Par contre, leurs variations saisonnières sont considérablement amorties dans la réserve intégrale, en zone superficielle et profonde, alors qu'elles ne le sont pas ailleurs. En milieu rocheux, le peuplement de la station de la réserve intégrale est caractérisé par une densité et une biomasse toujours supérieures à celles observées dans les autres stations. Leurs variations saisonnières ne sont pas amorties dans ce biotope, comme dans l'herbier. La structure démographique du peuplement échantillonné diffère toujours entre la réserve intégrale et les autres stations, quel que soit le milieu, avec un pourcentage d'individus de grande taille (les adultes arrivés à maturité) plus important dans la réserve. La diversité spécifique, calculée en densité ou en biomasse, est légèrement supérieure dans les stations de la réserve intégrale, mais les variations entre stations sont faiblement significatives. En revanche, les différences enregistrées d'une saison à l'autre sont beaucoup moins marquées dans la réserve intégrale qu'ailleurs. Les conclusions tirées de ce suivi pluriannuel sont au nombre de trois. (1) La notion théorique d'effet de réserve est réelle et se fait sentir, pour le peuplement ichtyologique, dans l'herbier et en milieu rocheux. (2) Les deux milieux étudiés, l'herbier à *Posidonia oceanica* et le milieu rocheux, réagissent très différemment vis-à-vis d'une protection, donc d'une diminution du niveau de perturbation d'origine humaine. Ces différences peuvent être attribuées à une dynamique différente du peuplement ichtyologique des milieux rocheux et de l'herbier à *P. oceanica* : cycles pluriannuels dans un cas, cycles annuels dans l'autre cas. La sensibilité à une perturbation quelconque des familles dominantes (*Labridae* dans l'herbier, *Sparidae* sur la roche) peut également être invoquée. Enfin (3), l'effet de réserve possède deux composantes : un effet tampon et un effet refuge. L'effet tampon se caractérise par une atténuation sensible des fluctuations saisonnières de différents paramètres (densité, biomasse, diversité).

ABSTRACT

Francour P., 1993 [Ichthyofauna of the natural reserve of Scandola (Corsica, northwestern Mediterranean) : analysis of the pluriannual reserve effect]. *Mar. Life*, 3 (1-2) : 83 - 93.

From July 1988 to March 1992, scuba divers used a non-destructive visual sampling method to study the fish communities of rock and *Posidonia oceanica* seagrass beds, in the Scandola Marine Reserve. Sites were distinguished as integral reserve (overall protection of the marine environment), non integral reserve (partial protection) and external to the reserve (no protection in force). Mean density and biomass of the sampled population in *P. oceanica* seagrass beds demonstrate no clear difference between the integral reserve and the other sites. Conversely, seasonal variations are considerably reduced in the integrally protected shallow and deep water zones. In the case of rocky substrates, the integral reserve site shows consistently higher density and biomass than the other sites. There is no reduction of seasonal variations in this biotope, or in the seagrass beds. Whatever the biotope, the demographic structure of the populations sampled in the integral reserve and in the other sites are different : the proportion of large sized fish (mature adults) is always higher. The specific diversity, calculated in terms of density or biomass, is slightly higher in the seagrass bed sites of the integral reserve, but variations between sites are not very significant. This is also true for the rocky substrate ; but lesser seasonal differences are recorded in the integral reserve. Three conclusions can be drawn from these pluriannual observations : (i) the notion of reserve effect is real and affects the fish population in both rock substrate and seagrass beds ; (ii) the *Posidonia oceanica* seagrass beds and the rocky substrate react very differently to protection which reduces anthropogenic disturbances. These differences may be attributed to the dynamics of the fish communities in the two sites (pluriannual versus annual cycles). Another explanation may be the relative sensitivity of the dominating families (Labridae in the seagrass, Sparidae in the rocky substrate) to all disturbances ; and (iii) the reserve effect comprises the refuge effect and the buffer effect. The refuge effect is marged by the occurrence of large-sized more abundant fishes and a greater variety of species, and presence of noble fishes (*Dicentrarchus labrax*, *Sparus aurata*, *Epinephelus marginatus*, *Sciaena umbra*) ; the buffer effect, rarely evidenced in previous studies, is characterized by the fact that seasonal variations of parameters such as density, biomass and diversity are considerably lessened.

INTRODUCTION

D'une façon très générale, les aires protégées ont pour but de préserver les ressources génétiques et de protéger les espèces menacées (Brekel, 1979 in Kennedy, 1990 ; Salm, 1984a). Dans un cadre économique plus restrictif, elles permettent de maintenir la rentabilité des rendements de la pêche régionale et d'accroître l'attrait touristique (Savina et White, 1986 ; Boudouresque, 1990). Le concept de protection d'une aire marine est très lent à se mettre en place, malgré l'utilité de ces zones pour la protection et la conservation de la faune et de la flore (Randall, 1982). La pénétration récente de l'homme sous la mer, la difficulté de réalisation d'études *in situ* non destructives (Bell, 1983) et la complexité du cadre juridique (Kennedy, 1990) permettent d'expliquer ce retard. L'aménagement des aires marines protégées se réfère plus à des théories non vérifiées qu'à des données techniques de terrain (Salm, 1984b) et les études biologiques sont peu nombreuses et récentes : Russ et Alcalá (1989), Samoilys (1988) en zone tropicale, Bell (1983), Buxton et Smale (1989), Cole *et al.* (1990) en zone tempérée. Les peuplements de poissons sont les plus souvent étudiés, mais quelques travaux se sont attachés à analyser l'impact des réserves sur les invertébrés : Moreno *et al.* (1984, 1986), McClanahan (1989) pour les gastéropodes ; Cole *et al.* (1990) pour les échinides et les crustacés. En Médi-

terrannée, les travaux sont encore moins nombreux. Après le premier travail de Bell (1983), à Banyuls, il faut attendre 1988 pour que démarre un programme de recherche en Corse, dans la Réserve naturelle de Scandola (Francour, 1989) et en Espagne, dans la Réserve marine des îles Mèdes (García-Rubies et Zabala, 1990). L'essentiel des études réalisées en Méditerranée ou ailleurs concernent les substrats durs (roche, récifs coralliens) ; seul Francour (1989, 1991a) a étudié les herbiers de phanérogames marines (herbiers à *Posidonia oceanica*).

Comme tout phénomène biologique, l'effet réserve est constitué de deux composantes : une composante spatiale et une composante temporelle. La composante spatiale représente les différences pouvant exister entre différents secteurs protégés et non protégés. La connaissance de ces différences permet de définir l'effet réserve, tel qu'il est le plus classiquement reconnu par différentes études (Russ et Alcalá, 1989 ; García-Rubies et Zabala, 1990 ; Francour, 1991a). Par contre, cet effet réserve peut évoluer sur l'année comme tout paramètre biologique, suivant un cycle annuel ou pluriannuel. Actuellement, il n'existe pas d'étude pluriannuelle permettant de juger de façon satisfaisante de l'évolution de cet impact pour les populations de poissons ; seuls Moreno *et al.* (1986) comparent l'évolution de la densité d'une espèce de gastéropode dans une réserve chilienne, durant cinq ans.

Sur la base des travaux réalisés dans le Parc

naturel régional de la Corse, à Scandola, depuis plusieurs années, nous allons esquisser la nature de cette composante temporelle de l'effet réserve. Cette synthèse pluriannuelle nous amènera à définir d'une façon très générale la nature de l'impact biologique d'une aire marine protégée sur les populations en place. Enfin, nous essayerons d'en dégager quelques recommandations pour la mise en place et le maintien des réserves marines, quel que soit leur statut juridique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les différents résultats présentés ici ont été obtenus dans la Réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale) entre l'été 1988 et l'été 1991, au cours de 6 missions (2 en période froide : février 1990 et mars 1991, et 4 en période chaude : juillet 1988, août 1989, juillet 1990 et août 1991). Deux biotopes ont été échantillonnés : l'herbier à *Posidonia oceanica* et le milieu rocheux. Dans l'herbier, deux tranches bathymétriques ont été étudiées, la zone superficielle, à moins de 10 m de profondeur et la zone profonde, entre 10 m et 20 m de fond. En milieu rocheux, seule la zone supérieure (de 0 à 10 m de fond) a été étudiée.

Les différentes stations suivies depuis 1988 sont figurées dans le tableau 1, par biotope et par tranche bathymétrique, pour la réserve intégrale (protection intégrale du milieu marin), la réserve non-intégrale (protection partielle) et hors réserve (aucune mesure de protection). Le degré de perturbation du milieu est également figuré. Cette perturbation, d'origine très diverse, est due principalement à la fréquentation touristique (toutes les stations), la pêche professionnelle (réserve non-intégrale et hors réserve) ou amateur (hors réserve uniquement : pêche à la ligne et chasse sous-marine) et le passage des bateaux (toutes zones). La plongée sous-marine est interdite dans toute la réserve (intégrale ou non) et seule l'immersion en apnée est

autorisée. Nous avons ainsi, dans un ordre de perturbation croissant, les stations de la réserve intégrale (Gargalu et Palazzu), les stations de la réserve non-intégrale (Elbu, Petraghja et Punta Nera) et les stations situées hors réserve (Pori et Galeria). Dans la réserve non-intégrale, la station de Petraghja se différencie de celle d'Elbu, située à côté, par une complexité structurale du fond beaucoup plus importante, donc par un plus fort degré de rugosité (sensu Luckhurst et Luckhurst, 1978). La complexité structurale de cette station est probablement responsable de sa plus faible fréquentation par les bateaux et se traduit donc par un degré de perturbation plus faible que celui d'Elbu (Tableau 1).

Seul le compartiment ichthyologique a fait l'objet d'un suivi depuis 1988 ; il nous servira à analyser l'évolution de l'effet réserve. La totalité du peuplement ichthyologique présent (Miniconi *et al.*, 1990 ; Francour et Finelli, 1991) n'a pas été échantillonnée ; seule une fraction a été retenue, le peuplement échantillonné (Harmelin-Vivien et Francour, 1992). Une liste d'espèces, identique d'une mission à l'autre, a été définie : 18 espèces ou items dans l'herbier à *Posidonia oceanica* et 10 espèces en milieu rocheux (Tableau 2).

La méthodologie de comptage est décrite en détail par Harmelin-Vivien *et al.* (1985) et Francour (1990). Il s'agit de comptages visuels, donc non-destructifs et parfaitement adaptés aux aires marines protégées, effectués en plongée sous-marine selon deux méthodes : les transects (20 m * 2 m) et les points circulaires (aire circulaire de 10 ou 15 m de rayon, selon la visibilité mesurée *in situ*). Les poissons sont dénombrés espèce par espèce, par cotation d'abondance et en notant leur taille selon trois classes de taille : les petits, les moyens et les gros. Ces classes de taille sont adaptées à chaque espèce et correspondent à un tiers de la grandeur "longueur maximale - longueur minimale". La taille maximale (longueur totale) est donnée par Bauchot et Pras (1980) ; la taille minimale correspond à celle observée dans la station. Cette appréciation de la taille moyenne permet de calculer la biomasse de

Tableau 1 - Présentation des différentes stations étudiées dans la réserve intégrale (protection totale), dans la réserve non-intégrale (pêche autorisée pour certains professionnels) et hors réserve (aucune mesure de protection) pour les deux biotopes étudiés. Le niveau de perturbation de la station est estimé sur une échelle variant de 1 (perturbation minimale) à 4 (perturbation maximale).

The different stations studied in the integral reserve (total protection), in the non-integral reserve (partial protection) and outside reserve (no protection) for the two biotopes studied. The level of disturbance of the station is estimated on a scale varying from 1 (minimum) to 4 (maximum perturbation).

	RÉSERVE INTÉGRALE	RÉSERVE NON-INTÉGRALE	HORS RÉSERVE	PROFONDEUR
HERBIER À <i>POSIDONIA</i> <i>OCEANICA</i>	Gargalu 2	Elbu 3 Petraghja 2	Galeria 4	< 10 m
	Gargalu 1	Elbu 2		> 10 m
ROCHE	Palazzu 2	Punta Nera 3	Pori 4	< 10 m

Tableau 2 - Liste des espèces de poissons échantillonnées dans l'herbier à *Posidonia oceanica* et en milieu rocheux. *List of the fish species sampled in the Posidonia oceanica seagrass bed and on rocky substrate.*

HERBIER À <i>POSIDONIA OCEANICA</i>		MILIEU ROCHEUX
Labridae		Moronidae
<i>Coris julis</i>	<i>Labrus spp.</i>	<i>Dicentrarchus labrax</i>
<i>Symphodus cinereus</i>	<i>Symphodus doderleini</i>	
<i>Symphodus mediterraneus</i>	<i>Symphodus melanocercus</i>	Mugilidae
<i>Symphodus ocellatus</i>	<i>Symphodus roissali</i>	
<i>Symphodus rostratus</i>	<i>Symphodus tinca</i>	Sciaenidae
		<i>Sciaena umbra</i>
Mugilidae		
		Sparidae
Mullidae		<i>Dentex dentex</i>
<i>Mullus surmuletus</i>		<i>Diplodus puntazzo</i>
		<i>Diplodus sargus</i>
Serranidae		<i>Diplodus vulgaris</i>
<i>Serranus cabrilla</i>	<i>Serranus scriba</i>	<i>Sarpa salpa</i>
		<i>Sparus aurata</i>
Sparidae		<i>Spondyliosoma cantharus</i>
<i>Diplodus annularis</i>	<i>Sarpa salpa</i>	
<i>Spondyliosoma cantharus</i>		

poissons à l'aide des relations taille-poids qui ont été établies au préalable pour les espèces étudiées (Francour, 1990). Les données sont exprimées en individus pour 10 m² pour les densités et en grammes de poids humide (PH) pour 10 m² pour les biomasses. La diversité du peuplement échantillonné est appréciée à l'aide de l'indice de Shannon, calculé en logarithmes base 2.

RÉSULTATS

Cycles de densité et de biomasse

Les densités et les biomasses moyennes du peuplement total, calculées lors des différentes missions, sont détaillées dans les tableaux 3 et 4. Dans la réserve intégrale, ces valeurs sont du même ordre de grandeur qu'ailleurs, mais les variations y sont moins accentuées. Nous pouvons visualiser ces plus faibles variations en comparant les coefficients de variation pour chaque saison ($CV \% = 100 * \text{écart-type/moyenne}$; Tableau 5). En densité, le coefficient de variation est plus faible dans la réserve intégrale, quelle que soit la profondeur. Il en est de même en biomasse, mais à profondeur équivalente uniquement. Il faut également remarquer la valeur particulièrement faible enregistrée à Petraghja (station de la réserve non-intégrale à forte complexité structurale). Dans l'herbier de posidonie, le coefficient de variation est le plus faible (Tableau 5) dans les trois stations à faible perturbation (Tableau 1).

Dans l'herbier, en zone superficielle, les Labridae ont une densité moyenne généralement

plus faible dans la réserve qu'en dehors (Tableau 3), alors que c'est l'inverse en biomasse. Pour les Serranidae, les densités sont comparables entre les différentes stations, mais les biomasses sont, le plus souvent, supérieures dans la réserve. Pour les Sparidae, quand les transects sont employés comme seule méthode de comptage, les densités sont identiques entre stations et les biomasses sont maximales à Elbu, en zone superficielle. Par contre, si les échantillonnages de Sparidae dans l'herbier sont complétés par la méthode des points circulaires, les densités et les biomasses sont toujours maximales dans la réserve intégrale (Francour, 1991b).

En milieu rocheux, la situation est très différente de celle que nous venons de décrire dans l'herbier (Tableau 6). Les cycles de densité et de biomasse sont très marqués, dans la réserve et en dehors, et les différences entre la station de la réserve intégrale (Palazzu) et les deux autres stations sont considérables. Remarquons également la différence qui existe, à Palazzu, entre les données de la période froide en 1990 (février 1990) et celles de mars 1991 : dans un cas, il s'agit d'un maximum, dans l'autre d'un minimum. Les coefficients de variations (Tableau 5) sont du même ordre de grandeur dans la réserve intégrale et hors réserve : ils sont nettement supérieurs dans la réserve non-intégrale.

Structure démographique

La structure démographique du peuplement échantillonné est appréciée en suivant l'évolution du pourcentage d'individus, aux différentes stations,

Tableau 3 - Synthèse des données de densité (exprimées en nombre d'individus/10 m²), pour les différentes stations d'herbier à *Posidonia oceanica*, aux mois de juillet 1988 (E88), août 1989 (E89), mars 1990 (H90), juillet 1990 (E90), mars 1991 (H91) et août 1991 (E91). La densité totale se réfère à une liste unique de poissons ; les valeurs sont donc comparables entre elles (voir le texte).

- : station non échantillonnée, G = Gargalu, E = Elbu, S = superficiel (< 10 m), P = profond (> 10 m), Pe = Petraghja, Ga = Galeria

Table 3 - Summary of density data (number of individual/10 m²), for the different stations of *Posidonia oceanica* seagrass beds, for the months of July 1988 (E88), August 1989 (E89), March 1990 (H90), July 1990 (E90), March 1991 (H91) and August 1991 (E91). The total density refers to a single list of fishes; the values are comparable between themselves (see text).

- : station not sampled ; G = Gargalu, E = Elbu, S = shallow (< 10 m), P = deep (> 10 m), Pe = Petraghja, Ga = Galeria.

	Familles	GS	GP	ES	EP	Pe	Ga
E 88	Labridae	1.74	1.56	0.99	1.29	-	1.41
	Sparidae	0.66	0.68	1.90	0.74	-	1.29
	Serranidae	0.44	0.33	0.19	0.41	-	0.30
	Total	3.18	2.72	3.14	2.84	-	3.15
E 89	Labridae	4.59	2.10	6.47	3.09	5.50	6.84
	Sparidae	0.88	1.15	0.88	1.13	0.44	0.94
	Serranidae	0.63	0.32	0.37	0.27	0.25	0.35
	Total	6.19	3.76	7.78	4.59	6.28	8.16
H 90	Labridae	2.73	1.78	4.10	0.98	2.33	3.41
	Sparidae	0.29	0.35	0.56	0.26	0.21	0.16
	Serranidae	0.33	0.16	0.29	0.16	0.29	0.20
	Total	3.34	2.35	4.96	1.45	2.83	3.78
E 90	Labridae	2.00	0.99	0.86	1.25	1.68	1.49
	Sparidae	0.73	0.31	0.98	0.30	1.00	0.78
	Serranidae	0.33	0.34	0.36	0.26	0.28	0.41
	Total	3.13	1.84	2.24	1.91	3.03	2.69
H 91	Labridae	2.90	2.70	1.53	0.74	1.74	2.38
	Sparidae	0.06	0.14	0.13	0.10	0.18	0.08
	Serranidae	0.04	0.16	0.11	0.13	0.14	0.03
	Total	3.29	3.00	1.76	0.96	2.05	3.06
E 91	Labridae	1.20	0.98	1.39	1.35	1.65	3.00
	Sparidae	0.90	0.20	1.08	0.35	0.82	0.51
	Serranidae	0.24	0.18	0.24	0.30	0.29	0.23
	Total	2.16	1.39	2.70	2.19	2.49	3.07

Tableau 4 - Synthèse des données de biomasse (exprimées en grammes de poids humide/10 m²), pour les différentes stations d'herbier à *Posidonia oceanica*, aux mois de juillet 1988 (E88), août 1989 (E89), mars 1990 (H90), juillet 1990 (E90), mars 1991 (H91) et août 1991 (E91). La biomasse totale se réfère à une liste unique de poissons ; les valeurs sont donc comparables entre elles (voir le texte).

- : station non échantillonnée, G = Gargalu, E = Elbu, S = superficiel (< 10 m), P = profond (> 10 m), Pe = Petraghja, Ga = Galeria.

Table 4 - Summary of biomass data (grams of wet weight/10 m²), for the different stations of Posidonia oceanica seagrass beds, for the months of July 1988 (E88), August 1989 (E89), March 1990 (H90), July 1990 (E90), March 1991 (H91) and August 1991 (E91). The total biomass refers to a single list of fishes ; the values are comparable between themselves (see text).

- : station not sampled ; G = Gargalu, E = Elbu, S = shallow (< 10 m), P = deep (> 10 m), Pe = Petraghja, Ga = Galeria.

	Familles	GS	GP	ES	EP	Pe	Ga
E88	Labridae	33.1	18.9	13.0	34.5	-	33.1
	Sparidae	13.2	6.4	45.9	19.3	-	19.1
	Serranidae	10.7	3.6	2.3	4.7	-	2.9
	Total	66.1	34.9	61.9	76.0	-	56.7
E89	Labridae	38.0	28.2	29.4	40.2	63.9	54.3
	Sparidae	10.4	11.8	23.7	177.3	10.0	11.8
	Serranidae	21.5	9.1	13.0	8.3	8.9	16.0
	Total	72.8	70.6	70.4	228.3	94.0	84.2
H90	Labridae	67.8	27.3	26.4	18.6	48.8	17.4
	Sparidae	2.7	1.7	0.8	1.9	4.5	0.8
	Serranidae	20.3	4.0	9.7	5.4	11.6	2.8
	Total	90.7	35.5	37.0	28.2	64.9	21.0
E90	Labridae	58.9	24.9	22.2	17.1	44.9	20.4
	Sparidae	10.7	9.6	55.3	2.7	11.8	76.0
	Serranidae	9.9	7.2	7.9	7.7	7.1	3.7
	Total	85.6	100.1	87.7	32.1	74.6	100.2
H91	Labridae	62.5	31.8	25.1	15.6	24.9	12.7
	Sparidae	0.6	2.3	1.1	1.3	21.7	0.9
	Serranidae	19.1	7.7	5.6	3.8	5.7	0.1
	Total	82.2	41.8	31.9	20.7	52.3	13.6
E91	Labridae	30.0	33.9	37.6	28.3	51.6	15.5
	Sparidae	7.8	5.9	28.6	4.2	12.1	19.0
	Serranidae	9.7	9.7	8.6	11.8	10.4	4.7
	Total	45.9	55.3	80.2	118.3	77.2	41.9

dans la classe Grand (abrégié G). En été, dans l'herbier à *Posidonia oceanica*, le pourcentage de poissons de grande taille n'est pas toujours plus élevé dans la réserve intégrale qu'ailleurs (Tableau 7). Par contre, il est toujours plus important en hiver, dans la réserve intégrale et à Petraghja, la station à forte complexité structurale. Globalement, nous avons à l'issue de 6 missions, un pourcentage de G plus important à Gargalu et à Petraghja qu'ailleurs.

En milieu rocheux (Tableau 7), comme dans le cas des cycles de densité et de biomasse, nous avons une situation très tranchée, bien différente de celle décrite pour l'herbier. Ici, le pourcentage de G est toujours très nettement supérieur dans la réserve intégrale, quelle que soit la saison.

Diversité spécifique

Dans l'herbier à *P. oceanica*, la diversité spécifique calculée sur les densités moyennes (Tableau 8) est plus faible à Elbu qu'à Gargalu, uniquement en zone superficielle. Par contre, elle est du même ordre de grandeur à Gargalu qu'à Petraghja et elle baisse fortement hors réserve. En biomasse, nous avons une diminution régulière de la diversité en allant de la réserve intégrale à l'extérieur de la réserve et une diminution également des zones superficielles aux zones profondes. Toutefois, cette diminution est beaucoup moins marquée en biomasse qu'elle ne l'était en densité.

En milieu rocheux (Tableau 8), la diversité spécifique a été calculée uniquement sur les valeurs de biomasse à cause des valeurs trop faibles enregistrées en densité dans certains cas (Tableau 6). Nous retrouvons pour ce biotope des résultats similaires ; dans la plupart des cas, la diversité va

décroissant de Palazzu à Pori, donc de la réserve intégrale à la station hors réserve, avec quelques exceptions tout de même, comme au mois de mars 1990. Nous pouvons également remarquer un trait caractéristique : les indices de diversité calculés à Palazzu sont relativement comparables entre les différentes saisons avec une baisse hivernale. Par contre, à Punta Nera et à Pori, cet indice de diversité est assez fluctuant d'une saison à l'autre.

DISCUSSION

Les deux milieux étudiés, l'herbier à *Posidonia oceanica* et le milieu rocheux, réagissent très différemment aux mesures de protection, donc à une diminution du niveau de perturbation d'origine humaine. Les données de densités et de biomasses à elles seules ne permettent pas le plus souvent de différencier la réserve intégrale des autres secteurs dans l'herbier. Par contre, en milieu rocheux, ces données sont nettement supérieures dans les zones protégées et fournissent un bon critère de séparation entre les zones protégées et non protégées comme l'ont souligné différents auteurs (Bell, 1983 ; Buxton et Smale, 1989 ; Cole *et al.*, 1990). Cette contradiction apparente pourrait résulter d'un non respect de la réglementation dans la réserve intégrale. Samoilys (1988), dans les récifs coralliens du Kenya, a supposé que l'absence de différence entre les zones protégées et non protégées qu'elle constatait était due à une perturbation des zones protégées par divers facteurs illégaux (pêche à la dynamite en particulier). Cette perturbation supplémentaire masque alors tout effet réserve visible normalement sur des données de densité ou de biomasse de poissons. Bien que l'on ne puisse exclure, à Scandola, une pression de pêche illégale sur les zones d'herbier de la réserve intégrale (F. Finelli, comm. pers.), nous avancerons plutôt les hypothèses suivantes pour expliquer ce désaccord apparent de l'effet réserve pour les deux biotopes :

- **La dynamique différente du peuplement ichtyologique en milieu rocheux et dans l'herbier à *P. oceanica*** : Les données obtenues à Scandola lors de cette étude vont dans le sens des conclusions du travail réalisé à Port-Cros sur les poissons de l'herbier (Francour, 1990). Le peuplement de poissons de l'herbier montre un cycle de variation des densités ou des biomasse de période annuelle. Par contre, en milieu rocheux, à Scandola, le peuplement échantillonné semble posséder un cycle de période supérieure à l'année. L'existence de tels cycles pluriannuels chez les poissons de roche peut alors masquer un réel effet tampon, non visible sur une durée d'étude de quatre ans seulement.

- **Les différences d'éthologie et de sensibilité à une perturbation quelconque des familles dominantes** : (Labridae, poissonsnecto-benthiques, dans l'herbier et Sparidae, poissons plus mobiles, sur la

Tableau 5 - Coefficients de variation, exprimés en pourcentage ($100 \times \text{écart-type/moyenne}$), des densités et des biomasses du peuplement échantillonné des stations d'herbier et de roche. Ces coefficients sont calculés, pour chaque station, à partir des 5 ou 6 valeurs obtenues à chaque mission (Tab. 3, 4, et 6)

Table 5 - Coefficients of variation expressed in percentages ($100 \times \text{standard deviation/mean}$) of density and biomass of the sampled populations in seagrass bed and rock. These coefficients are calculated for each station with 5 or 6 seasonal values (Tables 3, 4 and 6).

	Stations	CV Densité	CV Biomasse
Herbier à <i>Posidonia oceanica</i>	Gargalu superficiel	35.1	20.2
	Gargalu profond	30.8	41.1
	Elbu superficiel	54.7	33.8
	Elbu profond	50.4	86.8
	Petraghja	45.2	19.0
Roche	Galeria	47.5	59.3
	Palazzu	33.5	43.9
	Punta Nera	66.7	58.0
	Pori	33.1	39.4

Tableau 6 - Synthèse des données de densité et de biomasse (exprimées en nombre d'individus et en grammes de poids humide/10 m²), pour les différentes stations de roche, aux mois de juillet 1988 (E88), août 1989 (E89), mars 1990 (H90), juillet 1990 (E90), mars 1991 (H91) et août 1991 (E91). Les densités et biomasses totales se réfèrent à une liste unique de poissons ; les valeurs sont donc comparables entre elles (voir le texte).
- : station non échantillonnée.

Table 6 - Summary of density and biomass data (number of individuals and grams of wet weight/10 m²), for the different stations of rocky substrate, for the months of July 1988 (E88), August 1989 (E89), March 1990 (H90), July 1990 (E90), March 1991 (H91) and August 1991 (E91). The total density and biomass refers to a single list of fishes ; the values are comparable between themselves (see text).

	Palazzu		Punta Nera		Pori	
	Densité	Biomasse	Densité	Biomasse	Densité	Biomasse
E 88	0.53	201.9	0.11	39.9	-	-
E 89	0.87	398.9	0.12	22.8	0.34	61.9
H 90	0.88	499.4	< 0.01	39.0	0.21	163.2
E 90	0.82	247.0	0.18	36.1	0.54	148.4
H 91	0.39	154.9	0.12	30.7	0.26	58.1
E 91	1.20	550.7	0.33	102.2	0.35	119.5

Tableau 7 - Pourcentage d'individus de grande taille pour les différentes stations d'herbier et de roche. Ces pourcentages sont calculés sur le nombre d'individus.

- : station non échantillonnée. Pour les légendes de date, se reporter au tableau 3.

Table 7 - Percentages of individuals of large size for the different stations of the seagrass bed and rock substrate. These percentages are calculated by the number of individuals.

- : station not sampled. For the dates legend see Table 3.

Stations		E88	E89	H90	E90	H91	E91
Herbier à <i>Posidonia oceanica</i>	Gargalu superficiel	6.7	5.7	8.6	6.0	15.5	5.7
	Gargalu profond	4.2	6.7	6.9	17.0	7.0	5.6
	Elbu superficiel	4.4	3.6	2.0	7.3	4.8	4.8
	Elbu profond	8.7	11.4	5.2	5.9	2.2	8.6
	Petraghja	-	6.3	6.6	8.7	16.5	4.4
	Galeria	4.4	6.0	1.6	7.0	3.7	4.3
Roche	Palazzu	44.8	50.6	26.2	30.7	29.6	43.9
	Punta Nera	42.1	6.9	7.7	9.0	14.5	8.4
	Pori	-	4.1	55.3	26.6	11.6	9.6

roche) : les Sparidae sont en effet une des familles les plus recherchées par les pêcheurs, amateurs et professionnels, alors que les Labridae constituent une famille d'importance secondaire. La pression de pêche exercée hors réserve est donc plus importante dans les zones rocheuses que dans les zones d'herbier.

- **La présence d'un stock de prédateurs non négligeable à proximité, sur les zones rocheuses de la réserve intégrale** : si l'éthologie alimentaire de ces prédateurs les amène à chasser sur les zones d'herbier, ils peuvent alors exercer une pression par prédation dans la réserve intégrale supérieure à celle supportée par les autres secteurs d'herbier. La présence d'un plus grand nombre de prédateurs de

haut niveau dans les réserves a des conséquences importantes sur la dynamique du milieu (McClanahan, 1989 ; Russ et Alcalá, 1989). L'absence ou la rareté de prédateurs de haut niveau hors réserve s'accompagne d'une augmentation des effectifs de leurs proies ; les densités supérieures de Labridae hors réserve en sont un exemple.

Il est certain comme le remarquent Frontier et Pichod-Viale (1991), que le rajeunissement d'une population par surexploitation (disparition des individus reproducteurs, adultes) s'accompagne, dans un premier temps, d'une augmentation de la production. Mais en réalité, la disparition progressive des reproducteurs peut être un obstacle infranchissable à la reproduction dans certaines familles de poissons hermaphrodites (Randall, 1982). Les prin-

cipales familles des zones littorales méditerranéennes (Labridae, Serranidae, Sparidae) sont des hermaphrodites protogynes ou protandres. La raréfaction d'un des deux sexes peut donc nuire à leur succès reproductif.

Nous avons mis en évidence un effet refuge des zones protégées, caractérisé en particulier par la présence d'individus de grande taille, les plus sensibles à une pression de pêche (amateur ou professionnelle). Cet effet refuge semble plus net en milieu rocheux que dans l'herbier. Une analyse plus approfondie de la composition spécifique du peuplement présent (non restreint au simple peuplement échantillonné) met également en évidence la présence d'espèces rares ou peu fréquentes dans les zones les plus protégées (*Sciaena umbra*, *Epinephelus marginatus* : Francour, 1989, 1991a) comme l'ont également constaté Garcia-Rubies et Zabala (1990) en Espagne. Cet effet refuge, avec la présence d'individus de grande taille et d'espèces vulnérables à la pêche, est l'une des caractéristiques les plus fréquemment décrites dans la définition d'un effet réserve (voir les nombreuses références citées par Russ et Alcalá, 1989). La plupart des auteurs s'accordent à reconnaître une taille moyenne des individus supérieure dans les zones protégées, qu'il s'agisse de poissons (Bell, 1983 ; Samoilys, 1988 ; Buxton et Smale, 1989 ; Cole *et al.*, 1990) ou d'invertébrés (Moreno *et al.*, 1986 ; Cole *et al.*, 1990).

Le plus souvent, les auteurs ont décrit l'impact d'une réserve comme un simple effet refuge. L'analyse pluriannuelle de cet impact nous a permis de mettre en évidence une deuxième composante, un effet tampon. Cet effet tampon se caractérise par une atténuation sensible des fluctuations saisonnières des différents paramètres analysés (densité, biomasse, diversité). L'effet refuge correspond à la dimension spatiale du phénomène tandis

que l'effet tampon correspond lui à la dimension temporelle du phénomène.

Ces deux facteurs agissent probablement simultanément dans un milieu donné, mais il est possible que l'un des facteurs soit prépondérant sur l'autre. A Scandola par exemple, sur roche, l'effet refuge l'emporte sur l'effet tampon ; c'est le contraire dans l'herbier. Dans l'herbier à *Posidonia oceanica*, si nous supposons que le recrutement des larves est le principal facteur de contrôle des populations de poissons, les cycles de variations annuels et pluriannuels d'abondance, classiquement admis dans la littérature, sont expliqués en partie par les arrivées, massives et saisonnières, de larves, soumises aux conditions ambiantes. Dans le cas d'une réserve, à ce schéma général se surimpose un contrôle supplémentaire effectué par les prédateurs de haut niveau, plus abondants que dans les zones hors réserve. Il est également possible qu'un autre facteur, lié à la compétition plus importante existant entre individus (plus grande richesse spécifique) vienne renforcer ce contrôle. Ces deux facteurs contribuent ainsi à écrêter les variations saisonnières et pluriannuelles d'abondance, définissant l'effet tampon. En milieu rocheux, l'effet refuge est le seul clairement mis en évidence par les données. Il est possible que la complexité naturelle de ce biotope, sa rugosité, rendent prépondérant le facteur de contrôle qu'est le recrutement, minimisant l'importance du contrôle par la prédation et la compétition.

Il serait très intéressant d'approfondir la nature de cet effet tampon et de son importance dans les milieux faiblement perturbés comme les réserves. Il est possible que la dynamique des herbiers de *Posidonia* telle qu'elle est classiquement décrite (Harmelin-Vivien, 1983 ; Francour, 1990) soit déformée par des facteurs anthropiques et qu'une image plus juste, et différente, soit fournie par l'étude de zones

Tableau 8 - Diversité spécifique (indice de Shannon logarithmes base 2), calculée en densité (herbier uniquement : ISHD) et en biomasse (herbier et roche : ISHB) pour les différentes stations.

- : station non échantillonnée ; n.c. : non calculé (deux espèces seulement). Pour les légendes de date, se reporter au tableau 3.

Table 8 - Specific diversity (Shannon index, logarithm base 2) calculated in density (seagrass bed only : ISHD) and in biomass (seagrass bed and rock : ISHB) for the different stations.

- : station not sampled ; n.c. : not calculated. For the dates see Table 3 legend.

	Stations	E88	E89	H90	E90	H91	E91
Herbier à <i>Posidonia oceanica</i> ISHD/ISHB	Gargalu superficiel	3.79/3.47	2.29/3.25	2.01/2.52	2.76/2.88	2.15/2.51	2.83/3.02
	Gargalu profond	3.68/3.64	2.57/2.91	2.31/2.78	2.88/2.09	1.68/2.14	2.42/2.47
	Elbu superficiel	3.01/2.38	1.55/3.22	2.24/2.97	2.91/2.47	1.63/2.46	2.67/2.55
	Elbu profond	3.98/3.31	2.03/1.61	2.51/2.54	2.32/2.57	2.06/2.19	2.55/2.27
	Petraghja	-	1.63/2.95	2.41/2.40	2.86/3.19	2.24 2.57	3.15/3.02
	Galeria	3.33/3.02	1.51/2.66	1.61/2.24	2.79/1.79	1.19/2.04	1.70/2.91
Roche ISHB	Palazzu	1.92	1.97	1.60	2.09	1.66	2.09
	Punta Nera	1.82	1.71	2.79	1.47	1.11	1.11
	Pori		1.59	0.92	2.13	n.c.	1.73

très faiblement perturbées. Moreno *et al.* (1986) suggèrent ainsi que l'aspect inhabituel de la communauté intertidale qu'ils étudient au Chili est dû à la protection offerte par une réserve et ne correspond pas à l'alternative la plus généralement observée : les milieux sous influence humaine.

Par ailleurs, il est également intéressant de souligner que le type de perturbation subi par le milieu affecte différemment l'un ou l'autre effet. Les perturbations dites sélectives, comme la pêche traditionnelle, dégradent essentiellement l'effet refuge, tandis que les perturbations non sélectives (ancrage, pollution) s'accompagnent le plus souvent d'une dégradation ou d'une destruction du milieu (Munro *et al.*, 1987 ; Russ et Alcalá, 1989) et donc d'une modification de l'effet tampon.

En fonction de ces premières conclusions, nous pouvons dégager quelques recommandations préalables à l'établissement ou à la gestion d'une aire marine protégée.

1 - Un point semble primordial pour assurer la réussite biologique d'une réserve, c'est l'existence d'un niveau de complexité structurale suffisant, c'est-à-dire la présence dans l'aire protégée de différents milieux, herbier, roche par exemple en Méditerranée (complexité générale) et, au sein de chaque milieu, une complexité propre (complexité interne) sous forme d'éboulis par exemple.

2 - Le respect d'un faible niveau de perturbation dans l'aire protégée est indispensable. Si l'on désire que l'effet réserve puisse s'appliquer dans son intégralité, il convient de limiter les perturbations sélectives et non sélectives qui dégradent l'une ou l'autre composante de l'effet réserve.

3 - Enfin, compte tenu de la dynamique propre à chaque espèce, ou à chaque famille, une durée de fonctionnement de la réserve suffisamment longue est indispensable pour que puisse, d'une part, se mettre en place les premiers effets bénéfiques et, d'autre part, pour que des interactions complexes entre les différents compartiments animaux et végétaux s'établissent ou se rétablissent.

BIBLIOGRAPHIE

- Bauchot M.L., A. Pras, 1980 - *Guide des poissons marins d'Europe*. Delachaux, Niestlé (éd.), Lausanne, 427 pp.
- Bell J.D., 1983 - Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the north-western Mediterranean sea. *J. appl. Ecol.*, **20** : 357-369.
- Boudouresque C.F., 1990 - Réserves et parc marins : des outils pour la valorisation économique des espaces littoraux. In : *Parchi marini del Mediterraneo. Aspetti naturalistici e gestionali*, Atti 1° Convegno intern. San Teodoro, Chiarella publ., Sassari, pp : 21-37.
- Buxton C.D., M.J. Smale, 1989 - Abundance and distribution patterns of three temperate marine reef fish (Teleostei : Sparidae) in exploited and unexploited areas off the Southern Cape coast. *J. appl. Ecol.*, **26** : 441-451.
- Cole R.G., T.M. Ayling, R.G. Creese, 1990 - Effects of marine reserve protection at Goat Island, northern New Zealand. *N.Z. J. mar. Freshwater Res.*, **24** : 197-210.
- Francour P., 1989 - Les peuplements ichtyologiques de la réserve de Scandola : influence de la réserve intégrale. *Trav. sci. Parc natl régionl Rés. nat. Corse*, **21** : 33-93.
- Francour P., 1990 - *Dynamique de l'écosystème à Posidonia oceanica dans le parc national de Port-Cros. Analyse des compartiments matte, litière, faune vagile, échinodermes et poissons*. Thèse Doct., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 373pp.
- Francour P., 1991a - The effect of protection level on a coastal fish community at Scandola, Corsica. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **46** : 65-81.
- Francour P., 1991b - Ichtyofaune de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). Influence spatiale et temporelle de l'effet de réserve. *Trav. sci. Parc natl régionl Rés. nat. Corse*, **31** : 1-33.
- Francour P., F. Finelli, 1991 - Complément à l'inventaire des poissons marins de la réserve de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Trav. sci. Parc natl régionl Rés. nat. Corse*, **31** : 35-53.
- Frontier S., D. Pichod-Viale, 1991 - *Écosystèmes : structures, fonctionnement, évolution.*, Masson, Paris, 392 pp.
- García-Rubies A., M. Zabala, 1990 - Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean). *Sci. Mar.*, **54(4)** : 317-328.
- Harmelin-Vivien M.L., 1983 - Étude comparée de l'ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines en milieu tropical et tempéré. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **38** : 179-210.
- Harmelin-Vivien M.L., P. Francour, 1992 - Trawling or visual censuses ? Methodological bias in the assessment of fish populations in seagrass beds. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.*, **13(1)** : 41-51.
- Harmelin-Vivien M., J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc, G. Lassere, 1985 - Évaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : problèmes et méthodes. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **40** : 467-539.
- Kennedy A.D., 1990 - Marine reserve management in developing nations : Mida-Creek - a case study from East Africa. *Ocean & Shoreline Management*, **14** : 105-132.
- Luckhurst B.E., K. Luckhurst, 1978 - Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.*, **49** : 317-323.
- McClanahan T.R., 1989 - Kenyan coral reef-associated gastropod fauna : a comparison between protected and unprotected reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53** : 11-20.
- Miniconi R., P. Francour, C.H. Bianconi, 1990 - Inventaire de la faune ichtyologique de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Cybium*, **14(1)** : 77-89.
- Moreno C.A., K.M. Lunecke, M.I. Lepez, 1986 - The response of an intertidal *Concholepas concholepas* (Gastropoda) population to protection from man in southern Chile and the effects on benthic sessile assemblages. *Oikos*, **46** : 359-364.
- Moreno C.A., J.P. Sutherland, H.J. Jara, 1984 - Man as a predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos*, **42** : 155-160.
- Munro J.L., J.D. Parrish, F.H. Talbot., 1987 - The biological

- cal effects of intensive fishing upon coral reef communities. *In : Human impacts on coral reefs : Facts and recommendations*. B. Salvat (ed.), Antenne Museum EPHE, Polynésie française, pp : 41-49.
- Randall J.E., 1982 - Tropical marine sanctuaries and their significance in reef fisheries research. *In : The biological bases for reef fishery management*. Proc. Workshop, Oct. 1980, St Thomas, U.S. Virgin Islands ; NOAA Tech. Memo, pp : 167-178.
- Russ G.R., A.C. Alcalá., 1989 - Effects of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **56** : 13-27.
- Salm R.V., 1984a - Ecological boundaries for coral-reef reserves : principles and guidelines. *Environ. Conserv.*, **11(3)** : 209-215.
- Salm R.V. 1984b - *Marine and coastal protected areas : a guide for planners and managers*. IUCN, Geneva, 302 pp.
- Samoilys M.A., 1988 - Abundance and species richness of coral reef fishes on the Kenyan coast : the effects of protective management and fishing. *Proc. 6^o international Coral Reef Symp.*, Townsville, Australia, **2** : 261-266.
- Savina G.C., A.T. White, 1986 - A tale of two islands : some lessons for marine resource management. *Environ. Conserv.*, **13(2)** : 107-113.

Reçu en octobre 1992 ; accepté en janvier 1994. / Received October 1992 ; accepted January 1994.