

CARAC

TÉRIS

TIQUES ET

MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

ÉTAT

ÉCOLO

GIQUE

CARACTÉRISTIQUES ET ÉTAT ÉCOLOGIQUE

MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

JUIN 2012

ÉTAT BIOLOGIQUE

Caractéristiques biologiques - biocénoses

Biocénoses des fonds durs du circalittoral

Service du Patrimoine Naturel (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Avec la participation de

Pierre Chevaldonné,

Thierry Pérez,

Jean Vacelet,

Jean-Georges Harmelin

et Denise Bellan-Santini

(Aix-Marseille université–CNRS/Centre d'océanologie de Marseille).



1. CARACTÉRISTIQUES ET DESCRIPTION DES BIOCÉNOSES (1)

Les biocénoses des fonds durs circalittoraux comprennent le coralligène, les grottes semi-obscurées, les grottes et boyaux à obscurité totale – parfois considérés comme des enclaves de l'étage bathyal – ainsi que la biocénose de la roche du large. Le coralligène est traité séparément, dans une contribution dédiée.

La biocénose des grottes semi-obscurées (GSO) correspond aux parties les plus extérieures des grottes et des tunnels, aux surplombs, failles, dessous de blocs et à certaines parois verticales. Cet habitat constitue la transition entre les fonds durs plus ou moins éclairés selon la profondeur et l'orientation, où peuvent se développer des algues photophiles comme des organismes sciaphiles, et la biocénose des grottes et boyaux à obscurité totale (GO), où l'environnement physique est très sélectif et le peuplement exclusivement animal – de nombreuses grottes s'ouvrent sur des parois bien exposées, avec passage brutal des assemblages photophiles à la GSO. Dans la GSO, la lumière et la circulation hydrologique diminuent rapidement en fonction de l'éloignement de l'entrée de la grotte et de facteurs topographiques. En conséquence, on note une tendance à une stabilité du milieu, qui s'accroît avec l'éloignement de l'entrée, et une réduction de la présence et de l'abondance de certains groupes d'organismes, comme les filtreurs passifs. Cette biocénose se caractérise par une juxtaposition fréquente de faciès, en partie liée à la variabilité de l'habitat induite par la topographie du milieu, mais sans doute aussi résultant d'événements historiques de recrutement. La GSO ne comprend que quelques rares algues sciaphiles, limitées à la zone la plus proche du milieu extérieur, et ne comprend pas d'herbivores. Le réseau trophique est donc constitué uniquement de filtreurs, de détritivores et de carnivores. Un confinement se manifeste suivant un gradient qui va de l'extérieur vers l'intérieur de la grotte, avec une diminution des apports extérieurs, et un développement d'organismes peu exigeants ou bien adaptés à l'exploitation d'une ressource trophique faible et aléatoire.

La GO, constituée de grottes et boyaux où règne une obscurité totale, comprend les cavités immergées de grandes dimensions surtout présentes dans les réseaux karstiques ennoyés, les cavités de petite taille et les microcavités isolées dans les amas de pierres et au sein de certains concrétionnements. Ces cavités constituent des enclaves du domaine aphotique dans la zone littorale présentant des conditions environnementales très originales, proches de celles rencontrées sur la pente continentale. Les deux facteurs clés sont l'absence de lumière, qui exclut les organismes photosynthétiques, et le confinement, qui exclut les organismes à forte demande trophique. Le renouvellement de l'eau des chambres obscures est généralement très faible ou occasionnel et dépend de facteurs topographiques, bathymétriques et géographiques locaux. La grande stabilité hydrologique est indiquée par des anomalies de température, des conditions extrêmement oligotrophiques, des paramètres biochimiques stables, et des dépôts sédimentaires extrêmement fins. La très faible quantité des apports trophiques et de colonisateurs depuis l'extérieur entraîne une sélection drastique de la faune établie dans cet habitat. Le taux de recouvrement biologique des parois de cet habitat peut atteindre 50 à 80 % dans les zones les plus riches, mais peut être quasi nul dans les parties les plus confinées. La sélection des groupes trophiques et des groupes morphologiques ainsi que l'organisation spatiale sont régies par les conditions environnementales propres à chaque grotte. Cette biocénose comprend une part notable d'espèces typiquement profondes, les plus originales d'entre elles se rencontrant dans les grottes à profil descendant, ayant un régime thermique proche de celui des zones profondes méditerranéennes. La GO fait généralement suite à la GSO lorsque l'on s'enfonce dans un boyau ou dans une grotte.

Ces deux biocénoses font partie des habitats déclinés en France de l'habitat générique UE 8330 « Grottes marines submergées ou semi-submergées » de la DHFF (92/43/CEE). Sa conservation nécessite la désignation de zone spéciale de conservation.

L'état de conservation de cet habitat générique a été jugé « défavorable inadéquat » pour le domaine biogéographique méditerranéen marin dans le cadre de l'évaluation nationale (article 17) de la DHFF pour la période 2001–2006 [2].

Ces biocénoses figurent également sur la liste de référence des types d'habitat marin pour la sélection des sites à inclure dans les inventaires nationaux de sites naturels d'intérêt pour la conservation de la convention de Barcelone.

Une autre biocénose, celle de la roche du large (RL) a été observée pour la première fois à l'aide de la soucoupe plongeante *Cousteau* à proximité de la rupture de pente du plateau continental au large de Marseille [3] [4] [5]. Ces surfaces rocheuses sont fréquemment recouvertes de vase [3]. Elles sont colonisées par la faune sessile, principalement par des spongiaires [3]. D'autres taxons sont également bien représentés, tels que les cnidaires, les bryozoaires et les brachiopodes. Les espèces caractéristiques de cette biocénose sont majoritairement d'affinité circalittorale, mais des espèces appartenant à l'étage bathyal sont également présentes [3]. Pour une liste précise des espèces rencontrées au sein de cette biocénose, on peut notamment se reporter au *Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée*, de Pérès et Picard [3]. La RL a récemment été identifiée au nord du Cap Corse [5] ; cependant, les connaissances restent très parcellaires, bien que les programmes CAPCORAL, MEDSEACAN et CORSEACAN réalisés ces dernières années aient apporté des informations complémentaires sur cette biocénose. Toujours est-il qu'actuellement, le manque d'informations et de données mobilisables ne permet pas de se prononcer sur l'état écologique de cette biocénose.

2. BIOCÉNOSE DES GROTTES SEMI-OBSCURES (GSO)

2.1. VALEUR ÉCOLOGIQUE (1) (6)

Cette biocénose est composée de nombreuses espèces d'invertébrés sessiles. Cet habitat est extrêmement intéressant car il renferme des espèces à haute valeur patrimoniale, qui permettent par ailleurs d'observer *in situ* l'action de certains facteurs dominants sur les organismes et leur rythme de vie.

Cette biocénose est essentiellement animale, avec une dominance marquée d'invertébrés sessiles. Les espèces qui la caractérisent sont :

- plantes : *Peyssonnelia* spp., palmophylle (*Palmophyllum crassum*).
- spongiaires : *Petrosia* (*Petrosia*) *ficiformis*, éponge cavernicole jaune (*Aplysina cavernicola*), *Oscarella* spp., *Agelas oroides*, *Haliclona* (*Halichoclona*) *fulva*, *Haliclona* (*Soestella*) *mucosa*, *Haliclona* (*Reniera*) *mediterranea*, *Hexadella* spp. ;
- cnidaires : anémone encroûtante jaune : *Parazoanthus axinellae*, *Caryophyllia* (*Caryophyllia*) *inornata*, corail rouge (*Corallium rubrum*), corail jaune solitaire (*Leptopsammia pruvoti*), corail nain (*Hoplangia durotrix*), *Phyllangia americana mouchezii*, *Eudendrium racemosum*, *Halecium beanii* ;
- bryozoaires : *Celleporina caminata*, adéonelle (*Adeonella calveti*), *Escharoides coccinea*, *Reteporella mediterranea*, *Smittoidea reticulata* ;
- crustacés décapodes : *Lysmata seticaudata*, grande cigale de mer (*Scyllarides latus*), petite cigale de mer (*Scyllarus arctus*), langouste rouge (*Palinurus elephas*) ;
- ascidies : *Pyura* spp., ascidie rouge (*Halocynthia papillosa*) ;
- poissons téléostéens : mostelle (*Phycis phycis*), poisson-cardinal (*Apogon imberbis*), gobie léopard (*Thorogobius ephippiatus*).

La variabilité de l'habitat est surtout d'ordre stationnel. Suivant la topographie du milieu et la modification des facteurs qui s'ensuit, on distingue un certain nombre de faciès :

- à *Parazoanthus axinellae*, lorsque l'agitation des eaux est élevée et l'éclairement peu diminué ;
- à *Corallium rubrum* : typique et fréquent, il recouvre les parois des grottes, les cavités du concrétionnement coralligène et les surplombs semi-obscur ;
- à cnidaire *Polycyathus muelleriae*, petite dent de chien (*Caryophyllia* (*Caryophyllia*) *inornata*) et *Hoplangia durotrix* : ce faciès est localisé dans les fissures ou les cavités des parois de grottes où l'obscurité est plus forte ;
- à *Oscarella* spp.

2.2. AIRE DE RÉPARTITION

Cette biocénose occupe toutes les côtes rocheuses karstiques ou fracturées : côtes des Albères, côtes de PACA et côtes ouest de la Corse sont susceptibles de présenter des éléments plus ou moins complets des GSO, avec une prédominance dans les zones karstiques (Bouches-du-Rhône) [6].

2.3. SENSIBILITÉ AUX PERTURBATIONS (1) (6)

Les entrées de grottes constituent des paysages de haute valeur esthétique. Elles sont donc fréquemment visitées par les plongeurs, particulièrement quand elles sont riches en couleurs et faciles d'accès. Leur fréquentation exagérée peut, en provoquant une remise en suspension de la vase du plancher, une accumulation de bulles au plafond et une multiplication des contacts avec les organismes peut mettre en péril l'équilibre du peuplement. Les anomalies de température peuvent également affecter ces biocénoses : des mortalités massives d'invertébrés ont été observées suite au réchauffement prolongé des étés 1999 et 2003 par exemple [7] [8].

L'exploitation du corail rouge, de haute valeur marchande pour la bijouterie, est réglementée au niveau national et international, mais ces mesures de gestion doivent être strictement appliquées car le taux de croissance de cet octocoralliaire est très faible.

2.4. LACUNES DE CONNAISSANCES

L'étude des caractéristiques topographiques des différentes grottes, des conditions écologiques qui y règnent et des organismes qui y vivent doit être activement poursuivie [6].

3. BIOCÉNOSE DES GROTTES ET BOYAUX À OBSCURITÉ TOTALE (GO)

3.1. VALEUR ÉCOLOGIQUE (1) (6)

Cette biocénose est contrôlée par les apports énergétiques et en propagules colonisatrices, ainsi que par certains paramètres temporaires. La production, qui y est très faible, diminue avec le confinement et ne présente en général pas de cycle régulier. L'installation et la reconstitution du peuplement sont extrêmement lentes et aléatoires en raison de l'éloignement des sources exogènes de recrutement et de la rareté des apports énergétiques.

Les espèces caractéristiques de cette biocénose comprennent :

- foraminifère : *Discoramulina bollii* ;
- spongiaires : *Petrobiona massiliana*, *Discodermia polymorpha*, *Neophrissospongia* spp., *Oopsacas minuta*, *Asbestopluma* (*Asbestopluma*) *hypogea*, *Merlia deficiens*, parmi les homoscléromorphes les genres *Oscarella*, *Plakina*, *Plakortis* et *Pseudocorticium* ;
- cnidaires : *Guynia annulata*, *Ceratotrochus magnaghii* ;
- annélides polychètes : *Janita fimbriata*, *Filogranula annulata*, *Metavermlia multicristata*, *Vermiliopsis monodiscus* ;
- bryozoaires : *Puellina pedunculata*, *Ellisina gautieri*, *Setosella cavernicola*, *Desmeplagioecia violacea*, *Annectocyma indistincta* ;
- brachiopodes : *Tethyrhynchia mediterranea*, *Argyrotheca cistellula* ;
- chaetognathe : *Spadella ledoyeri* ;
- crustacés mysidacés : *Hemimysis speluncola*, *H. margalefi*, *Harmelinella mariannae* ;
- crustacés décapodes : crevette jaune cavernicole (*Stenopus spinosus*), araignée ridée (*Herbstia condyliata*) ;
- poissons téléostéens : faufré noir (*Grammonus ater*), gobie de Steinitz (*Gammogobius steinitzi*).

Les grottes obscures, compte tenu des conditions particulières qui y règnent, sont des milieux refuges pour des organismes à faible compétitivité qui tolèrent les faibles ressources trophiques locales, contrairement à des organismes plus dynamiques. Cet effet refuge se manifeste spectaculairement par la conservation d'espèces reliques, comme le spongiaire hypercalcifié *Petrobiona massiliana*, favorisées aussi par la stabilité du milieu. Les grottes constituent aussi des refuges pour des organismes risquant d'être chassés par des prédateurs diurnes – c'est le cas des mysidacés cavernicoles.

Depuis plusieurs dizaines d'années, le Centre d'océanologie de Marseille (COM) réalise de nombreuses études sur ces biocénoses [9]. Elles portent notamment sur la description de nouvelles espèces – spongiaires,

bryozoaires, crustacés mysidacés – découvertes dans les grottes sous-marines de la région marseillaise [9]. Certaines de ces grottes font l'objet d'un intérêt scientifique important, et des travaux y sont menés sur l'écologie des organismes [9]. Parmi les sites remarquables, on peut citer la grotte des mysidacés sur l'île de Jarre, qui abrite une diversité exceptionnelle de spongiaires homoscléromorphes : *Pseudocortidium jarrei*, *Oscarella viridis*, *O. microlobata*, *O. balibaloï*, *O. tuberculata*, *Plakina* spp., ainsi que la grotte des 3PP à la Ciotat, qui renferme notamment des espèces spongiaires bathyales : *Asbestopluma hypogea* et *Oopsacas minuta* [10] [11]. Le COM y a également mis en place des suivis de température et de dynamique des populations de mysidacés [12] [13].

La présence d'espèces vivant normalement à plus grande profondeur – espèces bathyales – s'explique par le fait qu'elles trouvent dans cet habitat les conditions de lumière, de stabilité du milieu et de trophisme qui sont les leurs dans leur milieu d'origine, et par la proximité de canyons profonds.

3.2. AIRE DE RÉPARTITION

Cette biocénose occupe toutes les côtes rocheuses karstiques ou fracturées – côtes des Albères, côtes de PACA et côtes ouest de la Corse – qui sont susceptibles de présenter des éléments plus ou moins complets des grottes obscures, avec une prédominance dans les zones karstiques (Bouches-du-Rhône) [6].

3.3. SENSIBILITÉ AUX PERTURBATIONS

Le réchauffement global des eaux peut affecter les peuplements de ces milieux confinés. Chevaldonné et Lejeusne [12] ont notamment montré le remplacement d'une espèce de mysidacé *Hemimysis spelunca* par *H. margalefi*, plus thermorésistante.

La résilience de cet habitat face aux perturbations naturelles et anthropiques est très faible. Leur fréquentation par les plongeurs représenterait un danger potentiel pour ces communautés. Les connaissances actuelles ne permettent pas de décrire la sensibilité de cet habitat face aux activités humaines.

3.4. LACUNES DE CONNAISSANCES

L'étude des grottes a commencé il y a une cinquantaine d'années, mais elle est difficile et avance à pas mesurés. Nombreuses sont les grottes et les surprises qui restent à découvrir. L'étude de la faune, de sa biologie et des facteurs environnementaux est encore à réaliser dans la plupart des cas [6].

4. LOCALISATION DES DONNÉES DISPONIBLES SUR LES BIOCÉNOSES

La carte de la figure 1 localise les zones pour lesquelles des données sur les biocénoses des substrats durs du circalittoral sont accessibles rapidement sous format électronique. De nombreuses données existent néanmoins sur des zones supplémentaires mais elles ne sont pas représentées sur la carte. Elles concernent, pour la plupart, des données anciennes qu'il n'était pas possible de récupérer et traiter dans le temps imparti de cet exercice d'évaluation initiale, mais qui ont été réunies sous forme d'une liste de métadonnées.

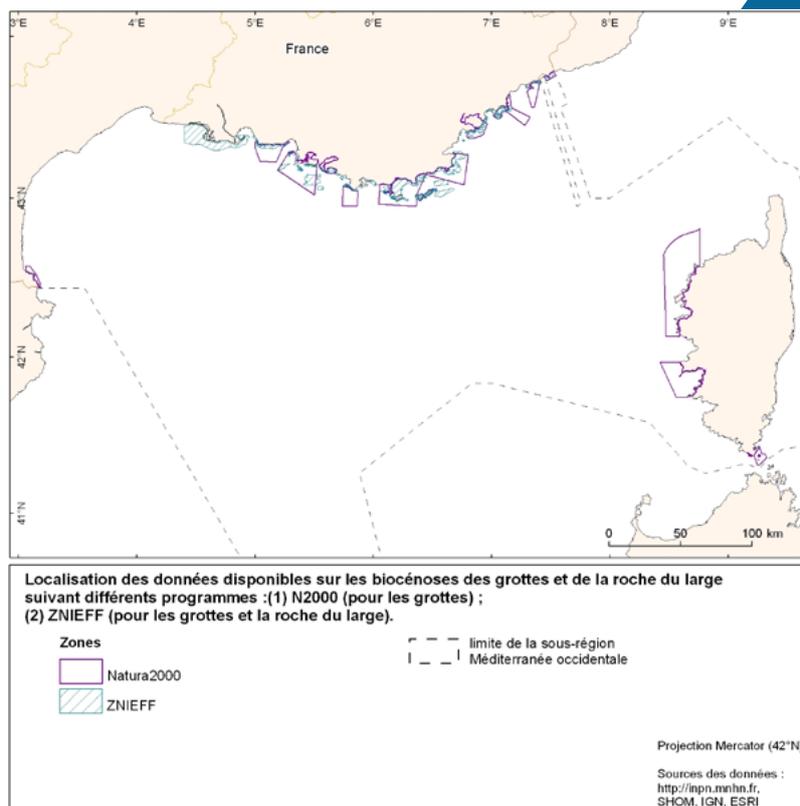


Figure 1 : Localisation des données disponibles sur les biocénoses des grottes et de la roche du large suivant différents programmes : Natura 2000 (pour les grottes), Znieff (pour les grottes et la roche du large) (Sources : Inventaire national du patrimoine naturel, SHOM, IGN, ESRI, juin 2011).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] PNUE-PAM-CAR/ASP, 2007. Manuel d'interprétation des types d'habitats marins pour la sélection des sites à inclure dans les inventaires nationaux de sites naturels d'intérêt pour la Conservation. Pergent G., Bellan-Santini D., Bellan G., Bitar G., Harmelin J.G. eds., CAR/ASP publ., Tunis : 199pp.
- [2] Bensettiti F. et Trouvilliez J., 2009. *Rapport synthétique des résultats de la France sur l'état de conservation des habitats et des espèces conformément à l'article 17 de la directive habitats. Rapport SPN 2009/12*, MNHN-DEGB-SPN, Paris, 48 p.
- [3] Pérès J.-M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée, Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume, Bull, 31, fasc. 47 : 1-37.
- [4] Laborel J., Pérès J.-M., Picard J., Vacelet J., 1961. Étude directe des fonds des parages de Marseille de 30 à 300m avec la soucoupe plongeante Cousteau, Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 58 (1206) : 1-5, 5 p.
- [5] Pluquet F., 2006. Evolution récente et sédimentation des plates-formes continentales de la Corse. Thèse de doctorat, Université de Corse - Pascal Paoli, 300 p.
- [6] Glemarec M. et Bellan-Santini D., 2004. Habitats marins. In : Bensettiti F., Bioret F., Roland J. (Coord.), Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Habitats Côtiers. « Cahiers d'habitats » - Natura 2000. Tome 2 + Cédérom. MATE/MAP/MNHN. Ed. La Documentation Française, Paris : 33-150.
- [7] Pérez T., Garrabou J., Sartoretto S., Harmelin J.G., Francour P., Vacelet J., 2000. Mortalité massive d'invertébrés marins : un événement sans précédent en Méditerranée nord-occidentale. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 323(10) : 853-865.
- [8] Garrabou J., Coma R., Bensoussan N., Bally M., Chevaldonné P., Cigliano M., Diaz D., Harmelin J.G., Gambi M.C., Kersting D.K., Ledoux J.B., Lejeusne C., Linares C., Marschal C., Perez T., Ribes T., Romano H., Serrano J., Torrents T., Zabala E., Zuberer S., Cerrano A., 2009. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5): p. 1090-1103.
- [9] Bonhomme P., Ganteaume A., Bellan G., Cadiou G., Emery E., Clabaut P., Bernard G., Hervé G., Bourcier M., Boudouresque C.F., 2005. Étude et cartographie des biocénoses marines des calanques de Marseille à Cassis, y compris l'archipel de Riou. Phase 3 : Rapport final. Contrat GIS Posidonie-IFREMER-COM/GIP des Calanques. 1-156.
- [10] Vacelet J., Boury-Esnault N., Harmelin J.-G., 1994. Hexactinellid cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep-Sea Research*, 41, 965-973.
- [11] Vacelet J., Boury-Esnault N., 1996. A new species of carnivorous sponge (Demospongiae: Cladorhizidae) from a Mediterranean cave. In: Willenz P. (Ed.), Recent Advances in Sponge Biodiversity Inventory and Documentation. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 66(Suppl.), 109-115.
- [12] Chevaldonné P., Lejeusne C., 2003. Regional warming-induced species shift in north-west Mediterranean marine caves. *Ecology Letters* 6 : 371-379.
- [13] Lejeusne C. et Chevaldonné P., 2005. Population structure and life history of *Hemimysis margalefi* (Crustacea: Mysidacea), a "thermophilic" cave-dwelling species benefiting from the warming of the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 287: 189-199.