



**CENTRE
D'OCÉANOLOGIE
DE MARSEILLE**
UNIVERSITÉ DE LA MÉDITERRANÉE
AIX-MARSEILLE II



**UNIVERSITÉ de la MÉDITERRANÉE
CENTRE d'OCÉANOLOGIE de MARSEILLE**

Master professionnel « Environnement Marin »
Année 2010-2011

**Impact de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* sur la
biodiversité des herbiers de magnoliophytes marines en
Martinique**

Bruno CARTURAN



Stage réalisé au sein de :
L'observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM)

Sous la Direction de :
Jean-Philippe MARECHAL, Directeur de l'OMMM

Du 1^{er} mars au 31 août 2011

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Jean-Philippe Maréchal, grand directeur de l'OMMM, qui a permis à un petit poussin comme moi de faire plus de choses durant ce stage qu'il ne s'était autorisé à imaginer. J'ai beaucoup apprécié ton humour et ta sympathie qui ont su rendre nos entretiens de travail agréables.

Merci Bernard pour ton dynamisme et ton franc parler, pour les dauphins que tu as laissés plusieurs fois jouer dans les vagues à la proue de ta yole pour le plus grand émerveillement de 2 jeunes stagiaires. Je n'oublierai pas que grâce à toi, durant un court instant, je me suis glissé dans la peau d'une frégate volant au ras des flots.

Merci à toute l'équipe de l'OMMM pour avoir contribué à l'ambiance agréable qui régnait dans l'intimité des bureaux de l'association : Priscilla pour les services rendus et tes cours sur l'hygiène au travail ; Marine pour ta générosité et pour m'avoir montré que sous chaque couvercle de glacière se cache un être fragile que seuls les individus pourvus d'une sensibilité intelligente peuvent déceler ; Marie pour avoir supporté mes innombrables questions paniquées à propos de R ; Jessica pour cet accent au parfum d'aïoli et de Banyuls ; Sofiane pour ta complicité virile et tes efforts continus pour contredire les lois de la nature en gardant cette silhouette svelte et élancée malgré les 3 hamburgers, la grande frites et le grand soda que tu ingurgites quotidiennement.

Un grand merci à Renaud, mon compagnon de galère et d'infortune sans lequel je n'aurais pas accompli la moitié des travaux qui m'incombaient. Je suis fier d'avoir été le temps d'une plongée le modèle du futur grand photographe marin que tu seras.

Merci à Gaston pour ses conseils avisés sur la soudure du casier de pêche et sur la danse du zouk. Je ne sais toujours pas lequel des 2 est le plus subtil et le plus enflammé.

Merci à mes coloc' de fin de stage qui grâce à leurs soins attentionnés m'auront permis d'acquérir l'embonpoint nécessaire à ma flottaison, me permettant ainsi de ne pas sombrer dans les abîmes du désespoir. Un grand merci tout particulièrement à Charlotte et Fabian pour l'aide spontanée qu'ils m'ont apporté.

Enfin, je tiens à remercier *Halophila stipulacea*, *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, *Acanthurus bahianus*, *Acanthurus chirurgus*, *Acanthurus coeruleus*, *Balistes vetula*, *Caranx ruber*, *Caranx crysos*, *Chaetodon Capistratus*, *Chaetodon striatus*, *Chaetodon ocellatus*, *Diodon holocanthus*, *Fistularia tabacaria*, *Gnatholepis Thompson*, *Haemulon aurolineatum*, *Haemulon chrysargyreum*, *Haemulon flavolineatum*, *Haemulon plumieri*, *Haemulon parra*, *Halichoeres bivittatus*, *Halichoeres maculipinna*, *Halichoeres poeyi*, *Halichoeres Garnati*, *Bodianus rufus*, *Dexter Morgan*, *Thalassoma bifasciatum*, *Xyrichtys splendens*, *Xyrichtys martinicensis*, *Ocyurus chrysurus*, *Malacanthus plumieri*, *Monacanthus ciliatus*, *Monacanthus tuckeri*, *Pseudupeneus maculatus*, *Ophichthus ophis*, *Myrichthys ocellatus*, *Pomacanthus paru*, *Stegastes partitus*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Sparisoma chrysopterum*, *Sparisoma radians*, *Sparisoma atomarium*, *Scarus iseri*, *Cryptotomus roseus*, *Scomberomorus regalis*, *Homer Simpson*, *Serranus baldwini*, *Serranus tigrinus*, *Serranus phoebe*, *Sphaeroides splengleri*, *Canthigaster rostrata*, *Diadema antillarum*, *Eucidaris tribuloides*, *Lytechinus variegatus*, *Meoma ventricosa*, *Tripneustes ventricosus*, *Oreaster reticulatus*, *Isostichopus badionotus*, *Astichopus multifidus*, *Ophioderma appressum*, *Calappa ocellata*, *Mithrax sp.*, *Portunus sp.*, *Stenorhynchus seticornis*, *Dardanus venosus*, *Panulirus argus*, *Periclimenes yucatanicus*, *Thor amboinensis*, *Anamobaea orstedii*, *Anamoeba sp.*, *Bispira variegata*, *Branchionna nigromaculata*, *Notaulax nudicolilis*, *Sabellastrata magnifica*, *Hermodice carunculata*, *Eupolymnia crassicornis*, *Bartholomea annulata*, *Condylactis gigantea*, *Manicinia areolata*, *Holopsamma helwigi*, *Iotrochota sp.*, *Niphates digitalis*, *Xestospongia muta*, *Myrmekioderma sp.*, *E1*, *Pseudoceratina crassa*, *Aplysina aerophoba*, *E2*, *E3*, *E4*, *E5*, *E6*, *E7*, *E8*, *E9*, *Ascidia sp.*, *Pinna carnea*, *Strombus gigas*, *Tridachia crispata*.

pour avoir augmenté la saveur de ma vie en participant activement à la complexité de cette étude. En effet, il faut avoir connu le goût du vinaigre pour apprécier pleinement celui du miel...

Merci.

Sommaire

Résumé	2
Abstract	3
1 Introduction :	4
1.1 Les espèces introduites et invasives :	4
1.1.1 Définitions :	4
1.1.2 Généralités :	4
1.1.3 Conséquences des invasions de macrophytes dans les herbiers :	6
1.1.4 Le cas <i>Halophila stipulacea</i> :	7
1.2 Les herbiers des Antilles :	8
1.2.1 Composition et répartition en Martinique :	8
1.2.2 Fonctions écologiques des herbiers :	9
1.2.3 Biodiversité des communautés des herbiers :	9
1.2.4 Les facteurs de pression en Martinique :	11
1.3 Contexte et Objectifs de l'étude :	12
2 Matériel et Méthode :	12
2.1 Les sites d'étude :	12
2.2 Les techniques d'échantillonnage :	14
2.2.1 Protocole de suivi des peuplements des herbiers :	14
2.2.2 Caractérisation de l'herbier :	15
2.2.3 Pêches expérimentales :	15
2.3 Analyse des données :	17
2.3.1 Indices de biodiversité :	17
2.3.2 Stades de développement et régimes alimentaires :	17
2.3.3 Tests de comparaison des échantillons :	18
2.3.4 Analyses multi-variées :	18
3 Résultats :	19
3.1 Caractéristiques des herbiers :	19
3.2 Communautés ichtyologiques :	20
3.2.1 Validation du protocole :	20
3.2.2 Evaluation de la biodiversité :	21
3.2.3 Analyses multi-variées :	25
3.2.4 Communautés ichtyologiques mobile :	27
3.3 Les macro-invertébrés :	28
3.3.1 Validation du protocole :	28
3.3.2 Biodiversité :	28
3.4 Les pêches expérimentales :	31
4 Discussion :	31
4.1 Validation du protocole :	31
4.2 Impacts de <i>H. stipulacea</i> :	33
4.2.1 Herbier à <i>T. testudinum</i> :	33
4.2.2 Peuplements ichtyologiques :	34
4.2.3 Macro-invertébrés benthiques :	35
4.2.4 Autres conséquences potentielles :	37
5 Conclusion :	37
Références Bibliographiques	39

Résumé

Les invasions biologiques sont en nette augmentation depuis ces dernières décennies, et sont considérées comme l'un des problèmes environnementaux majeurs du 21^{ème} siècle. La magnoliophyte marine *Halophila stipulacea*, originaire de Mer Rouge, se propage dans la région Caraïbe depuis 2002 et a été recensée en 2006 sur la côté Ouest de la Martinique. À ce jour, aucune étude n'a été menée sur les impacts écologiques de cette prolifération. Ce travail de recherche constitue une première évaluation des différences entre les peuplements ichthyologiques et des macro-invertébrés des herbiers endémiques (dominés par *Thalassia testudinum*) et ceux des herbiers à *H. stipulacea*. Les données ont été récoltées grâce à un protocole d'échantillonnage spécialement élaboré pour cette étude. Les résultats ne montrent pas de différence significative entre les peuplements ichthyologiques des deux types d'herbiers : la richesse spécifique, la densité et le nombre d'herbivores et de juvéniles sont équivalents. Néanmoins certaines espèces comme *Serranus baldwini* seraient favorisées par la structure de l'habitat créé par *H. stipulacea* (canopée courte, dense et homogène). Les données obtenues sur les peuplements des macro-invertébrés ne permettent pas une analyse comparative rigoureuse entre les deux types d'herbiers. Des modifications du présent protocole et de protocoles alternatifs sont discutées dans ce rapport.

Mots clés : *Halophila stipulacea*, *Thalassia testudinum*, espèce invasive, peuplements ichthyologiques, macro-invertébrés, protocoles d'échantillonnage, Martinique, Mer Caraïbe.

Abstract

The worldwide increase in the movement and proliferation of invasive species in the last few decades is considered to be one of the most important ecological issues of the 21st century. The marine Magnoliophyta *Halophila stipulacea*, native to the Red Sea, was introduced to the Caribbean Sea in 2002 and was first reported in Martinique in 2006. Despite the ongoing presence and proliferation of *H. stipulacea*, few studies have been conducted on the ecological consequences of its introduction in Caribbean waters. The present study is the first assessment of the differences in the biodiversity levels of the ichthyologic and macro-invertebrate communities living in the endemic seagrass meadows (composed primarily of *Thalassia testudinum*) and those living in *H. stipulacea* seagrass meadows. The study was conducted using a new protocol designed specifically for this project. The results do not show any significant difference between the ichthyologic communities found in the two types of seagrass meadows: the specific richness, the density of individuals and the number of herbivores and juveniles were found to be roughly equivalent. Nevertheless, some species, such as *Serranus baldwini*, seem to favour the particular habitat structure of the *H. stipulacea* seagrass beds (which have a short, dense and homogeneous canopy). The data collected on macro-invertebrates cannot be used for a rigorous comparative analysis of the two different types of seagrass meadows. Possible modifications of the current protocol and alternative protocols are also discussed.

Keywords: *Halophila stipulacea*, *Thalassia testudinum*, invasive species, ichthyologic communities, macro-invertebrates, sampling protocols, Martinique, Caribbean Sea.

1 Introduction

1.1 Les espèces introduites et invasives

1.1.1 Définitions

La qualification d'espèce "**introduite**" répond à plusieurs critères différents. La définition retenue dans ce rapport est la suivante : **(1)** espèce qui colonise des zones où elle était absente auparavant, **(2)** il y a discontinuité géographique avec la région d'origine, **(3)** son introduction est liée directement ou indirectement à l'activité humaine, **(4)** elle se reproduit durablement et de manière autonome dans son nouveau lieu d'établissement (espèce "naturalisée") (Boudouresque et Verlaque 2002). Une espèce introduite est qualifiée d'"**invasive**" si : **(1)** elle prolifère plus ou moins rapidement dans la nouvelle zone géographique (Lodge *et al.* 2006), **(2)** sa présence a un impact significatif sur les habitats et la biodiversité des écosystèmes colonisés (IUCN 2000), **(3)** sa prolifération a des conséquences négatives sur l'économie ou la santé (Hellmann *et al.* 2008).

Par ailleurs, selon Williamson et Fitter, (1996), environ 10% des espèces introduites présenteraient un caractère invasif. Toutefois, cette proportion pourrait être sous estimée en raison des temps de latence qui existent entre l'arrivée d'une espèce exogène dans sa nouvelle zone géographique, sa naturalisation et son invasion (Bright 1998 dans Boudouresque 2008).

1.1.2 Généralités

L'introduction d'espèces est un phénomène très ancien comme en témoigne le plus vieil exemple actuellement connu : le marsupial *Phalanger orientalis*, dont les traces datant de 19 000 ans ont été découvertes dans les îles de l'archipel Bismarck (Est de la Nouvelle Guinée). Puis, l'avènement de l'agriculture au néolithique (9000 ans av. J.C), la soif de découverte de nouveaux territoires et des échanges croissants entre les peuples ont engendré de multiples transferts d'espèces à travers les terres et au delà des mers tout au long de l'histoire (Boudouresque 2008, Pascale *et al.* 2009). Le développement de l'industrie et des échanges internationaux au cours du dernier siècle ont profondément accéléré le phénomène à tel point qu'aujourd'hui, les invasions biologiques sont considérées comme l'un des problèmes environnementaux majeurs du 21^{ème} siècle. Elles sont même reconnues comme un élément du "changement global", au même titre que la modification des cycles biogéochimiques et hydrologiques, le dérèglement climatique, la pollution et la destruction des espaces naturels (Mack *et al.* 2000 ; Occhipinti et Savini, 2003 ; Clavero et Garcia-Berthou 2005 ; Boudouresque 2008). Une telle importance est due d'une part aux profonds

changements de composition (diversités génétique, spécifique, phylétique) et de l'écologie (biotopes, niches) des communautés préétablies et d'autre part, au caractère irréversible de leurs conséquences. En effet, contrairement à d'autres pollutions, les phénomènes engendrés par les invasions ont tendance à s'accroître avec le temps et à s'étendre avec l'éloignement à la source (Boudouresque 2008). L'augmentation actuelle du nombre d'espèces introduites (Williams 2007 ; Boudouresque 2008 ; Pascale *et al.* 2009) et leurs liens directs avec la mondialisation de l'économie et des échanges internationaux, reconnus comme des vecteurs d'introduction (Ruiz *et al.* 2000 ; Walters *et al.* 2006), laissent présager une amplification du phénomène dans les années à venir (Levine et D'Antonio 2003).

Cependant, bien qu'il soit largement admis que les invasions sont une des causes principales de la disparition des espèces indigènes, évaluer leurs conséquences est un exercice très complexe et les conclusions tirées de nombreuses études sont souvent spéculatives, anecdotiques et basées sur des observations limitées (Gurevitch et Padilla 2004). Une meilleure compréhension des invasions nécessiterait de : **(1)** augmenter l'effort d'échantillonnage des données lors des études (Gurevitch et Padilla 2004), **(2)** adopter une approche systémique permettant d'évaluer l'importance relative de chacun des stress et perturbations influençant les paramètres observés (Gurevitch et Padilla, 2004, Boudouresque 2008), **(3)** distinguer les interactions inter-trophiques (prédation, pathogénicité) des intra-trophiques (compétition) - ces dernières ne semblant pas être une cause importante d'extinction d'espèces - (Davis 2003), **(4)** prendre en compte les extinctions au niveau des populations génétiques au sein d'une même espèce (Ricciardi 2004) et enfin **(5)** tenir compte de l'aspect compensateur des niches écologiques occupées par les espèces invasives (Gurevitch et Padilla 2004).

C'est grâce à une telle approche que des plans de gestion judicieux peuvent être mis en place, d'une part en investissant des moyens adaptés à la gravité des conséquences prédites et d'autre part, en ciblant les efforts de gestion. En effet, dans le cas où la prolifération d'espèces introduites est une cause du recul d'espèces indigènes, il est nécessaire de concentrer les moyens sur le contrôle de l'invasion. Dans le cas où cette prolifération est une conséquence d'un affaiblissement des espèces natives soumises à de multiples facteurs, il est nécessaire de se focaliser sur le maintien de ces dernières (Gurevitch et Padilla 2004). Mais parmi les stratégies de gestion d'une telle pollution, la prévention est certainement la plus efficace et la moins coûteuse en comparaison avec l'éradication, jugée très difficile, et le contrôle, permanent et onéreux (Leung *et al.* 2002 ; Lodge *et al.* 2006).

La prévention de cette pollution globale nécessite une réglementation internationale et des accords fermes entre les pays. Malgré l'existence de nombreux textes internationaux tenant compte de cette problématique (e.g. Convention sur le Droit de la Mer, Montego Bay 1982 ; Convention sur la Diversité Biologique, Rio 1992 ; Convention de Berne, 1979) - ne constituant par ailleurs que des recommandations – la législation au sein des Etats reste hétérogène et inadaptée à l'ampleur d'un tel phénomène (Boudouresque 2008). Néanmoins, les gouvernements prennent progressivement conscience de l'importance de préserver la biodiversité comme en témoigne le succès de la dernière Conférence des Nations Unies (Nagoya 2010) qui a vu naître l'"accord sur la biodiversité" (Collet 2010).

Il est d'autant plus urgent de s'organiser pour maîtriser ces invasions en raison du changement global qui serait susceptible de compliquer considérablement l'ensemble de ces processus biologiques (Dukes et Mooney 1999, Williams 2007).

En franchissant toutes les barrières géographiques, l'humanité crée un monde plus homogène qu'il ne l'a jamais été. Certains prédisent une augmentation de la richesse spécifique au niveau local et une diminution au niveau global (Sax et Gaines 2003) alors que d'autres vont jusqu'à faire entrer la Terre dans une nouvelle ère dont le nom proposé est "Homogécène" (Simberloff 2000).

1.1.3 Conséquences des invasions de macrophytes dans les herbiers

L'évaluation des conséquences écologiques de l'introduction de macrophytes - organismes pluricellulaires photosynthétiques aquatiques - sur les peuplements des herbiers marins est complexe et généralement peu documentée. Ces dernières offrent en effet un support trophique et une structure benthique qui peut être comparable à ceux de l'herbier indigène. Pour comprendre ou prévoir les éventuelles conséquences d'une telle introduction, il est nécessaire de comparer la productivité, la structure de l'habitat, la palatabilité et la production de métabolites secondaires répulsifs de l'espèce introduite à celles de l'espèce envahie (Williams et Heck 2001 ; Williams 2007). Un des cas les plus spectaculaires est celui de l'introduction de *Caulerpa taxifolia* (chlorobionte) en Méditerranée. Cette dernière est très compétitive en raison de son fort taux de croissance, de son occupation totale du territoire, d'un accès à la lumière optimisé, et la synthèse de métabolites secondaires toxiques (Guerrero *et al.* 1992,1993). Comparés à des assemblages non envahis, ceux dominés par *C. taxifolia* montrent une densité et/ou un nombre réduit d'autres d'espèces ichthyologiques, de macro-invertébrés et de macrophytes (Boudouresque *et al.* 1995 ; Francour *et al.* 1995, 2009). Mais *C. taxifolia* n'est pas représentative de la plupart des espèces de macrophytes introduites

dont les effets sur la structure des communautés et la fonctionnalité des herbiers sont limités (Williams 2007).

Seules 4 espèces de magnoliophytes marines sont connues pour avoir été introduites en dehors de leurs aires de répartition naturelles : *Halophila stipulacea*, *H. decipiens*, *Zostera tasmanica* et *Z. japonica* (Williams 2007). Cette dernière, la plus étudiée, serait peu compétitive vis-à-vis des autres espèces d'herbiers. En revanche, elle modifie profondément les cycles biogéochimiques des estuaires vaseux qu'elle colonise en augmentant la densité et la diversité des communautés (Posey 1988), la production primaire (Kaldy 2006) et en transformant le benthos en un puits d'azote dissout (Larned 2003). Par ailleurs, une telle situation montre la difficulté que peut rencontrer le gestionnaire quand une espèce introduite a des effets écologiques et économiques "positifs" (Williams 2007).

1.1.4 Le cas *Halophila stipulacea*

Halophila stipulacea (Forsskål 1775) Ascherson est une magnoliophyte marine de la famille des Hydrocharitaceae. Sa région géographique d'origine comprend la Mer Rouge, la Mer Arabique, le Golfe Persique, la côte Est africaine et la côte Ouest indienne. Son apparition en Méditerranée orientale serait due à l'ouverture du canal de Suez en 1869 (Lipkin 1975). Depuis, elle s'est propagée et a été observée à Malte en 1970, en Mer Ionienne en 1992 et au Nord de la Sicile en 1997. La première observation officielle dans l'Atlantique Ouest répertoriée dans la littérature date de 2002, en Mer des Antilles, près des côtes de l'île de Grenade (Willette et Ambrose 2009). L'espèce a été identifiée dès 2006 en Martinique lors des travaux de cartographie des biocénoses marines réalisés par l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM, Legrand 2009). A ce jour, cette espèce est largement dominante le long de la côte Caraïbe et s'étend du cap Saint Martin (au Nord) à la pointe Maurice (au Sud, annexe 1). Encore aucun signalement et aucune prospection officielle n'ont eu lieu le long de la côte Atlantique mais des observations personnelles ont déjà révélé sa présence à la baie du Trésor (presqu'île de la Caravelle). Les vecteurs de sa prolifération semblent être les bateaux de plaisance et les engins de pêche à un niveau local et les bateaux de commerce pour les plus grandes échelles (Williams 2007).

H. stipulacea présente diverses caractéristiques remarquables pouvant expliquer son caractère invasif : (1) un taux de renouvellement rapide des feuilles, compris entre 10 et 30 jours pour le genre *Halophila* (Rindi *et al.* 1999), (2) une vitesse de progression de 0,5 cm.d⁻¹ en moyenne mais pouvant dépasser 6 cm.d⁻¹ (Willette et Ambrose 2009), (3) une capacité à se développer sur une grande variété de substrats (Lipkin 1977 dans Ruiz et Ballantine 2004),

(4) une tolérance à une large variation de salinité (euryhaline, Lipkin 1975), (5) une répartition bathymétrique de la zone intertidale à plus de 70 m de profondeur (Lipkin 1979) et enfin (6) une adaptation à de fortes doses de radiation en seulement quelques jours (Schwarz et Hellblom 2002 ; Runcie *et al.* 2009 ; Sharon *et al.* 2009). En revanche, *H. stipulacea* ne possède pas un puissant arsenal de défenses chimiques comparativement à d'autres espèces de macrophytes invasives comme *Caulerpa taxifolia* ou *Asparagopsis armata* (Rhodobionte) (Boudouresque et Verlaque 2002). Elle est par ailleurs très consommée par certains herbivores dans sa région d'origine (Mariani et Alcoverro 1999).

Toutes ces caractéristiques classent *H. stipulacea* dans la catégorie des espèces "pionnières" (Mariani et Alcoverro 1989), c'est-à-dire qui colonisent en premier des substrats libres lorsque les conditions environnementales et climatiques permettent leur recouvrement. La région des Antilles subit régulièrement des cyclones, dont les houles remodelent les fonds meubles sur lesquels se développent les herbiers (Hily *et al.* 2010). Cette dynamique pourrait faciliter l'installation de *H. stipulacea* au détriment de certaines espèces d'herbiers indigènes et impacter les organismes dépendants de ces écosystèmes par un effet cascade (Willette et Ambrose 2009). Cependant, aucune étude à ce jour n'a été menée sur les impacts écologiques de l'expansion de *H. stipulacea* (Williams 2007 ; Willette et Ambrose 2009).

1.2 Les herbiers des Antilles

1.2.1 Composition et répartition en Martinique

Les herbiers en Martinique occupent 11 % (4 974 ha) de la surface littorale entre 0 m et 50 m, soit l'équivalent des communautés coralliennes (12,4 %). Ils sont essentiellement présents au dessus de 7 m (94 %), surtout dans des zones abritées comme les lagons (Legrand 2010).

Il existe 7 espèces de magnoliophytes, dont 3 principales pouvant former des herbiers mixtes : *Thalassia testudinum* ("herbe à tortue"), *Syringodium filiforme* ("herbe à lamantin"), *Halophila stipulacea* puis *Halodule wrightii*, *Halodule beaudettei*, *Halophila baillonis*, *Halophila dicopiens*. (Hily *et al.* 2010). *T. testudinum* est très présente du Centre-Est au Sud-Est de la côte Atlantique, au Sud de l'île, dans les vastes lagons abrités des récifs, et dans les anses du Sud la côte Caraïbe. *S. filiforme*, occupe la même zone de répartition que *T. testudinum* où il forme le plus souvent des herbiers mixtes. Il est également présent mais de manière plus éparse au Nord, le long de la côte Caraïbe. Enfin, *H. stipulacea* n'a été répertoriée que sur la côte Caraïbe où elle est présente du Nord au Sud (annexe1).

1.2.2 Fonctions écologiques des herbiers

La plupart des herbiers à magnoliophytes dans le monde sont des "ingénieurs d'écosystèmes autogéniques", c'est-à-dire qu'ils modifient la structure de l'habitat et la disponibilité de la ressource de part leur propre structure physique (Lawton 1994). Ils offrent à la fois **(1)** un support pour les épibiontes et les endobiontes, **(2)** une ressource nutritive pour la faune herbivore et détritivore, un milieu de **(3)** refuge contre la prédation, **(4)** recrutement, **(5)** nurserie, et **(6)** de chasse pour les communautés ichthyologiques et de macro-invertébrés (voir §. 1.2.4, Williams et Heck 2001). Ils participent activement aux cycles des nutriments, des minéraux, du carbone et de l'oxygène. La productivité primaire et secondaire y sont par conséquent très importantes (Orth *et al.* 2006).

Dans la région Caraïbe, les herbiers constituent l'un des principaux écosystèmes marins avec les récifs coralliens et les mangroves (Bouchon-Navaro *et al.* 1992). Leurs interconnexions ont notamment comme effet d'augmenter la densité (Dorenbosch *et al.* 2004, 2006a) et la résilience face aux forçages climatiques (Mumby et Hastings 2008) des peuplements ichthyologiques des récifs coralliens. Ceci est en grande partie dû à leur rôle de nurserie pour de nombreuses espèces récifales (e.g. Nagelkerken *et al.* 2000a,b,c,2001 ; Dorenbosch *et al.* 2004, 2006a,b ; Cocheret de la Morinière *et al.* 2007).

Enfin, les herbiers limitent l'érosion naturelle du rivage en stabilisant le sédiment (Orth *et al.* 2006) et en absorbant l'énergie des vagues (Fonseca et Cahalan 1994).

1.2.3 Biodiversité des communautés des herbiers

1.2.3.1 Biodiversité ichthyologique

La majorité des études réalisées dans la Caraïbe ont été menées sur les herbiers à *Thalassia testudinum*. Bien que le nombre d'espèces rencontrées dépende de la zone géographique, du protocole d'échantillonnage et de l'influence des écosystèmes avoisinants (annexe 2), une centaine d'espèces et plus d'une trentaine de familles seraient potentiellement présentes dans les herbiers (Weinstein *et Heck* 1979, Aliaume 1990, Baelde 1990, Bouchon-Navaro *et al.* 1992, Kopp *et al.* 2007). Il est possible de catégoriser ces espèces en fonction de plusieurs critères écologiques.

Cinq groupes trophiques sont définis dans ce rapport : **(1)** les herbivores (e.g. Scaridae, Acanthuridae), **(2)** les omnivores, consommant des macrophytes et des invertébrés (e.g. Pomacentridae, Balistidae), **(3)** les planctonophages (e.g. Clupeidae, Engraulidae), **(4)** les carnivores, consommant des invertébrés et des vertébrés (e.g. Serranidae, Labridae,

Haemulidae, *Ludjanidae*) et (5) les piscivores stricts (e.g. *Aulostomidae*, *Sphyraenidae*) (Bouchon-Navaro *et al.* 1992 ; Rousseau 2010).

Une distinction des espèces peut également être faite en fonction du type de fréquentation des herbiers : (1) celles utilisant l'herbier comme nurserie et migrant à l'état adulte ou post-adulte vers les récifs coralliens (e.g. *Acanthurus chirurgus*, *Haemulon flavolineatum*, *H. plumieri*, *Ocyurus chrysurus*, *Scarus iseri*, *S. coeruleus*) - cette catégorie regroupe le plus grand nombre d'individus -, (2) les espèces vivant principalement dans les herbiers, quel que soit leur stade de croissance (e.g. *Diodontidae sp.*, *Eucinostomus sp.*, *Sparisoma radians*) et (3) celles qui passent l'essentiel de leur vie dans les récifs et vont se nourrir dans les herbiers (e.g. *Acanthurus bahianus*, *A. coeruleus*, *Aulostomus maculatus*, *Caranx ruber*, *Haemulon chrysargyreum*, *Labridae sp.*, *Serranidae sp.*, *Tetraodontidae sp.*) (Nagelkerken *et al.* 2000c, Cocheret de la Morinière *et al.* 2002).

Une troisième distinction peut être faite entre les espèces diurnes quittant l'herbier pour se réfugier dans les récifs la nuit (e.g. de familles : *Acanthuridae*, *Chaetodontidae*, *Labridae*, *Pomacentridae*, *Scaridae* et *Sparidae*) et les espèces nocturnes venant y chasser (e.g. de familles : *Apongonidae*, *Haemulidae*, *Holocentridae*, *Lutjanidae*, *Pomadasyidae*, *Muraenidae*, *Sciaenidae*) (Weinstein et Heck 1979, Robblee et Zieman 1984 ; Nagelkerken *et al.* 2000b, Kopp *et al.* 2007).

Enfin, il semblerait ne pas y avoir de variation significative des peuplements (richesse spécifique et densité) en fonction de la saison (Weinstein et Heck 1979 ; Sedberry et Carter 1993 ; Nagelkerken *et al.* 2000c ; Rousseau 2010).

1.2.3.2 Biodiversité des macro-invertébrés benthiques

Les macro-invertébrés sont un ensemble paraphylétique regroupant les Métazoaires moins le phylum des Craniates et dont les individus ont une taille supérieure ou égale au centimètre. La biodiversité des macro-invertébrés benthiques vivant sur le sédiment a été beaucoup moins étudiée que celle des peuplements ichtyologiques. De nombreux groupes d'invertébrés sessiles sont présents dans les herbiers dont les plus facilement observables sont : (1) les Bryozoa, (2) les Ascidiacea, (3) les Demospongiae, dont certaines espèces sont spécifiques aux herbiers mais dont l'écologie est encore très peu connue en raison des difficultés d'identification (e.g. *Tedania ignis*), et (4) les Cnidaria, comprenant 18 espèces de Scleractinia (e.g. *Manicina areolata*), 6 espèces d'Actinaria (e.g. *Condylactis gigantea*, *Bartholomea annulata*) et une dizaine d'espèces de Gorganacea. Les macro-invertébrés mobiles sont essentiellement représentés par les Echinodermata avec 9 espèces d'Echinoidea

(e.g. *Tripneustes ventricosus*, *Lytechinus variegatus*), 6 d'Holothuroidea (e.g. *Astichopus multifidus*, *Actinopygia agassizii*), 3 d'Asteroidea (e.g. *Oreaster reticulatus*) et des Ophiuroidea (e.g. *Ophioderma brevispinum*). Les Mollusca et les Crustacea ont probablement une richesse spécifique élevée mais ils n'ont pas fait l'objet de recensements exhaustifs et leur biodiversité est mal connue dans les Antilles françaises (Hily *et al.* 2010). Cependant, une étude menée sur la côte Atlantique du Guatemala, dans un herbier à *T. testudinum*, a dénombré 14 espèces de Crustacea principalement représentées par *Pagurus critinicornis*, *Periclimenes longicaudatus*, *Palaemonetes vulgaris*, et 4 espèces de Gastropodea dominées par *Nassarius polygonatus* et *Neritina virginica*. Les densités respectives des individus de ces deux taxons étaient en moyenne de 5 et 6 individus par m² (Arrivillaga et Baltz 1999).

1.2.4 Les facteurs de pression en Martinique

La Martinique subit de multiples pressions dont la combinaison a des effets significatifs sur l'état de santé des écosystèmes marins du littoral. Plus de 50 % des herbiers sont qualifiés de "dégradés" et seulement 1% de "très bon état" (Legrand 2010). Les principaux facteurs de pression sont les suivants : **(1)** le climat particulier des Antilles qui se voit annuellement animé de cyclones, de tempêtes et de fortes précipitations affectant les herbiers par des phénomènes de sur-sédimentation, d'affouillement, d'arrachage et de fortes variations de la salinité (Cruz-Palacios et Van Tussenbroek 2005), **(2)** une démographie importante (399 600 habitants en 2010 (INSEE 2011), soit environ 354 hab.km⁻², dont les impacts sont amplifiés par des réseaux d'assainissement collectifs et individuels insuffisants et/ou non-conformes (Legrand 2010) et des centres de stockage des macro-déchets en cours de réhabilitation laissant échapper des lixiviats (Hily *et al.* 2010), **(3)** la pêche qui bien que principalement artisanale, maintient les stocks côtiers en situation de forte exploitation en raison d'une demande supérieure aux quantités débarquées (Ramdine, 2004), **(4)** les activités récréatives intensément pratiquées en Martinique telles que le nautisme ou la plongée sous-marine (Legrand 2010), **(5)** les monocultures de la banane et de la canne à sucre qui sont à l'origine d'importants apports d'engrais, de pesticides et de sédiments (Saffache, 2000, Brugneaux *et al.* 2004), **(5)** les 7 distilleries de l'île dont les rejets sont riches en matière organique, **(6)** les installations d'extraction et les industries minières aux rejets chargés de matière en suspension (Legrand, 2010).

S'il paraît évident que les herbiers sont affaiblis par la combinaison de ces perturbations (événements climatiques) et de ces stress (facteurs anthropiques), conclure sur leur implication dans la prolifération de *H. stipulacea* reste un exercice difficile. En effet, d'autres

facteurs comme la disponibilité de la ressource et la biodiversité sont à prendre en considération (Alpert *et al.* 2000, Davis 2003, Boudouresque 2008).

1.3 Contexte et Objectifs de l'étude

Ce stage se déroule au sein de l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM), une association loi 1901 qui joue trois rôles fondamentaux et complémentaires pour la protection de l'environnement : **(1)** élaborer et conduire en partie le programme IFRECOR (Initiative Française pour les REcifs CORalliens), qui est une action nationale dont l'objectif est de réaliser l'intégration des recommandations de l'ICRI (Initiative mondiale pour les récifs coralliens et les écosystèmes associés) à l'échelle des Dom-Tom (départements et territoires d'outre mer) et ; **(2)** sensibiliser le public par des interventions dans des écoles et lors d'évènements publiques ; **(3)** encadrer des travaux de recherche de thèse ou de masters.

Ce projet est cofinancé par le Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire (MEEDDAT), les Fonds Européens de Développement Régional (FEDER) et le Conseil Régional de la Martinique dans le cadre du plan d'actions IFRECOR Martinique 2011.

Le but de cette étude est d'évaluer l'impact écologique potentiel de l'invasion de *Halophila stipulacea* par une approche comparative de la biodiversité des communautés ichtyologiques et des macro-invertébrés hébergées dans les herbiers. Afin de mener à bien cette étude, un protocole complet d'échantillonnage a été mis au point et comprend des suivis visuels en scaphandre autonome et des pêches expérimentales au casier.

2 Matériel et Méthode

2.1 Les sites d'étude

Les conditions hydrologiques et climatiques en Martinique sont très différentes entre la côte Atlantique et la côte Caraïbe. Afin de trouver des conditions comparables entre les sites d'études et favorables à la pratique de la plongée sous-marine, tous les sites ont été choisis le long de la côte Caraïbe.

La prospection des ces sites a été effectuée de Anse Chaudière à Fond Boucher (Fig.1) à l'aide d'une embarcation légère, soit tracté par une corde en PMT (palmes, masque, tuba), soit à l'aide d'un seau à fond de verre.

Trois sites ont été retenus pour *H. stipulacea* et deux hébergeant une communauté mixte dominée par *T. testudinum*. Afin de limiter au maximum l'effet site, les stations ont toutes été

choisies entre 5 m et 10 m de profondeur, à une distance de la côte comprise entre 30 m et 50 m excepté pour le site de l'Anse Chaudière, plus éloigné. (Tab.1, Fig.1). Dans les 5 sites, les herbiers jouxtent une zone infralittorale supérieure pentue et constituée d'un substrat rocheux colonisé par des communautés coralliennes. Aucun récif barrière n'est présent à l'entrée des baies.

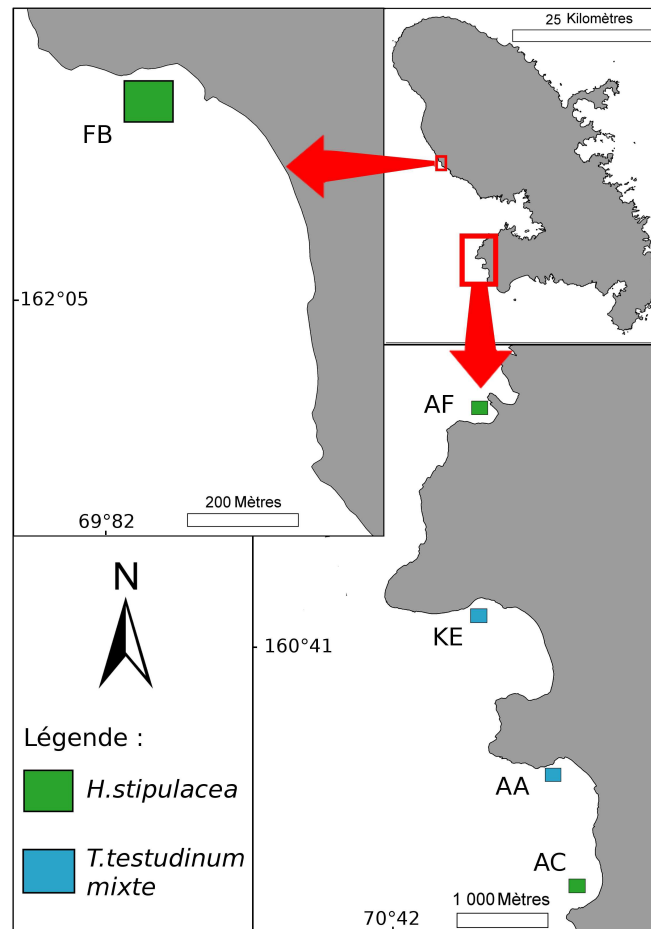


Figure 1 : Localisation des 5 sites d'étude le long de la côte Caraïbe de la Martinique (système de coordonnées : Fordesaix, **FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière).

Tableau 1 : Caractéristiques des sites échantillonnés. Le vert correspond aux sites à *H. stipulacea* et le bleu aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea*. (**FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière ; Dist. : distance ; échant. : échantillonnage).

Site	FB	AD	KE	AA	AC
Coord. GPS	162°09'02"N	160°66'70"N	160°43'94"N	160°27'56"N	160°13'83"N
(Fort Desaix)	69°82'80"E	70°54'50"E	70°50'67"E	70°61'77"E	70°63'48"E
Espèce	<i>H. stipulacea</i>	<i>H. stipulacea</i>	<i>T. testudinum</i> (majoritaire)	<i>T. testudinum</i> (majoritaire)	<i>H. stipulacea</i>
Profondeur	5 à 10 m	5 à 10 m	5 m	7 à 8 m	8 m
Dist. côte	40 m	30 m	30 m	30 m	140 m
Date échant.	16/05	23/05	01/07	24/05	20/05
visuels	10/06	13/06	07/07	14/06	26/05

2.2 Les techniques d'échantillonnage

Le comptage visuel des peuplements ichthyologiques, des macro-invertébrés et le prélèvement de parcelles d'herbiers ont lieu au cours d'une même plongée sous-marine en scaphandre autonome. Sur chacun des sites, 2 plongées en binôme ont été effectuées, chacune espacée d'au moins 6 jours afin de réduire l'effet des variations journalières des peuplements. L'ensemble des comptages a été réalisé durant une période de moins de 2 mois afin de limiter l'effet des variations saisonnières.

2.2.1 Protocole de suivi des peuplements des herbiers

Une fois sur site, (1) les plongeurs déroulent deux transects parallèles de 50 m à au moins 5 m d'écart. Au cours de la mise en place des transects, ils recensent les espèces de **téléostéens "mobiles"** - espèces venant se nourrir dans les herbiers mais n'y trouvant pas refuge – sur une largeur de 4 m. Puis lors du premier retour (2), les observateurs recensent les macro-invertébrés vivant au dessus du substrat sur une largeur de 2 m le long du transect. Au deuxième aller (3), les plongeurs recensent les peuplements de **téléostéens "cryptiques"** - espèces vivant ou se réfugiant dans l'herbier - en effectuant chacun 8 "points comptages", alternativement de chaque côté du transect et espacés de 5 m (Fig.2).

Un "**point comptage**" consiste à rester allongé et immobile dans l'herbier, attendre 30 s la sortie des espèces cryptiques et les compter pendant 3 minutes dans une surface définie par un demi cercle ($R = 3$ m). Les individus sont catégorisés en 3 classes de tailles : 0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm. Afin d'homogénéiser les observations entre les deux plongeurs, 2 plongées d'essai ont été effectuées pour calibrer à la fois l'appréciation des distances et la taille des individus. Le nombre de "points comptage" a été décidé en fonction du temps de la plongée et d'une courbe d'accumulation de la richesse spécifique obtenue à la suite de comptages effectués au préalable pour la mise en place du protocole. Les données des 8 "points comptage" d'un transect sont additionnées afin d'obtenir une plus grande surface d'échantillonnage.

Le suivi visuel a été choisi pour plusieurs raisons : il est plus simple à mettre en œuvre, plus rapide, non destructif, peu coûteux, et présente des résultats comparables à de nombreuses études. Selon Horinouchi *et al.* (2005), les suivis visuels par transect sont mieux adaptés que la senne pour étudier les communautés ichthyologiques des herbiers.

Le tableau 2 récapitule l'ensemble des surfaces échantillonnées lors du suivi visuel et l'annexe 3 représente le schéma complet du protocole plongée.

2.2.2 Caractérisation de l'herbier

L'habitat est caractérisé en mesurant la longueur et la densité moyennes des feuilles sur chaque site. A la fin des comptages visuels (voir §2.2.1), sur l'une des 2 plongées par site, 4 quadrats de 25x25 cm² d'herbiers sont prélevés le long de chaque transect (soit 8 quadrats par site), tous les 10 m. Le nombre de feuilles par quadrat est compté et 20 d'entre elles sont choisies aléatoirement afin de mesurer leur longueur. Le but étant d'évaluer la hauteur de la canopée, seule la partie hors du sédiment est mesurée. Les racines de *H. stipulacea* n'étant pas enfouies, la longueur des feuilles est mesurée à la base du stolon. Pour *T. testudinum* et *S. filiforme*, seule la partie verte est prise en compte, l'autre partie (blanche) est supposée enfouie dans le sédiment (Fig.2). La zone de transition entre la teinte blanche et la verte n'étant pas précise, les mesures sont arrondies au centimètre près pour ces 2 espèces.

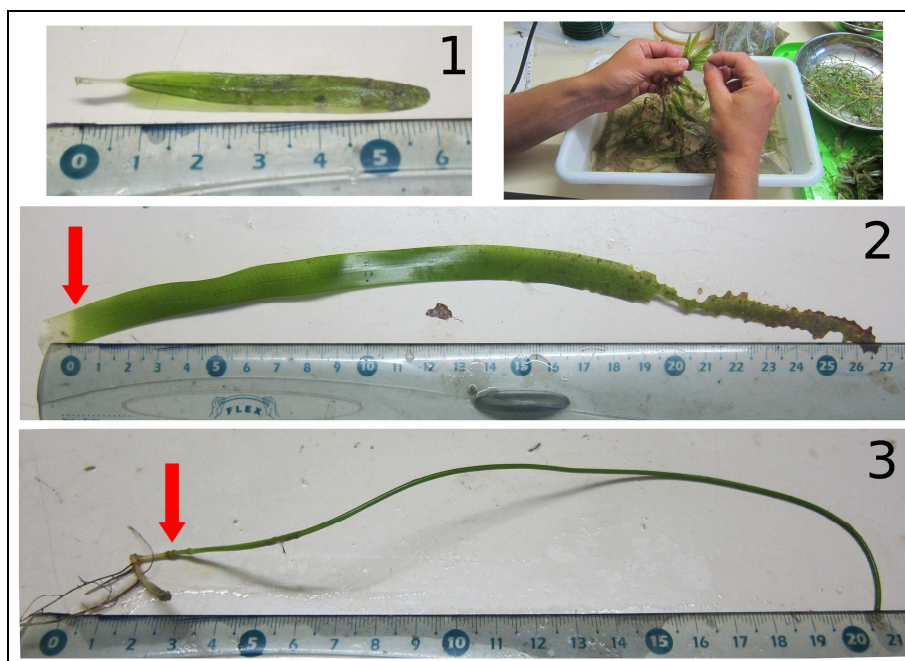


Figure 2 : Photographies prises lors de la mesure de la longueur des feuilles de (1) *H. stipulacea*, (2) *T. testudinum*, (3) *S. filiforme*

Tableau 2 : Récapitulatif des surfaces échantillonnées par site pour les différents suivis. (1) : téléostéens "mobiles" ; (2) : macro-invertébrés ; (3) : téléostéens "cryptiques" ; (4) : prélèvements herbiers.

numéro suivi	Surface de l'unité d'échantillonnage (m ²)	Nombre de répliqués par site	Surface totale échantillonnée par site (m ²)
(1)	200	4	800
(2)	100	4	400
(3)	113,04	4	452,16
(4)	0,0625	8	0,5

2.2.3 Pêches expérimentales

Six pêches expérimentales ont été réalisées sur les sites d'Anse d'Arlet (*T. testudinum mixte*) et d'Anse Chaudière (*H. stipulacea*) afin de compléter les données des comptages

visuels par la capture d'espèces nocturnes et diurnes et par l'acquisition de données de biomasses.

Une pêche comprend la pose de trois casiers distants d'une dizaine de mètres et un temps de calée de 24 h. Les casiers sont posés en début de semaine entre 10:00 et 11:00 et relevés le lendemain à la même heure. L'opération est répétée 3 jours consécutifs simultanément sur les deux sites pendant 2 semaines (du 18 au 21 et 25 au 28 juillet).

A chaque levé de casier, les individus pêchés sont conservés vivants dans des seaux pour être mesurés et pesés sur le ponton de Anse d'Arlet. La balance utilisée est une balance de cuisine précise au gramme près. Les individus sont ensuite relâchés sur le lieu de prélèvement.

Les casiers sont réalisés en soudant du fer à béton de 6 mm de diamètre et en utilisant du grillage plastique de maille 5 mm afin de capturer toutes les tailles possibles de téléostéens (Fig.3). La forme de l'entrée et la confection des appâts sont réalisées suite aux conseils de pêcheurs locaux et à des pêches expérimentales préalables. Les appâts sont confectionnés en mélangeant de la mixture de moules (*Mytilus edulis*) à du sable. Le tout est congelé dans des bouteilles de 250 ml percées afin de diffuser durant 24 h. Avant une pêche, une bouteille d'appât est suspendue et des mangues et noix de coco sont placées dans chaque casier afin d'attirer un maximum d'espèces.

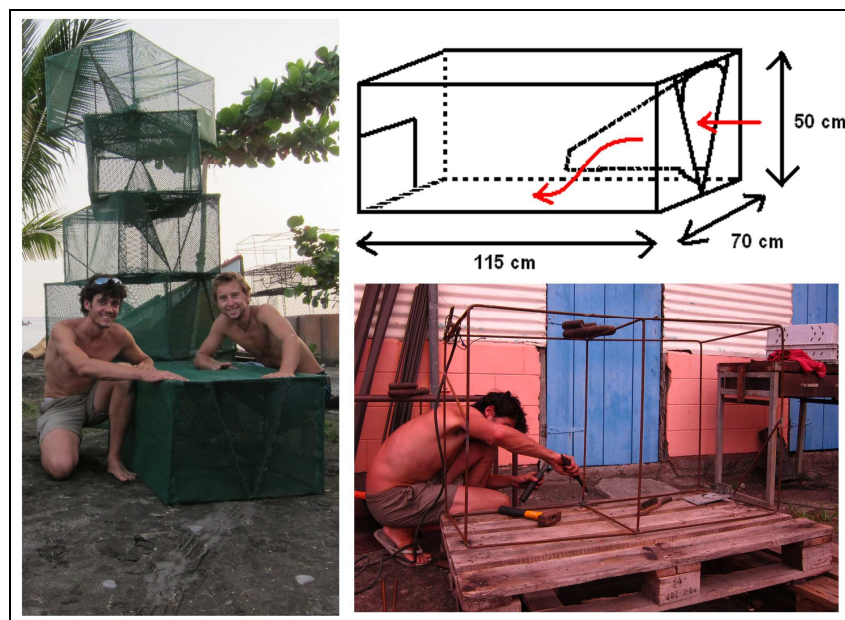


Figure 3 : Photographies et schéma des casiers de pêche expérimentaux

Note : initialement, 2 pêches devaient être effectuées sur chacun des 5 sites mais en raison du faible nombre de captures par cassiers, le choix a été fait de multiplier par 3 le nombre de

pêches par site. Au final, seuls 2 sites sont échantillonnés (Anse d'Arlet et Anse Chaudière) afin de rester dans les délais du stage.

2.3 Analyse des données

2.3.1 Indices de biodiversité

Le choix des indices de biodiversité a été effectué grâce à une analyse en composante principale (ACP) réalisée à partir d'une matrice reliant chaque transect ("point") aux différents indices de biodiversité ("variables"). Pour un transect donné, les valeurs des indices, calculées à partir du nombre d'individus par espèce, correspondent ainsi à ses coordonnées (Fig.1 de l'annexe 4). Les indices sélectionnés sont les suivants:

Indices d'équitabilité : Heip (" E_{Heip} ") et Pielou (" J ").

Indices Hétérogènes : Shannon (" H' ") et Simpson (" D ")

Indices taxonomiques : Taxonomic distinctness (Δ^*) et Variation in taxonomic distinctness (Δ^+).

Ces indices sont présentés en détails dans le tableau 1 de l'annexe 4.

Afin de comparer les résultats à ceux de la littérature, les indices de Shannon et de Pielou ont été gardés bien que l'information qu'ils apportent soit redondante avec ceux de Simpson et de Heip respectivement. Les indices de biodiversité et les indices taxonomiques ont été calculés avec le logiciel "R-Project", à partir des paquets "Vegan" et "ade4".

2.3.2 Stades de développement et régimes alimentaires

Deux stades de développement physiologique sont alloués aux téléostéens cryptiques recensés : le stade juvénile et le stade adulte. Les données de classes de taille (0-5 cm ; 5-10 cm ; 10-15 cm) sont associées aux tailles de maturité disponibles dans la littérature de FishBase (Froese et Pauly 2011). La détermination des stades de maturité est simple si la taille de maturité correspond à la jonction entre 2 classes de taille. En revanche, si cette taille est comprise dans une des classes, alors 3 cas sont possibles :

- la taille de maturité est comprise dans la première moitié de l'une des 3 classes : tous les individus dans cette classe sont adultes.
- La taille de maturité est comprise dans la deuxième moitié de l'une des 3 classes : tous les individus dans cette classe sont des juvéniles.
- La taille de maturité est au milieu de l'une des trois classes : 50% des individus sont des juvéniles et 50 % sont des adultes.

Les régimes alimentaires ont été déterminés en fonction de la littérature de FishBase.

2.3.3 Tests de comparaison des échantillons

Les tests de normalité ne sont pas concluants étant donné la grande variabilité des données et le nombre restreint de réplicats. Les tests non paramétriques sont par conséquent utilisés pour comparer les résultats. Le test U de Mann-Whitney (Mann et Whitney 1947) est utilisé pour comparer deux échantillons et le test Kruskal-Wallis (Kruskal et Wallis 1952) pour des comparaisons multiples. L'ensemble des tests statistiques est effectué avec le logiciel "XLSTAT" sur "Excel 2003".

2.3.4 Analyses multi-variées

L'ensemble des analyses multi-variées est réalisé avec le logiciel "R-Project".

Le tableau de données brutes : le tableau exploité est une matrice où les transects sont les "points" et les espèces sont les "variables". Chaque ligne correspond au nombre d'individus par espèce d'un transect et chaque colonne correspond au nombre d'individus d'une espèce par transect. A chaque transect peuvent être ajoutés par l'ajout d'une colonne correspondante : le site, le nom de l'observateur et les classes de tailles.

Analyse en Composante Principale (ACP) : l'ACP est effectuée à partir de la matrice précédente avec la fonction "dudi.pca" du paquet "ade4". Une analyse de corrélation (10 000 permutations) entre les variables et les coordonnées des points (transects) dans l'espace réduit de l'ACP est effectuée grâce à la fonction "envfit" du paquet "vegan". Cette analyse de corrélation permet de mettre en évidence les espèces ayant une influence significative sur la projection des points ("transects") dans l'espace réduit de l'ACP.

Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) : la CAH des transects est effectuée à partir d'une transformation logarithmique du tableau de données utilisé par l'ACP dans le but de réduire l'hétérogénéité des variances (Berg *et al.* 2006). Puis une matrice de distance entre les transects est calculée avec l'indice de Bray-Curtis (D) grâce à la fonction "vegdist" du paquet "vegan".

Indice de Bray-Curtis :

$$D_{a,b} = \frac{\sum_{j=1}^P |X_{aj} - X_{bj}|}{\sum_{j=1}^P X_{aj} + \sum_{j=1}^P X_{bj}}$$

X_{aj} : nombre d'individus de la "j^{ème}" espèce à la station "a"
 X_{bj} : nombre d'individus de la "j^{ème}" espèce à la station "b"
 P : nombre d'espèces total

L'indice de Bray-Curtis est choisi car il est le plus à même à refléter les similarités de deux peuplements (Bloom 1981).

La CAH est ensuite effectuée grâce à la fonction "hclsut" et avec le critère d'agrégation de Ward (Ward 1963). Enfin, une analyse de corrélation entre les variables et l'ordination des points ("transects") est effectuée (1000 permutations) à partir de la matrice de distance grâce à la fonction "envfit" du paquet "Vegan". Cette analyse de corrélation permet de mettre en évidence les espèces influençant significativement l'ordination des points ("transects") obtenues grâce à l'indice de Bray-Curtis.

3 Résultats

3.1 Caractéristiques des herbiers

Les différences de densité des feuilles des herbiers à *H. stipulacea* (comprise entre 15 000 et 20 000 feuilles par m²) ne sont pas significatives entre Fond Boucher (FB), Anse Dufour (AD) et Anse Chaudière (AC). La longueur moyenne des feuilles à AD (5,6±1,0 cm) est significativement supérieure d'environ 0,5 cm à la longueur moyenne des feuilles des 2 autres sites (même p = 0,0001, Tab.3).

Pour les sites mixtes *T. testudinum*-*H. stipulacea* (Kay Elodie, KE, et Anse d'Arlet, AA) aucune différence significative n'est mise en évidence pour la densité des feuilles (f.m⁻²) des 2 espèces de magnoliophytes (respectivement *T. testudinum* et *H. stipulacea* : de 740 à 850 f.m⁻² et de 5 700 à 9 700 f.m⁻²). Les longueurs moyennes des feuilles de chaque espèce sont significativement supérieures sur le site KE : 1 cm et 0,3 cm respectivement pour *T. testudinum* (p = 0,022) et *H. stipulacea* (p = 0,024). Ce site diffère également par la présence de *S. filiforme*, en proportion très inférieure aux deux autres espèces (75±72 f.m⁻²).

Tableau 3 : Longueurs moyennes et densités des feuilles de *H. stipulacea*, *T. testudinum*, *S. filiforme* par site. Le vert correspond aux sites à *H. stipulacea* et le bleu aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (**FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière).

	Espèce	FB	AD	KE	AA	AC
Longueur des feuilles (cm)	<i>H. stipulacea</i>	5,1±0,9	5,6±1,0	5,4±0,8	5,1±1,0	4,9±1,0
	<i>T. testudinum</i>	-	-	18±5	17±6	-
	<i>S. filiforme</i>	-	-	18±3	-	-
Densité (m ⁻²)	<i>H. stipulacea</i>	15 284±4 402	18 628±4 963	5 774±4 163	9 710±2 422	19 976±3 084
	<i>T. testudinum</i>	-	-	848±287	746±194	-
	<i>S. filiforme</i>	-	-	75±72	-	-

3.2 Communautés ichthyologiques

3.2.1 Validation du protocole

3.2.1.1 Différences entre plongeurs

Le nombre moyen d'espèces par transect lors des comptages est respectivement de $16,1 \pm 2,7$ pour le plongeur B et $16,5 \pm 3,2$ pour R. Le nombre moyen d'individus comptabilisés est respectivement de $310,8 \pm 125,3$ et $350,3 \pm 153,0$ mais cette différence n'est pas significative. Par conséquent, le biais induit par l'intervention des 2 observateurs peut être négligé pour les calculs faisant intervenir le nombre d'espèces et la densité des individus.

La dispersion des données de ces deux grandeurs entre les plongeurs est présentée par les boîtes à moustaches de la Figure 1 de l'annexe 5.

Le nombre d'individus moyen par classe de taille pour chaque plongeur est respectivement de : $238,3 \pm 120,2$ et $208,7 \pm 102,3$ pour la classe 0 - 5 cm, de $66,5 \pm 22,6$ et $122,8 \pm 79,0$ pour la classe 5 - 10 cm, de $6,0 \pm 5,3$ et $18,8 \pm 15,5$ pour la classe 10 - 15 cm (Fig.4). La différence entre les deux observateurs n'est significative que pour la dernière classe de taille ($p = 0,031$). Aussi, cette différence est à prendre en considération pour l'évaluation des stades de maturité.

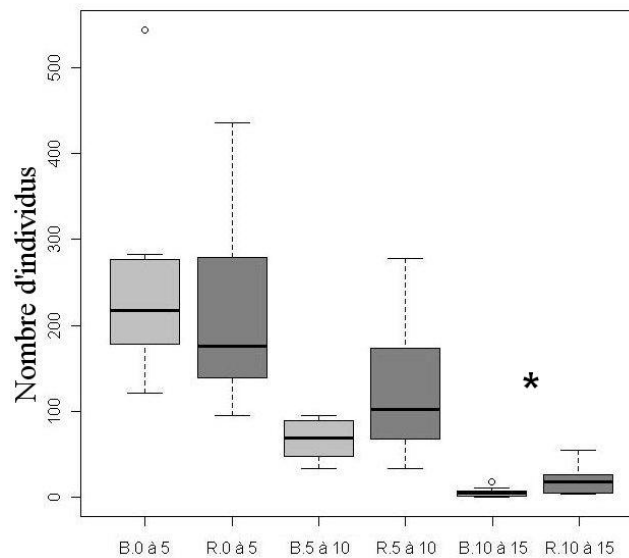


Figure 4 : Boîtes à moustaches du nombre d'individus observés par classes de tailles (0 à 5 cm ; 5 à 10 cm ; 10 à 15 cm) entre les deux plongeurs B (en gris clair) et R (en gris foncé) sur l'ensemble des "points comptages" effectués. Un test de Mann-Whitney montre une différence significative pour la classe de taille 10 à 15 cm ($p = 0,031$).

3.2.1.2 Evaluation de l'effort d'échantillonnage

L'effort d'échantillonnage semble suffisant pour les sites de AA, FB et AC. Cependant, pour AD et KE, les courbes d'accumulation atteignent un plateau tardivement (au bout du

29^{ème} et 27^{ème} point comptage respectivement sur les 32 effectués) ce qui ne permet pas de conclure avec certitude sur l'exhaustivité de l'échantillonnage (Fig.5).

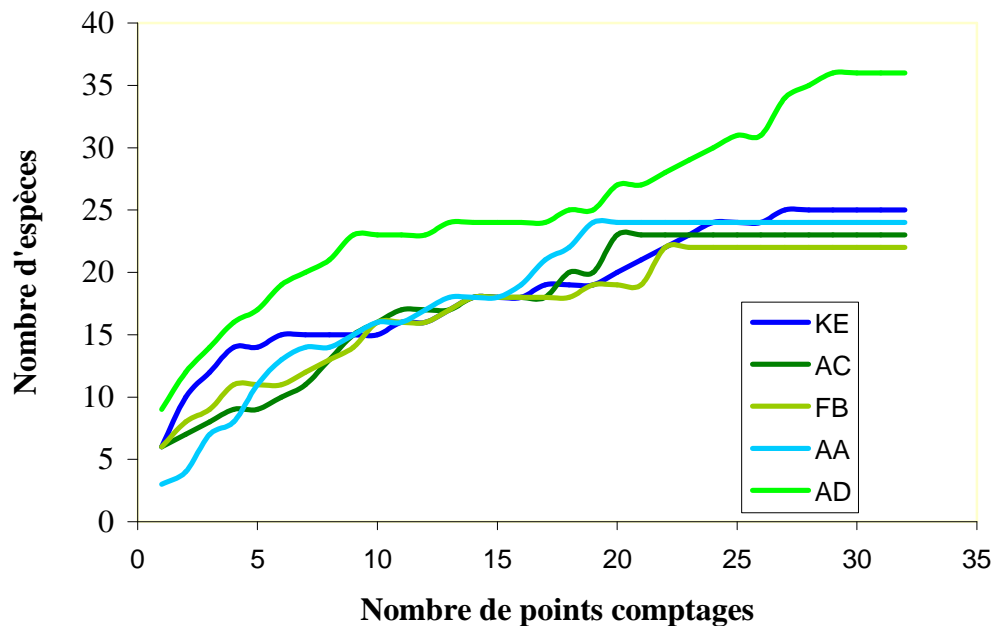


Figure 5 : Courbes d'accumulation du nombre d'espèces observées au cours des 32 "points comptage" effectués par site. Les courbes vertes correspondent aux sites à *H. stipulacea* et les bleues aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

3.2.2 Evaluation de la biodiversité

3.2.2.1 Les indices de biodiversité

Nombre d'espèces et densité : le nombre total d'espèces identifiées lors des 20 comptages est de 46, parmi lesquelles 12 sont communes à tous les sites. Ces dernières ont des effectifs qui composent en moyenne plus de 85 % de la population totale à l'exception de AD ($65,7 \pm 11,9$ %). De plus, parmi les 16 espèces recensées sur un site uniquement (1 à FB, 7 à AD, 1 à KE, 3 à AA et 4 à AC), 10 sont représentées par un unique individu observé durant l'un des 4 transects (annexe 6).

Le nombre moyen d'espèces observées est significativement plus élevé à AD avec en moyenne $20,8 \pm 2,6$ (Fig.6, Tab.4) et 7 espèces y sont exclusivement observées (annexe 6). La richesse spécifique des autres sites est comprise entre $14,5 \pm 1,3$ pour FB et $16,3 \pm 1,0$ pour KE mais ces différences ne sont pas significatives, à l'exception de celle entre AA et KE ($p = 0,036$).

La densité des individus ($\text{ind.}100\text{m}^{-2}$) est également maximale à AD ($426,0 \pm 131,5 \text{ ind.}100\text{m}^{-2}$) mais significativement différente uniquement avec AA ($193,9 \pm 42,7$

ind.100m⁻², densité moyenne minimale, p = 0,021) et KE (267,5±40,9 ind.100m⁻², p = 0,021). Par ailleurs, ces 2 sites ont des densités significativement différentes (p= 0,043).

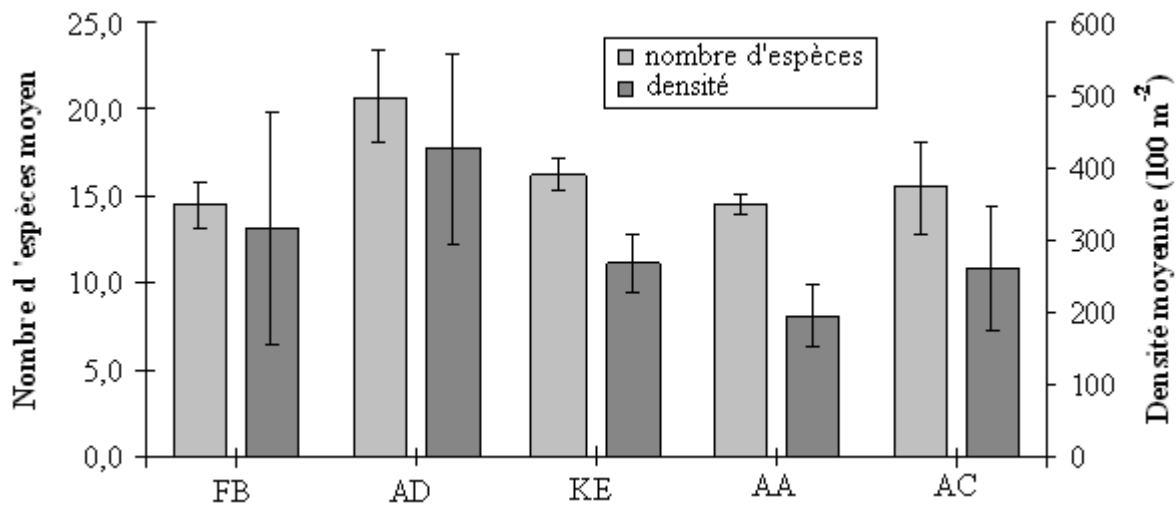


Figure 6 : Moyennes et écart-types du nombre d'espèces par site (gris clair, axe de gauche) et de la densité d'individus par 100 m² et par site (gris foncé, axe de droite) des peuplements ichthyologiques "cryptiques". (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

Tableau 4 : Comparaison des sites deux à deux pour le nombre d'espèces moyen (1) et la densité moyenne (2) des peuplements ichthyologiques "cryptiques". Le vert correspond aux sites à *H. stipulacea* et le bleu aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (Mann-Whitney – $\alpha = 0,05$; NS : différence non significative ; X : différence significative ; FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

Nombre d'espèces moyen					Densité moyenne				
1	FB	AD	KE	AA	2	FB	AD	KE	AA
AD	X				AD	NS			
KE	NS	X			KE	NS	X		
AA	NS	X	X		AA	NS	X	X	
AC	NS	X	NS	NS	AC	NS	NS	NS	NS

Indices d'équitabilité : aucune différence significative inter-site n'a été mise en évidence pour les 2 indices d'équitabilité des peuplements ichthyologiques. L'indice Heip (E_{Heip}) est compris entre 0,33±0,17 (AA) et 0,48±0,03 (FB) et l'indice de Pielou (J) est compris entre 0,61±0,15 (AA) et 0,77±0,05 (AD) (Tab.5).

Indices hétérogènes : le peuplement décrit à AD a une valeur moyenne de H' (indice de Shannon) significativement supérieure aux autres sites (2,32±0,18, p = 0,021 pour FB, KE, AC et 0,029 pour AA). Aucune différence n'est mise en évidence entre ces sites (Tab.5). Seuls les sites AD et KE ont des valeurs moyennes de tD (indice de Simpson) significativement différentes (0,87±0,04 et 0,79±0,04 respectivement, p =0,021). Ces valeurs sont comprises entre 0,68±0,13 (AA) et 0,83±0,02 (FB).

Indices de diversité taxonomique : aucune différence significative inter-site n'a été trouvée pour la diversité taxonomique (Δ^*) et le degré d'équi-répartition des différents rangs

taxonomiques ($\lambda+$) (Tab.5). Δ^* est compris entre $66,1\pm 0,9$ (AA) et $72,1\pm 1,3$ (FB) et $\lambda+$ est compris entre $209,1\pm 49,5$ (FB) et $321,2\pm 62,9$ (KE).

Tableau 5 : Moyennes et écart-types des différents indices de biodiversité des peuplements ichthyologiques des herbiers pour les 5 sites échantillonnés. Le vert correspond aux sites à *H. stipulacea* et le bleu aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

Composante	Indice	FB	AD	KE	AA	AC
Équitabilité	E.Heip	0,48±0,03	0,47±0,08	0,40±0,04	0,33±0,17	0,46±0,07
	J	0,75±0,02	0,77±0,05	0,70±0,04	0,61±0,15	0,74±0,03
Hétérogénéité	H'	2,01±0,08	2,32±0,18	1,94±0,14	1,64±0,41	2,03±0,10
	tD	0,83±0,02	0,87±0,04	0,79±0,04	0,68±0,13	0,83±0,02
Taxonomique	Δ^*	72,1±1,3	71,6±2,3	67,4±2,2	66,1±0,9	68,6±0,8
	$\lambda+$	257,8±21,8	209,1±49,5	321,2±62,9	298,7±45,3	300,0±85,7

3.2.2.2 Les Familles dominantes :

Dix-neuf familles ichthyologiques ont été référencées dans les herbiers (Fig.7). La famille dont la proportion d'individus est la plus élevée (tous sites confondus) est celle des Scaridae, avec des valeurs d'abondance comprises entre $22,5\pm 4,9$ % pour AD et $72,7\pm 19,7$ % pour AA. Cependant les différences inter-sites des effectifs moyens compris entre $108,3\pm 23,6$ (AD) et $160\pm 48,7$ (KE) individus par transect ne sont pas significatives.

Les Labridae sont également abondamment présents dans tous les sites (entre $13,9\pm 6,4$ % à AA et $31,5\pm 12,0$ % à AC). Seule AA ($30,5\pm 14,1$ individus par transect) a des effectifs significativement différents de AD ($70,0\pm 13,5$ individus par transect ; $p=0,020$), de KE ($93,0\pm 6,3$ individus par transect ; $p=0,020$) et AC ($92,3\pm 35,5$ individus par transect ; $p=0,043$).

La famille des Pomacanthidae est surtout présente à FB et AD avec comme proportions respectives $21,2\pm 16,8$ % et $19,0\pm 16,8$ % du peuplement (pas de différence significative des effectifs entre ces deux sites).

Les Acanthuridae représentent moins de 2 % en moyenne de la population totale à AA et AC et entre 5 et 10 % dans les autres sites.

AD est le seul site qui héberge une proportion significativement importante d'Heamulidae ($25,6\pm 21,9$ %) en majorité représentés par *Heamulon chrysargyreum* et *H. flavolineatum* (annexe 6).

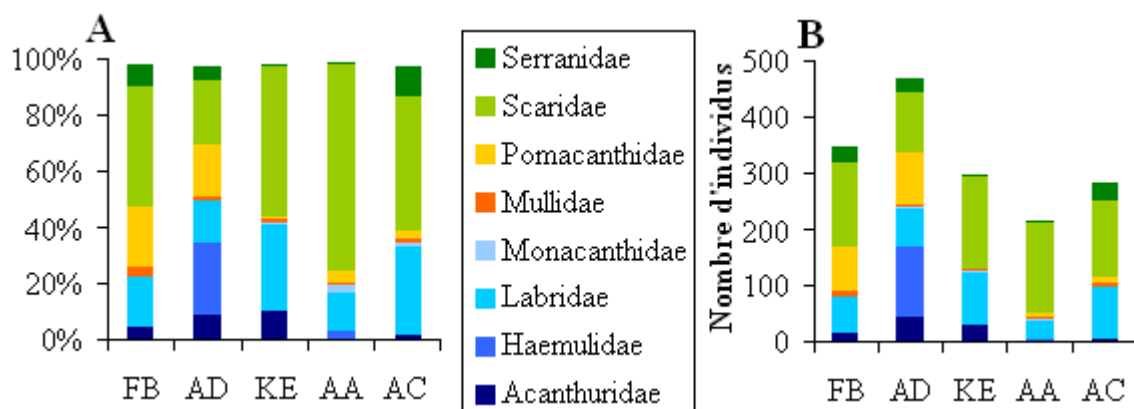


Figure 7 : Proportions des principales familles des peuplements ichthyologiques "cryptiques" dans les différents sites, exprimées (A) en pourcentage moyen du nombre d'individus par transect et (B) en nombre moyen d'individus par transect. Seules les familles dont les individus représentent plus de 2% du peuplement sont représentées. Les familles non représentées sont les Balistidae, Carangidae, Chaetodontidae, Diodontidae, Fistulariidae, Gobiidae, Lutjanidae, Malacanthidae, Ophichthidae, Scombridae et les Tetraodontidae (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

3.2.2.3 Les stades de maturité

Les proportions de juvéniles dans le peuplement total pour chaque site sont supérieures à 90 % (Tab.6). Les rares individus adultes observés appartiennent aux familles des Labridae, Pomacentridae, Scaridae et Serranidae.

Tableau 6 : Proportions moyennes des juvéniles des peuplements ichthyologiques par sites, exprimés en pourcentage. Le vert correspond aux sites à *H. stipulacea* et le bleu aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

	AA	AC	AD	FB	KE
Juvéniles (%)	97,4±2,0	96,4±0,7	98,6±2,4	94,2±2,9	95,1±2,1

3.2.2.4 Les groupes trophiques

Parmi les 5 groupes trophiques définis précédemment (§ 1.2.3.2.1), seuls les effectifs des herbivores, omnivores et carnivores dépassent chacun 20 % de la population totale de chaque site (Fig.8.A). Les sites mixtes *T. testudinum*-*H. stipulacea* (KE et AA) ont des peuplements composés en majorité d'herbivores (62,6±9,4 % et 73,1±12,8 % respectivement). Les peuplements de AC et AD sont composés majoritairement d'herbivores et de carnivores dans des proportions équivalentes (respectivement 45,0±3,4 % et 50,2±2,6 % pour AC et 33,4±5,7 % et 46,2±11,5 % respectivement pour AD). FB et AD ont en commun une proportion importante d'omnivores (22,7±10,7 % et 18,1±10,8 % respectivement).

Le nombre moyen d'herbivores par transect est compris entre 145,3±42,8 individus pour AC et 192,5±53,3 pour KE mais aucune différence significative inter-sites n'a été trouvée (Fig.8,B).

Les carnivores sont en moyenne plus nombreux à AD (222,8±92,1 individus par transect). La différence est significative pour les sites de KE, AA et FB (p=0,021 pour tous les sites). AA (40,0±21,9 individus par transect) héberge un nombre significativement moins important de carnivores comparativement à AC et à KE (respectivement 132,0±45,2 et 96,5±6,5 individus par transect, p=0,021).

Les omnivores sont significativement plus abondants à FB et AD (respectivement 80,5±57,8 et 93,5±79,4 individus par transect, p<0,05). Dans les trois autres sites, les effectifs varient de 5,5±3,7 à 17,0±15,2 pour KE et AC respectivement (aucune différence significative n'a été trouvée entre KE, AA et AC).

Les piscivores sont peu nombreux dans les sites échantillonnés : de 0,3±0,5 à 4,8±6,6 individus par transect pour AC et AD respectivement. Aucune différence inter-site n'a été trouvée.

Le nombre moyen de planctonophages est compris entre 1,0±1,4 et 19,8±16,2 individus par transect pour AA et FB respectivement (aucune différence significative inter-site n'a été trouvée). Ils n'ont pas été recensés à AC.

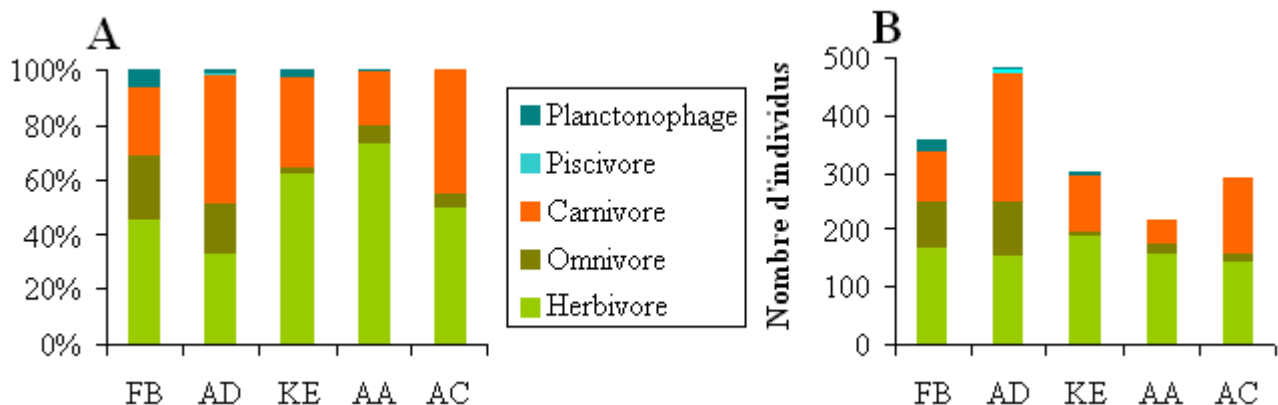


Figure 8 : Structure trophique des peuplements ichthyologiques "cryptiques" dans les différents sites (FB, AD, KE, AA, AC) exprimée (A) en pourcentages moyens du nombre d'individus par transect et (B) en nombre moyen d'individus par transect, (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

3.2.3 Analyses multi-variées

3.2.3.1 Classification ascendante hiérarchique (CAH)

La CAH (Fig.9) différencie des groupes rassemblant les transects d'un même site à l'exception AA dont les transects 3 et 4 sont plus proches de ceux de KE. Dans la majorité des cas, les transects effectués sur un site le même jour (1 et 2 ou 3 et 4) sont associés par paires. Ces regroupements montrent que la variabilité entre observateurs est inférieure à la variabilité temporelle intra-site, elle-même inférieure à la variabilité inter-site (à l'exception des Anses d'Arlet). Les résultats illustrent également un regroupement des sites en fonction

du type d'herbier qui les composent. Parmi les sites à *H. stipulacea*, AD est assez éloigné de FB et AC.

Une analyse de corrélation entre les variables (espèces) et l'ordination des points (transects) a permis d'identifier les espèces contribuant significativement le plus à cette classification ($p \leq 0,05$) : *H. poeyi* (**), *T. bifasciatum* (*), *P. maculatus* (**), *S. baldwini* (**) et *C. rostrata* (***)).

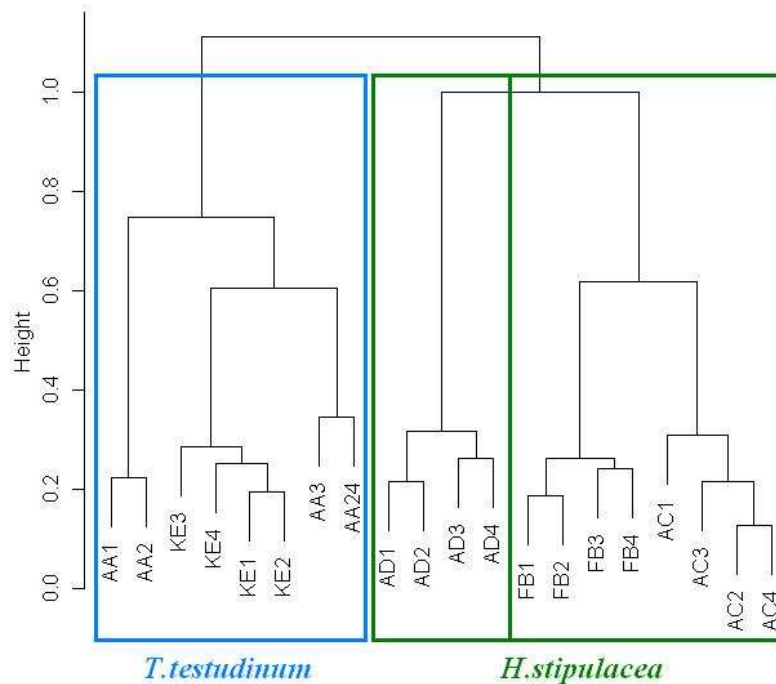


Figure 9 : Classification Ascendante Hiérarchique effectuée à partir du nombre d'individus par espèce de chacun des quatre transects des 5 sites étudiés (FB, AD, KE, AA, AC), après transformation des données en $\text{Log}(x+1)$. Utilisation de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis et du critère d'agrégation de Ward. L'encadré vert regroupe les transects des sites à *H. stipulacea* et le bleu ceux des sites mixtes à *T. testudinum* - *H. stipulacea* (**FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière).

3.2.3.2 Analyse en composantes principale (ACP)

La première composante principale de l'ACP (Fig.10) distingue AD des autres sites. Une analyse de corrélation entre les variables (espèces) et les coordonnées des points (transects) dans l'espace réduit de l'ACP permet de souligner les espèces influençant significativement cette distinction : *Haemulon plumieri*, *H. chrysargyreum*, *H. flavolineatum*, *Acanthurus bahianus*, *A. coeruleus*, *O. chrysurus* et *Caranx ruber*. La deuxième composante principale distingue les sites mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (KE et AA) des deux autres sites stricts *H. stipulacea* (FB et AC). Ces derniers se distinguent principalement par des espèces telles que : *Serranus baldwini*, *Chaetodon striatus*, *C. ocellatus*, *Sphoeroides spengleri* et *Gnatholepis thompsoni*. La projection des transects de KE et AA est influencée par l'espèce *Monacanthus ciliatus*. Cependant, le faible pourcentage de représentativité des deux

premières composantes principales (16,58 % et 14,99 %) est à prendre en compte pour l'interprétation des résultats.

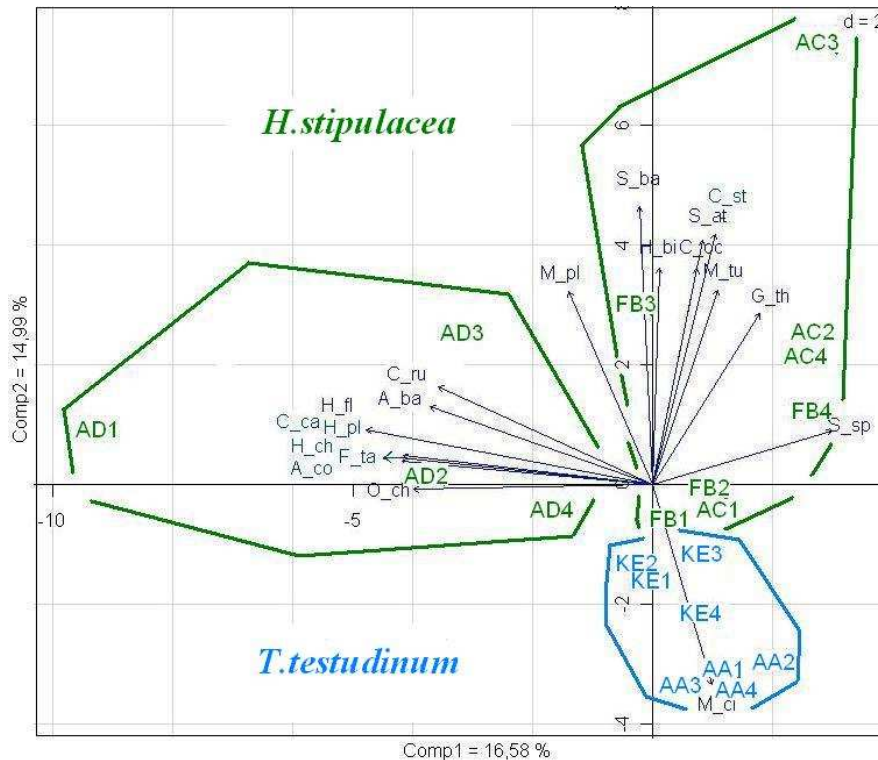


Figure 10 : Analyse en Composantes Principales effectuée à partir du nombre d'individus par espèce de chacun des 4 transects des 5 sites étudiés (FB, AD, KE, AA, AC). Les flèches représentent la projection des variables (espèces) significativement corrélées aux coordonnées des points (transects) dans l'espace réduit (p -value $\leq 0,05$). (A_ba : *A. bahianus*,** ; A_co : *A. coeruleus*,*** ; C_ru : *C. ruber*,* ; C_ca : *C. capistratus*,* ; C_st : *C. striatus*,*** ; C_oc : *C. ocellatus* ** ; F_ta : *F. tabacaria*, * ; G_th : *G. thompsoni*, *** ; H_ch : *H. chrysargyreum*, * ; H_fl : *H. flavolineatum*, *** ; H_pl : *H. plumieri*, *** ; H_bi : *H. bivittatus*, ** ; O_ch : *O. chrysurus*, * ; M_pl : *M. plumieri*, ** ; M_ci : *M. ciliatus* * ; M_tu : *M. tuckeri*, * ; S_at : *S. atomarium*, * ; S_ba : *S. baldwini*, ** ; S_sp : *S. splengleri*, ***), (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

3.2.4 Communautés ichthyologiques mobiles

Des téléostéens "mobiles" ont été recensés uniquement à AD sur l'un des 4 transects effectués et à FB. Les espèces rencontrées sont des adultes utilisant les herbiers comme secteur de chasse de jour. Deux espèces ont été recensées à AD : *Carangoides ruber* et *Xyrichtys splendens* (4 et 10 individus respectivement). Entre 2 et 9 individus par transect ont été recensés à FB, appartenant à 7 espèces différentes : *Pomacanthus paru*, *Halichoeres bivittatus*, *Carangoides ruber*, *Lutjanus synagris*, *Halichoeres radiatus*, *Gerres cinereus*, *Eucinostomus melanopterus*. Les 4 dernières espèces n'ont pas été observées durant les transects "points comptages".

3.3 Les macro-invertébrés

3.3.1 Validation du protocole

3.3.1.1 Différences entre plongeurs

Le nombre moyen d'espèces observées par transect lors des comptages est respectivement de $8,6 \pm 2,0$ pour le plongeur B et $7,3 \pm 2,3$ pour le plongeur R. Le nombre moyen d'individus comptabilisés est respectivement de $34,8 \pm 24,2$ et $20,0 \pm 12,3$. La différence entre les 2 observateurs n'étant pas significative, le biais induit peut être négligé pour les calculs faisant intervenir le nombre d'espèces et la densité des individus. Les boîtes à moustaches comparant ces 2 grandeurs entre les plongeurs est en Figure 2 de l'annexe 5.

3.3.1.2 Evaluation de l'effort d'échantillonnage

La courbe d'accumulation (Fig.11) du nombre d'espèces de macro-invertébrés recensés sur l'ensemble des sites (20 transects) indique que l'effort d'échantillonnage n'a pas été suffisant pour atteindre un plateau. Cette constatation est à prendre en considération pour la suite de l'analyse de données.

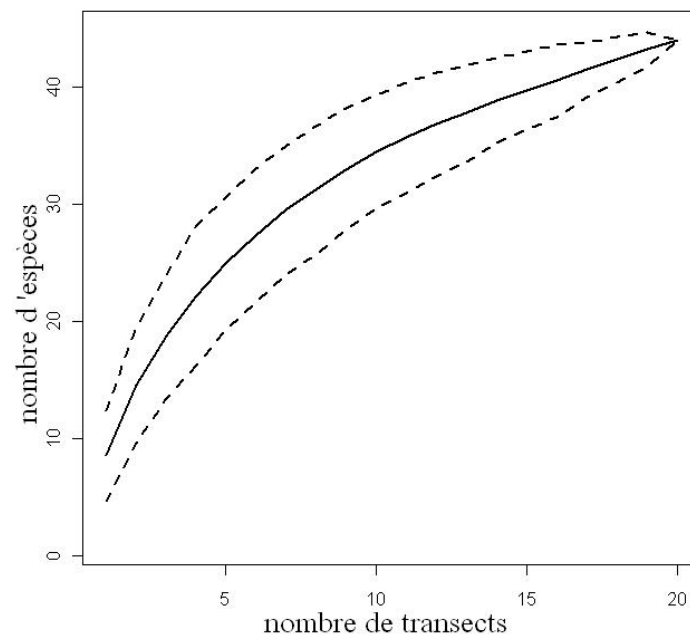


Figure 11 : Courbe d'accumulation du nombre d'espèces de macro-invertébrés recensés sur l'ensemble des transects effectués dans les 5 sites (la courbe pleine et celle en pointillés correspondent respectivement à la moyenne et à l'écart-type du nombre d'espèces sur les 100 itérations aléatoires effectuées).

3.3.2 Biodiversité

3.3.2.1 Les indices de biodiversité

Nombre d'espèces et densités : 48 espèces ont été recensées sur l'ensemble des transects. Cependant, 5 d'entre elles (*Ophioderma appressum*, Ophiuroida, *Calappa ocellat*, *Mithrax sp.*

Portunus sp. Decapoda et *Eupolyornia crassicornis*, Terebellida) vivent généralement enfouies dans le sédiment. Or le présent protocole ne permet pas de collecter des données de densité et de richesse spécifique fiables pour de telles espèces. Aussi il a été fait le choix de ne pas en tenir compte pour le traitement des données.

Le nombre moyen d'espèces recensées par transect est compris entre $5,8 \pm 1,3$ pour Fond Boucher (FB) et $9,5 \pm 0,6$ pour Anse Dufour (AD). La densité moyenne des individus est comprise entre $10,5 \pm 2,6$ ind. $100m^{-2}$ pour FB et $48,8 \pm 28,0$ ind. $100m^{-2}$ pour AD. Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les sites (Fig.12).

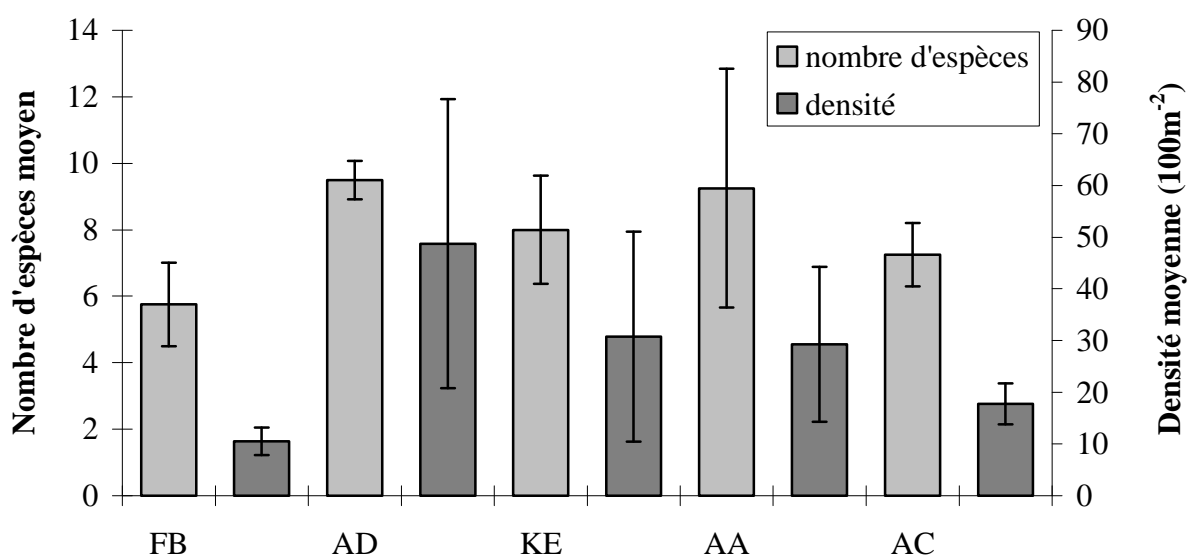


Figure 12 : Moyennes et écart-types du nombre d'espèces par sites (gris clair, axe de gauche) et de la densité d'individus par 100 m² (gris foncé, axe de droite). (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

Indices Equitabilité et de Hétérogénéité : aucune différence inter-site n'est observée pour les indices de Shannon et de Pielou. Le premier a des valeurs comprises entre $1,34 \pm 0,76$ pour AC et $1,82 \pm 0,39$ pour AA. Le second est compris entre $0,51 \pm 0,21$ pour KE et $0,90 \pm 0,05$ pour FB (Tab.7).

Tableau 7 : Moyennes et écart-types des différents indices de biodiversité des maro-invertébrés benthiques des herbiers pour les 5 sites échantillonnés. Le vert correspond aux sites à *H. stipulacea* et le bleu aux herbiers mixtes *T. testudinum* - *H. stipulacea* (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

Composante	Indice	FB	AD	KE	AA	AC
Equitabilité	J	0,90±0,05	0,59±0,27	0,51±0,21	0,80±0,07	0,62±0,33
Hétérogénéité	H'	1,75±0,09	1,43±0,73	1,17±0,53	1,82±0,39	1,34±0,76

3.3.2.2 Proportion des différents phylums

Les 43 espèces recensées (annexe 7) sont réparties en 7 phylums (Fig.13). Celui des Porifera est le plus représenté sur l'ensemble des sites. Il comprend 16 espèces de

Demospongiae au total et compte entre $3,5 \pm 2,9$ ind. $100m^{-2}$ et $19,0 \pm 17,4$ ind. $100m^{-2}$ (pour AC et KE respectivement). Cependant, les différences ne sont significatives qu'entre KE, FB ($p = 0,020$) et AC ($5,0 \pm 1,4$; $p = 0,021$).

Les Cnidaria sont significativement plus abondants à AA ($4,5 \pm 2,9$ ind. $100m^{-2}$) que dans tous les autres sites où ils ne dépassent 1 ind. $100m^{-2}$ ($p = 0,05$). Ce phylum est composé de deux espèces appartenant aux Actiniaria et une aux Scleractinia.

Les Echinodermata sont également présents dans tous les sites et leurs effectifs moyens ne diffèrent pas significativement. Ces derniers sont compris entre $2,0 \pm 0,8$ ind. $100m^{-2}$ pour AD et AA et $6,8 \pm 3,9$ ind. $100m^{-2}$ pour AC. Ils sont composés de 8 espèces réparties en 3 classes : les Echinoidea, les Asteroidea et les Holothuriodea.

Le phylum des Chordata est composé d'une seule espèce non identifiée. La densité est particulièrement importante à AC ($29,0 \pm 24,6$ ind. $100m^{-2}$) mais associée à une grande variabilité qui ne permet pas de différencier ce site des autres sites, où l'espèce est présente à raison de 5 individus en moyenne par $100 m^2$ (KE, AA et AC).

Les Annelida sont plus nombreux à AA ($18,8 \pm 9,9$ ind. $100m^{-2}$) que dans les autres sites où ils ne dépassent pas en moyenne 2 ind. $100m^{-2}$. Ce phylum est composé de 7 espèces de Sabellidae et une d'Amphinomidae.

Les densités de Mollusca et Arthropoda ne dépassent pas en moyenne 5 ind. $100m^{-2}$. Les Mollusca sont composés de 3 espèces dont *Strombus gigas* et *Pinna carnea* qui sont les plus caractéristiques des herbiers. Le phylum Arthropoda est composé de 5 espèces appartenant chacune à des familles différentes. Ces trois derniers phylums ne présentent pas de valeurs de densité significativement différentes d'un site à l'autre.

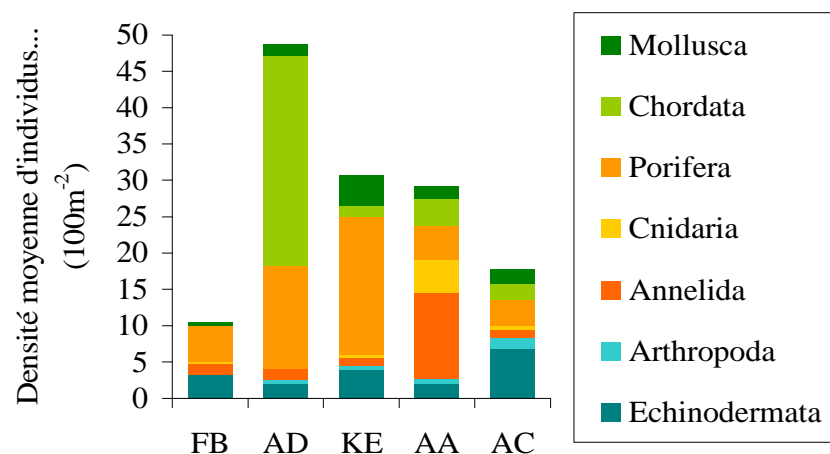


Figure 13 : Densité moyenne (par $100m^{-2}$) des peuplements de macro-invertébrés recensés par phylum et par site, (FB : Fond Boucher ; AD : Anse Dufour ; KE : Kay Elodie ; AA : Anse d'Arlet ; AC : Anse Chaudière).

3.4 Les pêches expérimentales

Vingt-quatre espèces ont été recensées lors des 12 pêches effectuées à Anse d'Arlet (AA) et Anse Chaudière (AC). Sept sont communes aux deux sites (*Aulostomus maculatus*, *Haemulon aurolineatum*, *H. flavolineatum*, *Monacanthus tuckeri*, *Serranus baldwini*, *Sparisoma atomarium*, *Stegastes partitus*) et 7 n'ont pas été recensées durant les comptages visuels (*Astrapogon puncticulatus*, *Aulostomus maculatus*, *Gymnothorax moringa*, *Holocentrus adscensionis*, *Rypticus saponaceus*, *Scorpaena plumieri*, *Stephanolepis setifer*).

Les individus capturés à AA et AC sont en majorité des carnivores (37,0 % et 50,0 % respectivement, 8 espèces) et des piscivores (46,3 % et 37,5 % respectivement). Ces derniers sont représentés uniquement par l'espèce *Aulostomus maculatus*, espèce la plus souvent capturée par les casiers. Les omnivores constituent entre 11 % et 12 % des effectifs totaux pour les deux sites et sont composés de 4 espèces pour AA et de 2 pour AC. Enfin, les herbivores constituent 3,7 % et 11,9 % des peuplements et appartiennent à 2 et 4 espèces respectivement (Fig.14).

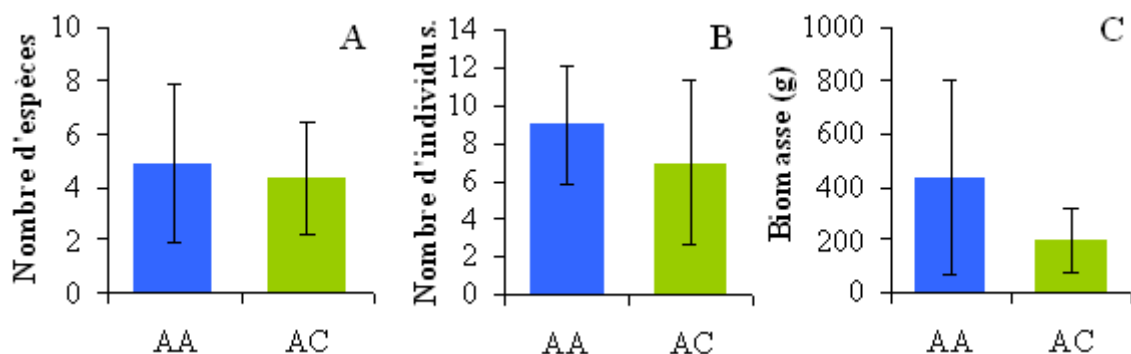


Figure 14 : Moyennes et écart-types du nombre d'espèces (A), d'individus (B) et de la biomasse (C) des téléostéens capturés sur les sites Anse d'Arlet (AA) et Anse Chaudière (AC). La couleur bleue correspond à l'herbier mixte *T. testudinum*-*H. stipulacea* et la verte à *H. stipulacea*.

Le nombre moyen d'individus capturés par pêche à AA et AC est respectivement de $9,0 \pm 3,1$ et $7,0 \pm 4,3$, pour une biomasse de $437,0 \pm 365,5$ g et $198,3 \pm 124,6$ g. Le nombre moyen d'espèce est compris entre $4,8 \pm 3,0$ et $4,3 \pm 2,2$ (Fig.17). Ces différences ne sont pas significatives entre les 2 sites.

4 Discussion

4.1 Validation du protocole

Suivi des téléostéens "cryptiques" : le protocole d'échantillonnage est satisfaisant puisqu'il permet un bon compromis entre la quantité de données accumulées et le temps passé sur le terrain. Comparés à d'autres études, le nombre d'espèces et les densités recensés sont

supérieurs à ceux obtenus par des comptages visuels par transect (Nagelkerken *et al.* 2000b,c) et par points stationnaires (Dorenbosch *et al.* 2006b). Ils sont en revanche équivalents à ceux obtenus par la senne (Aliaume 1990, Bouchon-Navaro *et al.* 1992) dont les surfaces d'échantillonnages sont supérieures (entre 150 à 180m²) (annexe 2).

Augmenter le nombre de réplicats permettrait par l'observation des courbes d'accumulation de la richesse spécifique (Fig.5) d'évaluer si l'échantillonnage a été suffisant.

Il serait judicieux de tenir compte des stades de maturité durant le comptage lorsqu'ils sont identifiables visuellement (e.g. pour les Scaridae et Labridae) et de ne pas se baser uniquement sur les classes de tailles. En effet, les données sur les stades de maturité trouvées dans la littérature diffèrent parfois des constatations personnelles. De plus, la morphologie des téléostéens peut varier d'une région à une autre au sein d'une même espèce (Barlow, 1961), par exemple en raison de la pression de sélection de la pêche (Law 2000).

Etant donné les grandes densités des peuplements, il pourrait être envisagé de ne plus regrouper les "points comptages" par transect mais de les traiter indépendamment les uns des autres afin de multiplier par 8 le nombre de réplicats. La surface d'échantillonnage serait réduite à 14,1 m² ce qui ne semble pas déraisonnable au regard des travaux de Arrivillaga et Baltz (1999) qui utilisent un "drop sampler" d'une surface de 1,18 m² pour des résultats de densité d'individus équivalents à ceux de cette étude. De plus, il serait intéressant d'évaluer l'objectivité des résultats obtenus avec ce protocole en les comparant à ceux obtenus par une méthode faisant intervenir des "filets tombants". En effet, cette technique est plus difficile et plus longue à mettre en œuvre mais les densités des téléostéens observés sont significativement supérieures (Nagelkerken *et al.* 2000a).

Suivi des téléostéens "mobiles" : la très faible densité de ces téléostéens et surtout leur grande mobilité n'ont pas permis l'acquisition de données exploitables. De plus, le suivi visuel ne semble être une bonne technique d'évaluation de ces individus qui fuient souvent bien avant de pouvoir être identifiés.

Les pêches expérimentales : la forme des casiers et le type d'appât montrent des résultats satisfaisants en termes de diversité d'espèces puisque des individus de tous les groupes trophiques à l'exception des planctonophages ont été capturés. C'est une technique de recensement complémentaire des méthodes visuelles puisque près d'un tiers des espèces capturées n'ont pas été observées durant les "points comptages". Néanmoins, les piscivores et les omnivores sont surreprésentés comparé aux comptages visuels ce qui peut indiquer un effet sélection de cette pêche. L'acquisition de données statistiquement exploitables avec ce type de pêche "passive" demande des efforts d'échantillonnage supérieurs à 6 réplicats. En

comparaison avec une autre technique de pêche passive (la "capéchade"), Baelde (1990) effectue 16 répliquats par site et Kopp *et al.* (2007) en effectuent 8 le jour, 8 la nuit et complètent leurs captures "insuffisantes" du jour par de coups de sennes.

Suivi des macro-invertébrés : cet échantillonnage est complexe en raison de la très grande diversité des espèces, de leur taille, de leur densité et de leur mode de vie. Afin de ne pas sous-évaluer les effectifs ou la richesse spécifique, il serait nécessaire de se limiter à certaines espèces en fonction des critères suivants : une taille supérieure à 1 centimètre (détectable à l'œil nu) et un mode de vie non enfui dans le sédiment. Un tel protocole est applicable aux espèces des classes suivantes : Echinoidea, Asteroidea, Holothuroidea, Anthozoa, Demospongiae, Ascidiacea, et certaines espèces de Mollusca comme *Pinna carnea* (Bivalvia) et *Strombus gigas* (Gastropoda). De plus, augmenter la surface de comptage et le nombre de répliquats permettraient un échantillonnage plus exhaustif de ces peuplements.

Pour un échantillonnage plus adapté des taxons vivant sur les feuilles de l'herbier ("épibiontes", e.g. Gastropoda, Nematoda, Arthropoda) et ceux vivant dans le sédiment ("endobiontes", e.g. Polychaetes, Bivalvia, Arthropoda, Ophiuroidea), il serait souhaitable de prélever des surfaces d'herbier comprises entre 150 cm² et 10 000 cm² sur une dizaine de centimètres de profondeur dans le sédiment (Raz-Guzman et Grizzle 2001), puis de recenser les individus au laboratoire en agrégeant les données au niveau des familles (Dethier et Schoch 2006) ou en se focalisant uniquement sur certains groupes taxonomiques (Włodarska-Kowalczyk et Kędra 2007).

4.2 Impacts de *Halophila stipulacea*

4.2.1 Herbier à *Thalassia testudinum*

D'après les critères définis par Aliaume et Lasserre (1990), les herbiers à *T. testudinum* échantillonnés à Kay Elodie et Anse d'Arlet sont peu denses et ont une faible hauteur. Néanmoins, il n'est pas évident que ceci soit dû à la présence et/ou à la compétition de l'herbier invasif car d'autres facteurs peuvent tout autant expliquer ces constatations : agitation des vagues, qualité du substrat et facteurs anthropiques. Cependant, des études supplémentaires seraient nécessaires à la compréhension des mécanismes de compétition entre les 2 magnoliophytes car les réponses physiologiques et chimiques des herbiers lors de telles interactions sont complexes, variées et propres à chaque espèce (Williams 2007).

4.2.2 Peuplements ichtyologiques :

La comparaison avec diverses études de la biodiversité échantillonnée dans les herbiers à *T. testudinum* est complexe étant donné la diversité des protocoles, de l'effort d'échantillonnage dans le temps et dans l'espace et des différentes influences des écosystèmes voisins (e.g. mangroves, récifs coralliens). Le nombre d'espèces, la densité des individus, les indices de diversité de Shannon et d'équitabilité de Pielou sont en moyenne comparables à ceux obtenus dans des études utilisant la senne comme technique d'échantillonnage et sont supérieurs à ceux obtenus par des techniques de suivi visuel (références dans l'annexe 2). Cependant, tous ces échantillonnages ont eu lieu à des profondeurs inférieures à 3 m, alors que les sites de la présente étude sont compris entre 5 m et 10 m. Or, les peuplements ichtyologiques peuvent différer en raison de migrations plus en profondeur en fonction de l'âge pour certaines espèces (Nagelkerken *et al.* 2000a, Cocheret de la Morière *et al.* 2002).

Les peuplements ichtyologiques des herbiers sont plutôt homogènes pour les 5 sites : 12 espèces communes (sur 46 au total) composent la majorité des peuplements. Les 16 espèces présentes uniquement sur l'un des sites sont principalement dues à l'observation d'un unique individu ce qui contribue peu à différencier les sites les uns des autres. Ceci qui explique les différences inter-sites non significatives des indices d'équitabilité de Pielou (J) et de Heip (Eheip), de diversité taxonomique Δ^* et λ_+ et l'indice d'hétérogénéité de Simpson (tD). L'indice de Shannon (H') est significativement plus élevé à Anse Dufour. Cet indice est plus sensible aux espèces rares que celui de Simpson (Peet, 1974). Or, Anse Dufour se différencie des autres sites par un nombre d'espèces recensées significativement supérieur et des valeurs de densité d'individus importantes, notamment en raison de la présence de bancs de *Heamulon chrysargyreum* et *H. flavolineatum* juvéniles. Ces espèces sont reconnues pour être associées aux récifs coralliens ou aux substrats rocheux (Baelde 1990, Bouchon-Navaro *et al.* 2005, Kopp *et al.* 2007). Ainsi, Anse Dufour se distinguerait des autres sites par une influence plus forte de la communauté corallienne à proximité.

Le nombre d'individus herbivores n'est pas significativement différent entre les sites ce qui prouverait que les ressources nutritives représentées par les 2 herbiers sont équivalentes. En revanche, *H. stipulacea* étant présente dans les herbiers à *T. testudinum*, une possible préférence des herbivores pour cette première espèce ne peut être démontrée par la simple comparaison des peuplements des 2 herbiers. Par ailleurs, Mariani et Alcoverro (1999) ont montré que les espèces d'herbiers pionnières telles que *H. stipulacea* sont consommées

préférentiellement aux espèces "climax" comme *T. testudinum* (Williams 1990) et ce en raison d'une teneur en carbone moins importante.

Le rôle de nurserie ne semble pas dépendre de la structure de l'habitat des 2 types d'herbiers puisque la proportion de juvéniles y est très grande et équivalente dans tous les sites.

Comparaison sites à *H. stipulacea* / sites à mixtes *T. testudinum* – *H. stipulacea* : seulement deux espèces peuvent discriminer clairement les sites en fonction des herbiers qui les hébergent : *Serranus baldwini* et *Monacanthus ciliatus*. Le premier est en moyenne 10 fois plus abondant dans les sites à *H. stipulacea*. Or, d'après les échantillonnages effectués au cours des différentes études menées sur les peuplements ichtyologiques des herbiers à *T. testudinum* de la région Caraïbe (références citées à l'annexe 2), *S. baldwini* y aurait de faibles densités. Il pourrait être alors favorisé par la structure particulière de l'herbier à *H. stipulacea* : dense et homogène avec une longueur de feuilles ne dépassant pas quelques centimètres. Or, il a été démontré que les différentes caractéristiques morphologiques des herbiers (densité des feuilles et des rhizomes/racines, biomasse, longueur des feuilles) peuvent influencer la structure des peuplements ichtyologiques (Aliaume 1990 ; Worthington *et al.* 1992 ; Hyndes *et al.* 2003), en modifiant en particulier les interactions proies/prédateurs (Orth *et al.* 1984). *S. baldwini* se nourrit de necton (Froese et Pauly 2011) dans les quelques dizaines de centimètres de la couche d'eau au dessus de l'herbier, et reste en position statique la plupart du temps. Ainsi, il aurait dans les herbiers à *H. stipulacea* une accessibilité facilitée à la ressource grâce à une meilleure visibilité et une distance moins grande à parcourir pour atteindre sa proie. De plus, il pourrait anticiper plus facilement l'approche de ses prédateurs dont la taille est difficilement dissimulable dans l'herbier.

Monacanthus ciliatus est absent des sites à *H. stipulacea*. La plus grande hauteur et l'hétérogénéité des herbiers à *T. testudinum* pourraient lui conférer une meilleure protection contre la prédation et une accessibilité facilitée à la ressource en raison de son habitude à se laisser dériver parmi les macrophytes (Human et Deloach 2004). Mais étant donné la faible densité recensée des individus de cette espèce, seul un effort d'échantillonnage plus important permettrait de confirmer ces observations.

4.2.3 Macro-invertébrés benthiques

Le nombre d'espèces, les densités des individus et les indices de biodiversité sont très dépendants du protocole. Dans l'ensemble des études disponibles, la biodiversité des macro-invertébrés benthiques est évaluée en laboratoire sur des prélèvements de surfaces d'herbiers et de sédiments (e.g. Arrivillaga et Baltz 1999, Dethier et Schoch 2006, Francour 2009). Les

espèces ciblées par ce type de protocole sont donc différentes de celles de la présente étude (voir § 4.1). De plus, beaucoup de connaissances scientifiques restent encore à découvrir sur la biodiversité des Demospongiae qui est dans cette étude l'une des classes présentant la plus grande diversité d'espèces et les plus grandes densités d'individus (annexe 7). Par ailleurs, une espèce encore non identifiée, appartenant potentiellement à l'ordre des Haplosclerida, atteint des densités pouvant dépasser les 40 individus par 100 m² sur certains sites ("E1" dans l'annexe 7 et photographies en annexe 8).

Comparaison sites à *H. stipulacea* / sites à mixtes *T. testudinum* – *H. stipulacea* : aucun groupe ou espèce ne discrimine clairement les sites à *T. testudinum* des sites à *H. stipulacea*. Cependant, l'échantillonnage insuffisant ne permet pas de conclure sur un effet potentiel de la prolifération de l'espèce invasive sur la biodiversité des macro-invertébrés vivant au dessus du sédiment.

En revanche, la morphologie de *H. stipulacea*, très différente de celle de *T. testudinum* et *S. filiforme*, peut probablement modifier la biodiversité des endobiontes et épibiontes (Stoner 1980). En effet, *H. stipulacea* ne possède pas de rhizomes ou de racines allant profondément dans le sédiment. Or, ces derniers créent un habitat complexe favorable à la densité des endobiontes tels que les Bivalvia ou Polychaeta qui y trouvent une meilleure protection contre la prédation (Orth *et al.* 1984). L'enchevêtrement de ses stolons pourrait limiter la locomotion et la mobilité des Crustacea (Arthropoda) et ainsi affecter leur abondance. Un tel phénomène a été observé dans un champ de *Posidonia oceanica* suite à l'invasion de *Caulerpa taxifolia* en mer Méditerranée Nord-Occidentale (Francour *et al.* 2009).

Orth *et al.* 1984 ont montré que la complexité et l'hétérogénéité des habitats dans les herbiers sont positivement corrélées à la richesse spécifique et à la densité des peuplements d'invertébrés et vertébrés. Ainsi, la grande homogénéité de la canopée des herbiers à *H. stipulacea* pourrait modifier significativement la biodiversité (Orth *et al.* 1984).

La diversité et la densité des épibiontes pourraient également diminuer en raison d'un taux de renouvellement des feuilles et des racines très rapide chez cette espèce. Rindi *et al.* (1999) ont ainsi comptabilisé dans un herbier à *H. stipulacea* de Méditerranée une faible diversité et quantité d'épibiontes photosynthétiques comparativement à d'autres espèces de magnoliophytes marines. Cette forte production de biomasse pourrait de plus engendrer une importante sédimentation et créer une couche anoxique au dessus du substrat. Un tel phénomène est observé dans les champs de *C. taxifolia* et a pour conséquence de modifier significativement la biodiversité des endobiontes (Francour *et al.* 2009). En effet, les Polychaeta, sensibles à la réduction de la teneur en oxygène dans le sédiment voient leur

abondance diminuer. A l'inverse, les détritivores tels que les Ophiuroidea et les Holothuroidea sont favorisés.

4.2.4 Autres conséquences potentielles

L'absorption de l'énergie des vagues par les herbiers étant dépendante de la hauteur de la canopée (Fonseca et Cahalan 1992), la prolifération de *H. stipulacea* pourrait induire une modification de la courantologie dans les baies et de l'érosion de la zone infralittorale.

La grande capacité de *H. stipulacea* à se développer rapidement dans des milieux variés (§ 1.1.4) pourrait l'amener à étendre la surface littorale recouverte par les herbiers. La biodiversité et la densité des peuplements ichthyologiques et benthiques dans les zones sableuses en seraient ainsi augmentées. Un tel phénomène est observé avec *Zostera japonica* dans les estuaires vaseux (Posey 1988, § 1.1.3).

5 Conclusion

L'étude sur la biodiversité des peuplements ichthyologiques ne montre pas de différence significative entre les herbiers de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* et les herbiers mixtes *Thalassia testudinum* - *Halophila stipulacea*. En effet les résultats indiquent que la richesse spécifique, la densité des individus et la fonction de nurserie et de ressource nutritive sont équivalentes pour les 2 types d'herbiers. Seuls les peuplements de rares espèces semblent être significativement influencés par la différence de structure des 2 habitats. En conclusion, étant donné que *Halophila stipulacea* est en mesure de coloniser une grande variété de milieux, sa prolifération pourrait créer de nouveaux habitats utiles à de nombreuses espèces de téléostéens, dont certaines ont une valeur commerciale. Cependant, des études supplémentaires sont nécessaires pour qualifier l'invasion présente de "positive" ou "négative". En effet, il est possible que les macro-invertébrés benthiques épibiontes et endobiontes soient plus sensibles à la différence de structure de l'habitat de *H. stipulacea*. Des études plus exhaustives de la biodiversité de ces invertébrés apporteraient des informations complémentaires sur les impacts écologiques de cette invasion. Un autre point important pour évaluer cet impact serait d'étudier l'évolution de l'espèce invasive lorsqu'elle est en compétition directe avec les herbiers indigènes. Par exemple, la supériorité compétitive de *Halophila stipulacea* - une espèce pionnière apparemment favorisée par les conditions climatiques des Antilles - sur *Thalassia testudinum* - une espèce indigène, climax, compétitive - n'est pas évidente et nécessite d'être étudiée sur le long terme. Enfin, comme le proposent

Forrest et Taylor (2002), l'évaluation de l'impact de l'invasion serait améliorée par un suivi des peuplements d'un herbier endémique tout au long de sa colonisation.

Un suivi régulier des herbiers présents sur le territoire des Collectivités d'outre-mer françaises est en projet et sera appliqué dans le cadre du plan d'action IFRECOR. L'invasion de *Halophila stipulacea* constitue l'un des thèmes du projet. Néanmoins, à l'heure actuelle, les connaissances scientifiques sur les conséquences de cette invasion ne sont pas suffisantes pour que le gestionnaire prenne des mesures appropriées. Il serait cependant souhaitable d'appliquer le principe de précaution en empêchant, la prolifération de l'espèce invasive en Martinique et dans îles des Antilles par le transport des bateaux, grâce à la sensibilisation des usagers de la mer.

Références Bibliographiques

- Aliaume C., Lasserre G., Louis M., 1990. Organisation spatiale des peuplements ichtyologiques des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, Vol. 23, No. 3, pp.231-250.
- Alpert P., Elizabeth Bone E., Holzapfel C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Vol. 3/1, pp. 52–66.
- Arrivillaga A., Baltz D.M., 1999. Comparison of Fishes and Macro-invertebrates on Seagrass and Bare-Sand Sites on Guatemala's Atlantic Coast. *Bulletin of Marine Science*, Vol. 65, No. 2, pp. 301–319.
- Baelde P., 1990. Differences in the structures of fish assemblages in *Thalassia testudinum* beds in Guadeloupe, French West Indies, and their ecological significance. *Marine Biology* 105, pp.163-173
- Barlow G.W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. *Systematic Biology*, Vol. 10, No. 3, pp. 105-117.
- Bright C., 1998. Life out of bonds. Bioinvasion in a borderless world. Norton W.W. & Company publ., New York, London, pp. 1-288.
- Berg R.A.V.D., Hoefsloot H.C.J., Westerhuis J.A., Smilde A.K., Werf M.J.V.D., 2006. Centering, scaling, and transformations: improving the biological information content of metabolomics data. *BMC Genomics*, Vol. 7, 142 p.
- Bloom S.A., 1981. Similarity Indices in Community studies: Potential Pitfalls. *Marine Ecology Progress Series* Vol. 5, pp. 125-128.
- Bouchon-Navaro Y., Bouchon C., Louisa M., 1992. L'Ichtyofaune des herbiers de magnoliophytes marines de la baie de Fort de France (Martinique, Antilles françaises). *Cybiurn*, Vol. 16, No. 4, pp. 307-330.
- Bouchon-Navaro Y., Bouchon C., Louisa M., Legendre P., 2005. Biogeographic patterns of coastal fish assemblages in the West Indies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 315, pp. 31– 47.
- Boudouresque C.F., Verlaque M., 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 44, pp. 32–38.
- Boudouresque C.F., 2008. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. Troisième édition. GIS Posidonie publ., Marseille, 201 p.
- Brugneaux S., Pierret I., Mazataud P., 2004. Les agressions anthropiques sur le milieu marin côtier et leurs effets sur les écosystèmes coralliens et associés de la Martinique. *Les Carnets de l'OMMM*, No. 1, 96 p.
- Clavero M., Garcí'a-Berthou E., 2004. Invasive species are a leading cause of animal Extinctions. *TRENDS in Ecology and Evolution*, Vol. 20 No. 3, 110 p.
- Cocheret de la Morinière E., Pollux B.J.A., Nagelkerken I., van der Velde G., 2002. Post-settlement Life Cycle Migration Patterns and Habitat Preference of Coral Reef Fish that use Seagrass and Mangrove Habitats as Nurseries *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 55, pp. 309–321.
- Collet F., 2010. Biodiversité : des commentaires nuancés à l'issue de la conférence de Nagoya. *Nature Environnement.com*. 3 novembre.
- Cruz-Palacios V., van Tussenbroek B.I., 2005. Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 324, pp. 44–60.
- Davis M.A., 2003. Biotic Globalization: Does Competition from Introduced Species Threaten Biodiversity? *BioScience*, Vol. 53, No. 5, pp. 481-489.
- Dethier M.N., Schoch G.C., 2006. Taxonomic sufficiency in distinguishing natural spatial patterns on an estuarine shoreline. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 306, pp. 41–49.
- Dorenbosch M., van Riel M.C., Nagelkerken I., van der Velde G., 2004. The relationship of reef fish densities to the proximity of mangrove and seagrass nurseries. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, Vol. 60, pp. 37-48.

- Dorenbosch M., Grol M.G.G., Nagelkerken I., Velde G.V.D., 2006a. Seagrass beds and mangroves as potential nurseries for the threatened Indo-Pacific humphead wrasse, *Cheilinus undulatus* and Caribbean rainbow parrotfish, *Scarus guacamaia*. *Biological Conservation*. Vol. 129, pp. 277-282
- Dorenbosch M., Nagelkerken I., Verberk W.C.E.P., van der Velde G., 2006b. Habitat configuration influences connectivity of fishes between Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. Chp 7, pp. 111-136. Dans : Dorenbosch M., *Connectivity between fish assemblages of seagrass beds, mangroves and coral reefs. Evidence from the Caribbean and the western Indian Ocean*. Electronically publish by the University Library, Raboud University Nijmegen, The Netherlands
- Dukes J.S., Mooney H.A., 1999. Does global change increase the success of biological invaders ? *TREE*, Vol. 14, No. 4, pp. 135-139.
- Fonseca M.S., Cahalan J.A., 1992. A preliminary evaluation of wave attenuation by four species of seagrass *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Vol. 35, No. 6, pp. 565-576.
- Forrest B.M., Taylor M.D., 2002. Assessing invasion impact: survey design considerations and implications for management of an invasive marine plant. *Biological Invasion*, Vol. 4, pp. 375-386.
- Francour P., Harmelin-Vivien M., Harmelin M.G., Duclerc J., 1995. Impact of *Caulerpa taxifolia* colonization on the littoral ichthyofauna of North-Western Mediterranean sea: preliminary results. *Hydrobiologia*, 300/301, pp. 345-353.
- Francour P., Pellissier V., Mangialajo L., Buisson E., Stadelmann B., Veillard N., Meinesz A., Thibaut T., De Vaugelas J., 2009. Changes in invertebrate assemblages of *Posidonia oceanica* beds following *Caulerpa taxifolia* invasion. *Vie et milieu - life and environment*, Vol. 59, No. 1, pp. 31-38.
- Froese, R., Pauly D., Editors. 2011. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version 06/2011.
- Gobert B., 2000. Comparative assessment of multispecies reef fish resources in the Lesser Antilles. *Fisheries Research*, Vol. 44, pp. 247-260.
- Guerriero A., Meinesz A., D'Ambrosio M., Pietra F., 1992. Isolation of toxic and potentially toxic sesqui- and monoterpenes from the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia* which has invaded the region of Cap Martin and Monaco. *Helvetica Chimica Acta*, Vol. 75, pp. 689-695.
- Guerriero A., Marchetti F., D'Ambrosio M., Senesi S., Dini F., Pietra F., 1993. New ecotoxicologically and biogenetically relevant terpenes of the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia* which is invading the Mediterranean. *Helvetica Chimica Acta*, Vol. 76, pp. 855-864.
- Gurevitch J., Padilla D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *TRENDS in Ecology and Evolution* Vol. 19 No. 9, pp. 470-471.
- Hellmann J.J., Byers J.E., Birwagan B.G., Dukes J.S., 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, Vol. 22, No. 3, pp. 534-543.
- Hily C., Duchêne J., Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Gigou A., Payri C., Védie F., 2010. Les herbiers de magnoliophytes marines de l'outre mer français. Hily C., Gabrié C., Duncombe M. coord. IFRECOR, Conservatoire du littoral, 140 p.
- Horinouchi M., Nakamura Y., Sano M., 2005. Comparative analysis of visual censuses using different width strip-transects for a fish assemblage in a seagrass bed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 65, pp. 53-60.
- Human P., Deloach N., 2004. Poissons coralliens. Identification. 2ème édition. PLB Editions. 487 p.
- Hyndes G.A., Kendrick A.J., MacArthur L.D., Stewart E., 2003. Difference in the species and size composition of fish assemblages in three distinct seagrass habitats with differing plant and meadow structure. *Marine Biology*, Vol. 142, No. 6, pp. 1195-1206.
- INSEE 2011. Croissance Démographique. Antiane-Martinique, N°74, pp.48-49
- IUCN, 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. SSC Invasive Species Specialist Group. Univ. Auckland, Nouv. Zelande, pp. 1-15.
- Kaldy, J.E., 2006. Production ecology of the non-indigenous seagrass, dwarf eelgrass (*Zostera japonica* Aschers. and Graeb.), in a Pacific Northwest Estuary, USA. *Hydrobiologia*, Vol. 553, pp. 201-217.
- Kopp D., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Bouchon C., 2007. Diel differences in the seagrass fish assemblages of a Caribbean island in relation to adjacent habitat types. *Aquatic Botany*, Vol. 87, pp. 31-37.

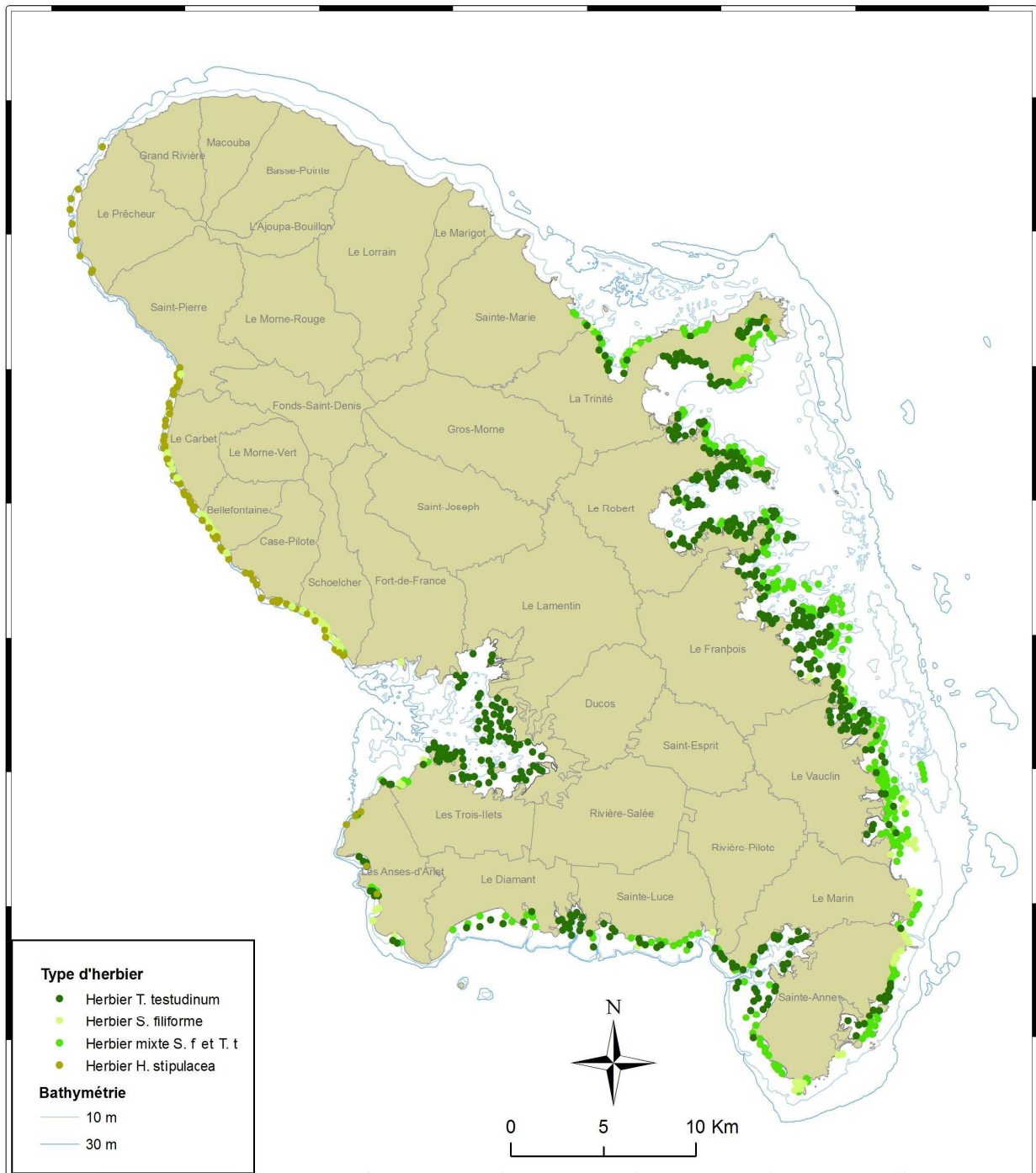
- Kruskal W.H., Wallis W.A., 1952. Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, Vol. 47, No. 260, pp. 583-621.
- Larned, S.T., 2003. Effects of the invasive, nonindigenous seagrass *Zostera japonica* on nutrient fluxes between the water column and benthos in a NE Pacific estuary. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 254, pp. 69–80.
- Law R., 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *Journal of Marine Science*, Vol. 57, pp. 659–668.
- Lawton J.H., 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos*, Vol. 71, pp. 367-374.
- Legrand H., 2009. Base de données cartographiques des fonds marins côtiers de la Martinique. Biocénoses benthiques. Rapport Final OMMM. pp. 3-73
- Legrand H., 2010. Cartographie des biocénoses benthiques du littoral Martiniquais et eutrophisation en zone récifale en relation avec les sources de pression d'origine anthropique. Thèse de Doc. Sci., Univ. Perpignan, 291 p.
- Leung B., Lodge D.M., Finnoff D., Shogren J.F., Lewis M.A., Lamberti G., 2002. An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, Vol. 269, pp. 2407–2413.
- Levine J.M., D'Antonio C.M., 2003. Forecasting Biological Invasions with Increasing International Trade. *Conservation Biology*, Vol. 17, No. 1, pp. 322–326.
- Lipkin Y., 1975. *Halophila stipulacea* a review of a successful immigration. *Aquatic Botany*, Vol. 1, pp. 203-215.
- Lipkin Y., 1977. Seagrass vegetation of Sinai and Israel. in C.P. McRoy and C. Helfferich, eds. *Seagrass ecosystems: A scientific perspective*. Dekker, New York, . pp. 263–293.
- Lipkin, Y., 1979. Quantitative aspects of seagrass communities, particularly of those dominated by *Halophila stipulacea*, in Sinai (northern Red Sea). *Aquatic Botany*, Vol. 7, pp. 119-128.
- Lodge, D.M., Williams S., MacIsaac H.J., Hayes K., Leung B., Reichard S., Mack R.N., Moyle P.B., Smith, M., Andow D.A., Carlton J.T., McMichael A., 2006. Biological invasions: recommendations for US policy and management. *Ecological Application*, Vol. 16, pp. 2035–2054.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W., M., Evans H., Clout M., Bazzaz F., A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, Global consequences and Control. *Ecological Application*, Vol. 10, No. 3, pp. 689-710.
- Mann H.B., Whitney D.R., 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *The Annals of Mathematical Statistics*, Vol. 18, No. 1, pp. 50-60.
- Mariani S., Alcoverro T., 1999. A multiple-choice feeding-preference experiment utilising seagrasses with a natural population of herbivorous fishes. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 189, pp. 295-299
- Mumby P.J., Hastings A., 2008. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*. Vol. 45 , pp. 854–862.
- Nagelkerken I., van der Velde G., Gorissen M.W., Meijer G.J., van't Hof T., den Hartog C., 2000a. Importance of Mangroves, Seagrass Beds and the Shallow Coral Reef as a Nursery for Important Coral Reef Fishes, Using a Visual Census Technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 51, pp. 31–44.
- Nagelkerken I., Dorenbosch M., Verberk W.C.E.P., Cocheret de la Morinière E., van der Velde G., 2000b. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 194, pp. 55-64.
- Nagelkerken I., Dorenbosch M., Verberk W.C.E.P., Cocheret de la Morinière E., van der Velde G., 2000c. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 202, pp. 175–192.
- Nagelkerken I., Kleijnen S., Klop T., van den Brand R.A.C.J., Cocheret de la Morinière E., van der Velde G., 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds *Marine Ecology Progress Series* Vol. 214, pp. 225–235.
- Occhipinti-Ambrogi A., Savini D., 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 46, pp. 542-551.
- Orth J.R., 1984. Faunal Communities in seagrass beds : a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* Vol. 7, No. 4A, p. 339-350.

- Orth H.J., Heck Jr.K.L., Van Montfrans J. 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant, culture and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries*, Vol. 7, No. 4A, pp. 339-350.
- Orth R.J., Carruthers T.J.B., Dennison W.C., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Heck JR K.L., Hughes A.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Olyarnik S., Short F.T., Waycott M., Williams S.L., 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience*. Vol. 56, No. 12, pp. 987-996
- Pascal M., Vigne J.D., Tresset A., 2009. L'homme, maître d'œuvre des invasions. La conquête des espèces. Dossier pour la Science, No. 65, pp. 8-13.
- Peet R.K., 1974. The Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 5, pp. 285-307.
- Posey, M.H., 1988. Community changes associated with the spread of an introduced seagrass, *Zostera japonica*. *Ecology*, Vol. 69, pp. 974-983.
- Ramdine G., 2004. La pêche en Martinique et en Dominique : étude comparative. Publibook Edition/Collection Sciences Humaines et Géographie.
- Raz-Guzman A., Grizzle E.G., 2001. Techniques for quantitative sampling of infauna and small epifauna in seagrass, *Global Seagrass Research methods*. Elsevier Science B.V., Chp. 12, pp. 237-253.
- Ricciardi A., 2004. Assessing species invasions as a cause of extinction, *TRENDS in Ecology and Evolution*, Vol. 19, No. 12.
- Rindi F., Maltagliati F., Rossi F., Acunto S., Cinelli F., 1999. Algal flora associated with a *Halophila stipulacea* (Forssksl) Ascherson (Hydrocharitaceae, Helobiae) stand in the western Mediterranean. *Oceanologica Acta*, Vol. 22, No. 4, pp. 421-429.
- Robblee, M.B., Zieman J.C., 1984. Diel Variation in the Fish Fauna of a Tropical Seagrass Feeding Ground. *Bulletin of Marine Science*, Vol. 34, No. 3, pp. 335-345.
- Rousseau Y., 2010. Structure des peuplements ichthyologiques des récifs coralliens de la Martinique en relation avec la qualité de l'habitat. Thèse de Doc. Sci., Univ. Perpignan. 300 p.
- Ruiz G.M.R., Rawlings T.K., Dobbs F.C., Drake L.A., Mullady T., Huq A., Colwell R.R., 2000. Global spread of microorganisms by ships. *Nature*, Vol. 408, pp. 49-50.
- Runcie J.W., Paulo D., Santos R., Sharon Y., Beer S., Silva J., 2009. Photosynthetic responses of *Halophila stipulacea* to a light gradient. I. *In situ* energy partitioning of non-photochemical quenching. *Aquatic Biology*, Vol. 7, pp.143-152.
- Saffache P., 2000. Un engraissement côtier résultant de l'érosion des bassins-versants cultivés : exemple de la baie du Galion à la Martinique. *Oceanologica Acta*, Vol. 23, No. 2, pp. 159-166.
- Sax D.F., Gaines S.D., 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *TRENDS en Ecology and Evolution*. Vol. 18, No 11, pp. 561-566.
- Schwarz A.M., Hellblom F., 2002. The photosynthetic light response of *Halophila stipulacea* growing along a depth gradient in the Gulf of Aqaba, the Red Sea. *Aquatic Botany*, Vol. 74, pp. 263-272.
- Sedberry G.R., Carter J., 1993. The Fish Community of a Shallow Tropical Lagoon in Belize, Central America. *Estuaries* Vol. 16, No. 2, pp. 198-215.
- Sharon Y., Silva J., Santos R., Runcie R.W., Chernihovsky M., Sven Beer S., 2009. Photosynthetic responses of *Halophila stipulacea* to a light gradient. II. Acclimations following. transplantation. *Aquatic Biology*. Vol. 7, pp.153-157.
- Simberloff D., 2000. No reserve is an island : marine reserves and nonindigenous species. *Bulletin of marine Science*, Vol. 66, No. 3, pp. 567-580.
- Stoner A.W., 1980. The Role of Seagrass Biomass in the Organization of Benthic Macrofaunal Assemblages. *Bulletin of Marine Science*, Vol. 30, N° 3 , pp. 537-551.
- Walters L.J., R Brown K.R., Stam W.T., Olsen J.L., 2006. E-commerce and *Caulerpa*:unregulated dispersal of invasive species. *Front Ecol Environ*. Vol. 4, No. 2, pp. 75-79.
- Ward J.,1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, Vol. 58, No. 301, pp. 236-244.

- Weinstein M.P., Heck K.L.Jr., 1979. Ichthyofauna of Seagrass Meadows Along the Caribbean Coast of Panama and in the Gulf of Mexico: Composition, Structure and Community Ecology. *Marine Biology*, Vol. 50, pp. 97-107.
- Willette D.A., Ambrose R.F., 2009. The distribution and expansion of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* in Dominica, West Indies, with a preliminary report from St. Lucia. *Aquatic Botany*, Vol. 91, pp. 137-142
- Williams S., 1990. Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. *Ecological Monographs*, Vol. 60, No. 4, pp. 449-469.
- Williams S.L., 2007. Introduced species in seagrass ecosystems: Status and concerns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 350, pp. 89-110.
- Williamson, M., Fitter, A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, Vol. 77, No. 6, pp. 1661-1666.
- Williams S.L., Heck K.L., 2001. Seagrass Community Ecology. Chp.12. pp. 317-337.
- Włodarska-Kowalczyk M., Kędra M., 2007. Surrogacy in natural patterns of benthic distribution and diversity: selected taxa versus lower taxonomic resolution. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 351, pp. 53-63.
- Worthington D.G., Ferrell D.J., McNeill S.E., Bell J.D., 1992. Effects of the shoot density of seagrass on fish and decapods: are correlation evident over larger spatial scales?, *Marine Biology*, Vol. 112, No. 1, pp. 139-146.

Annexes

Annexe 1 :



Cartographie de la répartition des 3 plus abondantes espèces d'herbiers en 2010 (communication personnelle de Héléne Legrand et Fabien Védie)

Annexe 2 :

Synthèse bibliographique de la biodiversité ichthyologique des herbiers de la Caraïbe. (**Infl.** : influence, **M** : mangrove ; **RC** : récif corallien ; **L** : lagon ; **R** : rivière ; **RS** : richesse spécifique ; **RS_{moy}** : richesse spécifique moyenne par unité d'effort; **E** : nombre d'individus échantillonnés par unité d'échantillonnage ; **E_{moy}** : nombre moyen d'individus échantillonnés par unité d'échantillonnage ; **H'_n** / **H'_b** : indice de Shannon et Weaver (1963) en fonction du nombre d'espèces / de la biomasse; **J_n** / **J_b**: indice de Pielou (1966) en fonction du nombre d'espèces / de la biomasse ; **Ma** : indice de Margalef ; **CVT** : comptages visuels par transect ; **CVPS** : comptages visuels par point stationnaire ; **J** : jour ; **N** : nuit.

Herbier	Lieu	Biodiversité	Infl.	Période	Protocole	Réf.
<i>T. testudinum</i> (+ <i>S. filiforme</i>)	Guadeloupe	RS : 26 à 41 RS _{moy} : 11 à 17 H' _b : 1,5 à 3,1 J _b : 0,44 à 0,76	RC			
		RS : 40 à 45 RS _{moy} : 11 à 20 H' _b : 1,9 à 2,8 J _b : 0,5 à 0,66	M	J	Senne (?)	Aliaume <i>et al.</i> 1990
		RS : 30 à 45 RS _{moy} : 10 à 17 H' _b : 1,6 à 2,7 J _b : 0,5 à 0,67	R			
<i>T. testudinum</i> (0 à 2 m)	Guadeloupe	RS : 61 RS : 80	M RC	J & N	capéchade	Baelde 1990
<i>T. testudinum</i>	Martinique	RS : 21 à 30 E : 379 à 1142 H' _n : 2,41 à 3,89 J _n : 0,51 à 0,83	M		Senne (180 m ²)	Bouchon-Navaro <i>et al.</i> 1992
		RS : 11 à 24 E : 102 à 611 H' _n : 2,13 à 3,54 J _n : 0,54 à 0,83	-	J		
		RS : 16 H' _n : 0,49±0,16 J _n : 0,41±0,13 Ma : 0,67±0,22	-	J	drop sampleur (1,18 m ²)	Arrivillaga <i>et</i> Baltz 1999
<i>T. testudinum</i> (<3 m)	Curaçao	RS _{moy} : 9 E _{moy} : 70/100 m ² RS _{moy} : 4 E _{moy} : <10/100m ²	?	J N	CVT (150 m ²)	Nagelkerken <i>et</i> <i>al.</i> 2000b
<i>T. testudinum</i> (<3 m)	Curaçao	RS _{moy} : 7 E _{moy} : 50 /100 m ²	?	J	CVT (150 m ²)	Nagelkerken <i>et</i> <i>al.</i> 2000c
<i>T. testudinum</i> (+ <i>S. filiforme</i>) (0 à 1 m)	Curaçao	RS : 9 à 17 H' _n : 0,7 à 1,2 J _n : 0,7 à 0,9	?	J	Senne (150 m ²)	Nagelkerken <i>et</i> Velde. 2004
<i>T. testudinum</i> (<3 m)	Aruba	RS _{moy} : 10 E _{moy} : 230/100m ² RS _{moy} : 6 E _{moy} : 55 /100 m ²	L R		CVPS (100 m ²)	Dorenbosch <i>et</i> <i>al.</i> 2006b
		RS _{moy} : 14 E _{moy} : 170/100 m ²	-	J		
		RS : 50 RS : 71	M RC	J & N	Capéchade + senne	Kopp <i>et al.</i> 2007

Annexe 3 :

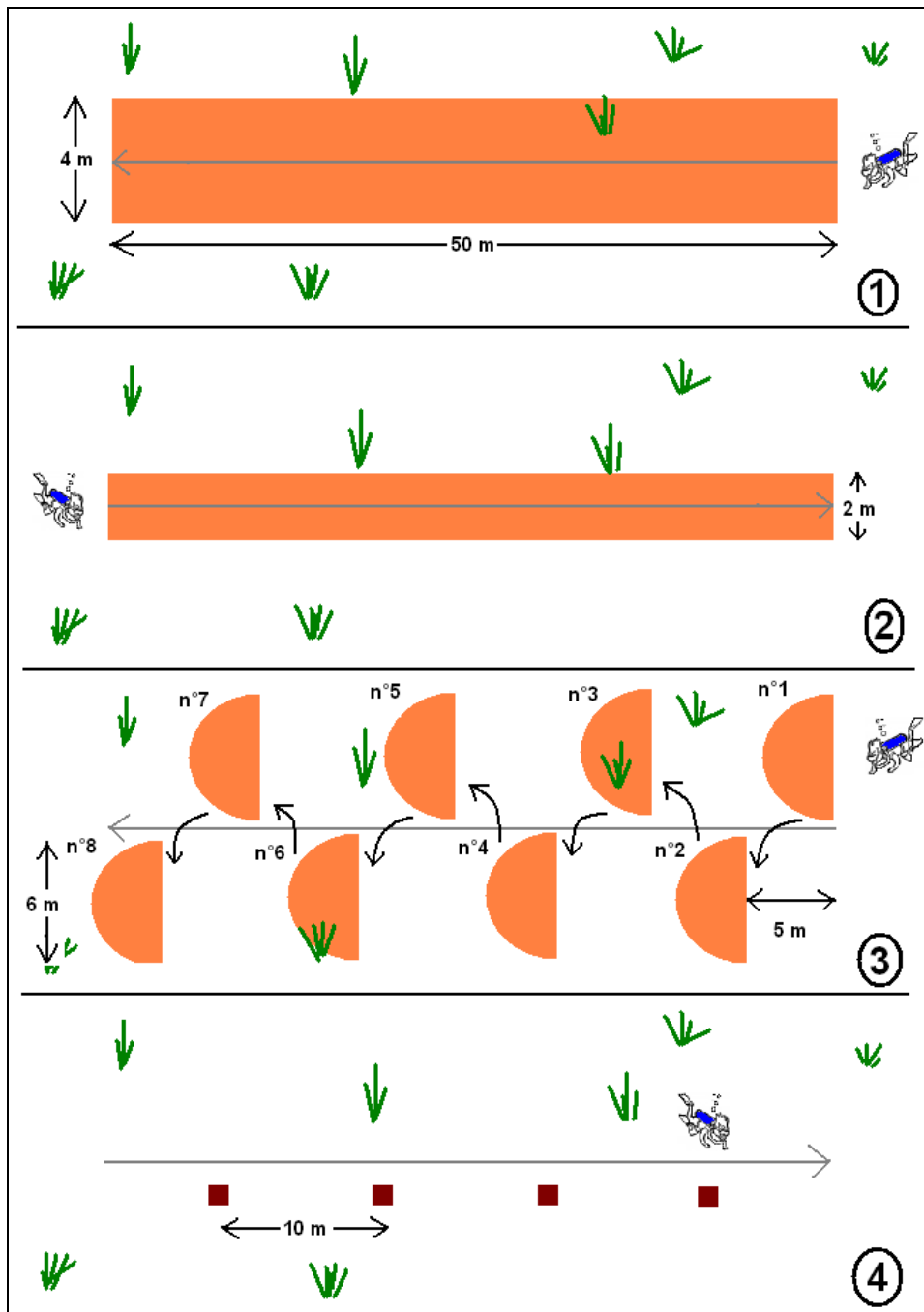


Schéma du protocole individuel de suivi visuel et de prélèvement. (1) : transect pour les téléostéens "mobiles" ; (2) : transect pour les macro-invertébrés sur le sédiment ; (3) : "points fixes" pour les téléostéens "cryptiques" ; (4) : prélèvements de 4 quadrats d'herbiers. Le protocole est effectué en binôme sur 2 transects parallèles.

Annexe 4 :

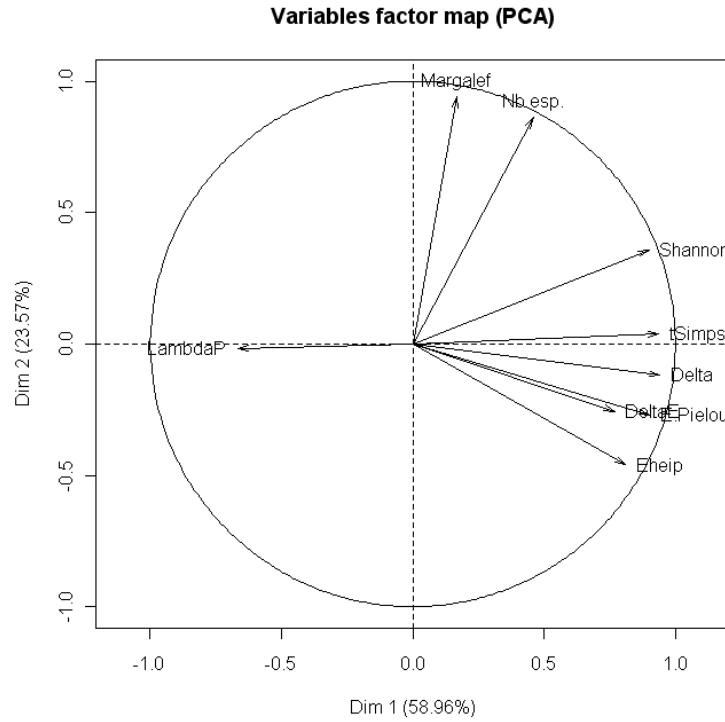


Figure 1: Analyse en Composantes Principales effectuée à partir des indices de biodiversité calculés pour chaque transect. Les flèches correspondent à la projection des variables (indices) dans l'espace réduit de l'ACP.

Tableau 1 : Ensemble des indices de biodiversité utilisés dans cette étude (S : nombre d'espèces présentes ; p_i = proportion de l'espèce i par rapport au nombre d'individus total ; ω_{ij} : distance qui sépare les espèces i et j dans la classification taxonomique ; x_i : nombre d'individus de l'espèce i).

Composantes	Indices	Formules	Propriétés	Val. max/min
Équitabilité	Heip	$E_{Heip} = \frac{\exp(H') - 1}{S - 1}$	Sensible aux espèces rares	$E_{Heip \max} = 1$ $E_{Heip \min} = 0$
	Pielou	$J = \frac{H'}{H'_{\max}}$	Sensible aux espèces rares	$E_{Pielou \max} = 1$ $E_{Pielou \min} = 0$
Indices hétérogènes (nombres d'espèces + équitabilité)	Shannon	$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln(p_i)$	Sensible aux espèces rares	$H'_{\max} = \ln(S)$: autant d'espèces que d'individus $H'_{\min} = 0$: une seule espèce
	tSimpson	$tD = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$	Sensible aux espèces dominantes	$tD_{\max} = 1$: autant d'espèces que d'individus $tD_{\min} = 0$: une seule espèce
Indices taxonomiques	Taxonomic distinctness (Δ^*)	$\Delta^* = \frac{\sum_{i < j} \omega_{ij} x_i x_j}{\sum_{i < j} x_i x_j}$	Limite l'influence des espèces dominantes	Δ^*_{\max} : beaucoup de rangs taxonomiques supérieurs Δ^*_{\min} : 1 seule espèce
	Variations in taxonomic distinctness (Λ^+)	$\Lambda^+ = 2 \frac{\sum_{i < j} (\omega_{ij} - \bar{\omega})^2}{S(S-1)}$ $\bar{\omega} = 2 \frac{\sum_{i < j} \omega_{ij}}{S(S-1)}$	Basé sur des données de présence/absence	Λ^+_{\max} : taxonomie homogène Λ^+_{\min} : taxonomie hétérogène

Annexe 5 :

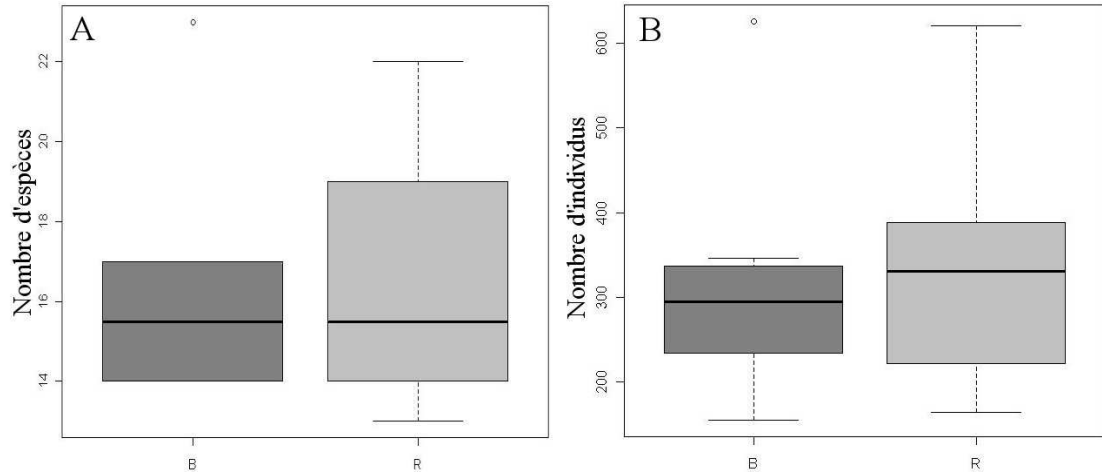


Figure 1 : Boîtes à moustaches du nombre d'espèces (A) et d'individus (B) des peuplements ichthyologiques observés par les 2 observateurs B (en gris clair) et R (en gris foncé) sur l'ensemble des "points comptages" effectués.

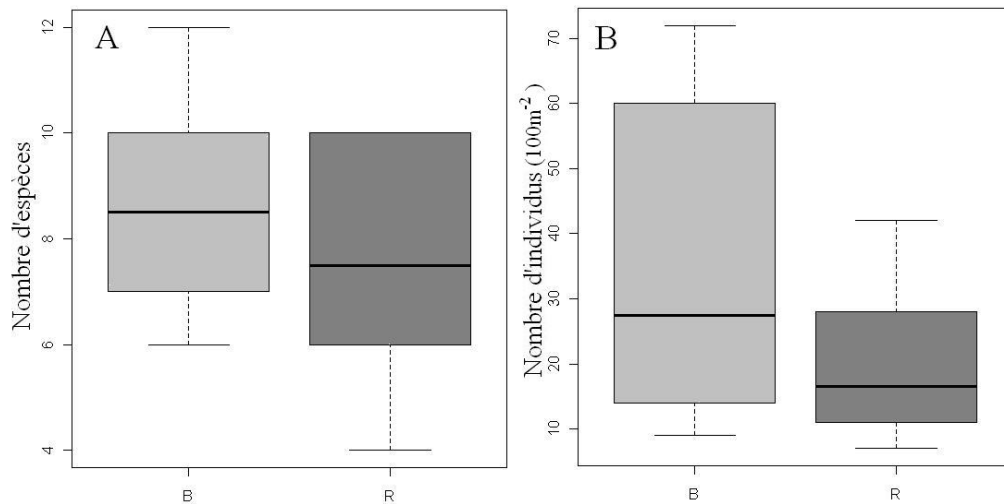


Figure 2 : Boîtes à moustaches du nombre d'espèces (A) et d'individus (B) des peuplements de macro-invertébrés observés par les 2 plongeurs B (en gris clair) et R (en gris foncé) sur l'ensemble des transects effectués.

Annexe 6 :

Moyennes et écart-types des densités par 100 m² des espèces de téléostéens cryptiques par site ainsi que leur régime trophique (RT) et leur longueur de maturité sexuelle (LM). (**H** : herbivore, **C** : carnivore, **Pi** : piscivore, **PI** : planctonophage, **O** : omnivore ; **FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière).

Famille	Genre espèce	FB	AD	KE	AA	AC	RT	LM (cm)
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>	15,9±28,9	38,9±13,4	25,2±12,2	0,9±1,8	4,9±4,5	H	15,5
	<i>Acanthurus chirurgus</i>	-	1,3±2,7	2,4±2,8	-	-	H	17,0
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	-	0,2±0,4	-	-	-	H	13,0
Balistidae	<i>Balistes vetula</i>	-	-	0,2±0,4	-	-	C	23,5
Carangidae	<i>Caranx ruber</i>	0,4±0,9	2,2±2,7	0,2±0,4	-	-	Pi	31,0
	<i>Caranx crysos</i>	-	1,8±3,5	-	0,4±0,9	-	Pi	27,4
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i>	-	0,2±0,4	-	-	-	C	9,2
	<i>Chaetodon striatus</i>	0,2±0,4	0,2±0,4	-	-	1,3±2,1	C	12,4
	<i>Chaetodon ocellatus</i>	0,2±0,4	-	-	-	0,2±0,4	C	13,9
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i>	-	-	-	0,2±0,4	-	C	29
Fistulariidae	<i>Fistularia tabacaria</i>	-	0,2±0,4	-	-	-	Pi	98,8
Gobiidae	<i>Gnatholepis thompsoni</i>	1,1±1,7	0,7±0,8	-	0,2±0,4	1,3±1,1	H	5,9
Haemulidae	<i>Haemulon aurolineatum</i>	-	0,9±1,8	-	-	-	C	14,0
	<i>Haemulon chrysargyreum</i>	-	56,8±74,4	-	-	-	C	14,6
	<i>Haemulon flavolineatum</i>	-	49,5±27,6	-	-	-	C	16,0
	<i>Haemulon plumieri</i>	-	1,8±1	0,2±0,4	-	-	C	19,0
	<i>Haemulon parra</i>	-	-	-	5,3±8,4	-	C	23,6
Labridae	<i>Halichoeres bivittatus</i>	34,9±17,8	48±7,6	57,5±1,9	8,2±13,1	63,2±21,3	C	21,2
	<i>Halichoeres maculipinna</i>	-	0,7±0,4	1,8±1,6	0,4±0,5	-	C	11,8
	<i>Halichoeres poeyi</i>	3,3±2,5	2,4±2,4	6,2±2,8	11,7±4,8	12,2±7,5	C	12,9
	<i>Halichoeres garnoti</i>	0,2±0,4	0,2±0,4	-	0,2±0,4	0,2±0,4	C	12,5
	<i>Bodianus rufus</i>	-	-	-	2±4	-	C	23,8
	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	17,5±14,3	5,3±4,7	7,1±4,8	0,9±1,3	-	PI	10,6
	<i>Xyrichtys splendens</i>	-	2±3,4	9,7±6,5	3,5±4,7	6±4,7	C	9,7
	<i>Xyrichtys martinicensis</i>	-	3,3±6,6	-	-	-	C	10
Lutjanidae	<i>Ocyurus chrysurus</i>	0,4±0,5	6,9±4,9	2,7±3,1	0,4±0,5	-	C	23,7
Malacanthidae	<i>Malacanthus plumieri</i>	-	0,7±0,8	0,2±0,4	0±0	0,4±0,9	C	?
Monacanthidae	<i>Monacanthus ciliatus</i>	-	-	2,2±1,5	6±3,6	-	O	12,9
	<i>Monacanthus tuckeri</i>	0,2±0,4	1,1±1,7	0,2±0,4	-	2,9±2,1	O	7
Mullidae	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	10,8±2,5	3,8±1,5	3,3±2,2	0,4±0,5	4,2±4	C	18,0
Ophichthidae	<i>Ophichthus ophis</i>	-	-	-	-	0,2±0,4	C	103,2
	<i>Myrichthys ocellatus</i>	-	-	-	-	0,2±0,4	C	58,3
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus paru</i>	0,2±0,4	-	-	-	-	O	26,7
	<i>Stegastes partitus</i>	66,5±53	81,1±71,4	1,3±2,1	8,6±11,4	8,4±13,9	O	7,0
Scaridae	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	0,4±0,9	0,7±0,8	2,4±2	3,1±3,9	0,2±0,4	H	17,4
	<i>Sparisoma chrysopterum</i>	0,2±0,4	-	-	-	-	H	14,6
	<i>Sparisoma radians</i>	65,2±28,2	46,2±12,7	95,9±30,4	98,1±30	38±15,6	H	12,9
	<i>Sparisoma atomarium</i>	13,3±19,6	26,7±4,4	26,3±13,4	8,4±6,1	63,7±20,3	H	5,5
	<i>Scarus iseri</i>	-	14,4±14,2	-	8,4±15	-	H	21,2
	<i>Cryptotomus roseus</i>	54,4±24,8	7,7±2,2	17,5±18,1	23±17,1	20,3±6,6	H	8,8
Scombridae	<i>Scomberomorus regalis</i>	-	-	-	-	0,2±0,4	Pi	40,5
Serranidae	<i>Serranus baldwini</i>	24,1±8,6	19,2±3,4	2,7±1,3	2,2±2,1	26,5±7,6	C	8,2
	<i>Serranus tigrinus</i>	-	0,2±0,4	0,2±0,4	-	-	C	17,9
	<i>Serranus phoebe</i>	-	-	-	-	0,2±0,4	C	?
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides spengleri</i>	1,1±1,1	0,2±0,4	0,9±1	0,7±0,8	1,8±0,7	C	18,5
	<i>Canthigaster rostrata</i>	4,2±2,7	0,4±0,5	1,1±1,7	0,4±0,5	2,4±0,8	O	8,2

Annexe 7 :

Moyennes et écart-types des densités par 100 m² des espèces de macro-invertébrés par site (**FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière).

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre Espèce	FB	AD	KE	AA	AC	
Echinodermata	Echinoidea	Diadematoida	Diadematidae	<i>Diadema antillarum</i>	0,3 ± 0,5	-	-	0,3 ± 0,5	-	
		Cidaroida	Cidaridae	<i>Eucidaris tribuloides</i>	0,3 ± 0,5	-	-	0,3 ± 0,5	-	
		Temnopleuroidea	Toxopneustidae	<i>Lytechinus variegatus</i>	1,3 ± 1,3	0,5 ± 0,6	0,8 ± 1,0	0,5 ± 1,0	0,8 ± 1,0	
		Spatangoida	Brissidae	<i>Meoma ventricosa</i>	-	-	0,5 ± 0,6	0,5 ± 0,6	0,3 ± 0,5	
		Temnopleuroidea	Toxopneustidae	<i>Tripneustes ventricosus</i>	0,3 ± 0,5	1,0 ± 1,4	2,5 ± 3,7	0,3 ± 0,5	5,5 ± 4,2	
	Asteroidea	Valvatida	Oreasteridae	<i>Oreaster reticulatus</i>	0,5 ± 0,6	0,5 ± 0,6	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,5	-	
	Holothuroidea	Aspidochirotida	Stichopodidae	<i>Isostichopus badionotus</i>	0,8 ± 1,0	-	-	-	-	
			Stichopodidae	<i>Astichopus multifidus</i>	-	-	-	-	0,3 ± 0,5	
			Ophiuroidea	Ophiurida	Ophiidermatidae	<i>Ophioderma appressum</i>	+	+	+	+
	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Calappoidea	<i>Calappa ocellata</i>	-	-	-	-	+
Majidae				<i>Mithrax</i> sp.	+	+	+	+	+	
Brachyurans				<i>Portunus</i> sp.	-	+	+	-	-	
Inachidae				<i>Stenorhynchus seticornis</i>	-	0,5 ± 0,6	-	-	-	
Diogenidae				<i>Dardanus venosus</i>	-	-	0,3 ± 0,5	-	0,3 ± 0,5	
Palinuridae				<i>Panulirus argus</i>	-	-	0,3 ± 0,5	-	-	
Palaemonidae				<i>Periclimenes yucatanicus</i>	-	-	-	0,8 ± 1,5	-	
Hippolytidae				<i>Thor amboinensis</i>	-	-	-	-	1,3 ± 2,5	
Annélida				Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Anamobaea orstedii</i>	-	-	-
	<i>Anamoeba</i> sp.	-	-			-	2,8 ± 3,4	-		
	<i>Bispira variegata</i>	-	0,3 ± 0,5			-	3,5 ± 3,7	1,0 ± 1,4		
	<i>Branchionna nigromaculata</i>	1,5 ± 1,0	0,8 ± 1,0			0,5 ± 1,0	-	0,3 ± 0,5		
	<i>Notaulax nudicolilis</i>	-	-			0,5 ± 1,0	-	-		
	<i>Sabellastrate magnifica</i>	-	0,3 ± 0,5			-	-	-		
	Aciculata	Amphinomidae	<i>Hermodice carunculata</i>			-	0,3 ± 0,5	-	-	-
	Terebellida	Terebellidae	<i>Eupolymnia crassicornis</i>			2,0 ± 2,2	75,0 ± 50,0	58,3 ± 48,3	5,8 ± 7,2	50,0 ± 57,7
Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	Aiptasiidae	<i>Bartholomea annulata</i>	-	-	0,3 ± 0,5	0,5 ± 0,6	0,5 ± 0,6	
			Actiniidae	<i>Condylactis gigantea</i>	0,3 ± 0,5	-	-	0,8 ± 1,0	-	
			Scleractinia	Faviidae	<i>Manicinia areolata</i>	-	-	0,3 ± 0,5	3,3 ± 3,3	-

Annexe 7 (suite) :

Moyennes et écart-types des densités par 100 m² des espèces de macro-invertébrés par site (**FB** : Fond Boucher ; **AD** : Anse Dufour ; **KE** : Kay Elodie ; **AA** : Anse d'Arlet ; **AC** : Anse Chaudière).

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre Espèce	FB	AD	KE	AA	AC		
Prifera	Demospongiae	Poecilosclerida	Microcionidae	<i>Holopsamma helwigi</i>	3,8 ± 1,9	1,3 ± 1,0	0,5 ± 1,0	-	-		
			Iotrochotidae	<i>Iotrochota sp.</i>	0,5 ± 1,0	0,0 ± 0,0	-	-	-		
			Haplosclerida	Niphatidae	<i>Niphates digitalis</i>	-	0,3 ± 0,5	-	-	-	
		Halicionida		<i>Xestospongia muta</i>	-	-	-	0,5 ± 1,0	-		
		Verongida	Heteroxyidae	Myrmekioderma sp.	<i>E1</i>	0,8 ± 1,0	9,0 ± 14,1	16,0 ± 19,4	-	-	
					Pseudoceratinidae	<i>Pseudoceratina crassa</i>	-	0,3 ± 0,5	-	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,5
					Aplysinidae	<i>Aplysina aerophoba</i>	-	1,8 ± 2,4	-	0,5 ± 1,0	-
						<i>E2</i>	-	-	0,3 ± 0,5	1,3 ± 2,5	1,8 ± 2,4
						<i>E3</i>	-	0,5 ± 0,6	1,5 ± 2,4	1,5 ± 1,7	0,5 ± 0,6
						<i>E4</i>	-	0,3 ± 0,5	-	0,5 ± 1,0	0,3 ± 0,5
						<i>E5</i>	-	0,3 ± 0,5	-	-	-
						<i>E6</i>	-	-	-	-	0,5 ± 1,0
						<i>E7</i>	-	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,5	-	-
		<i>E8</i>	-	-	0,5 ± 1,0	0,3 ± 0,5	-				
		<i>E9</i>	-	0,3 ± 0,5	-	0,0 ± 0,0	-				
Chordata	Ascidiacea	Enterogona	Ascidiidae	<i>Ascidia sp.</i>	-	29,0 ± 24,6	1,5 ± 1,9	3,8 ± 7,5	2,3 ± 3,9		
Mollusca	Bivalvia	Pterioida	Pinnidae	<i>Pinna carnea</i>	0,5 ± 1,0	1,0 ± 1,2	1,5 ± 1,7	1,5 ± 1,7	1,8 ± 1,5		
		Gastropoda	Mesogastropoda	Strombidae	<i>Strombus gigas</i>	-	0,5 ± 0,6	2,8 ± 1,0	-	0,3 ± 0,5	
	Elysioidea		Elysiidae	<i>Tridachia crispata</i>	-	-	-	0,3 ± 0,5	-		

Annexe 8 :



Photographies d'une espèce de Demospongiae non identifiée souvent rencontrée dans les herbiers des sites échantillonnés ("E1" dans l'annexe 7).