

Biodiversité des habitats cryptiques marins du parc national de Port-Cros (Méditerranée, France). Assemblages de bryozoaires d'une grotte sous-marine et des faces inférieures de pierres

Jean-Georges HARMELIN*

Résumé : Cette étude avait pour but de comparer les peuplements de bryozoaires d'habitats cryptiques peu profonds différant nettement par leur taille. Une grotte sous-marine et les faces inférieures de pierres plates ont été échantillonnées dans le parc national de Port-Cros (France, Méditerranée). Les deux habitats étaient localisés à la même profondeur (8 m), avaient la même orientation (ouest), et étaient contigus à un même ensemble de communautés associées aux fonds rocheux et prairies à *Posidonia oceanica*. La grotte de Bagaud, une cavité relativement petite (10 m de long), sombre, est divisée en deux chambres. Les parois de cette grotte reçoivent des dépôts d'oxydes de manganèse, dont l'origine est un suintement d'eau douce d'intensité variable, situé dans la salle postérieure. Les petites dalles échantillonnées étaient accumulées en amas stables entre les rochers le long de la pointe de la Galère (côte nord de l'île de Port-Cros). Les deux habitats présentaient des communautés de structure nettement différentes en termes de taux de couverture des grands groupes. Les éponges et les bryozoaires occupaient respectivement les 1^{er} et 2^e rangs dans la grotte et la hiérarchie inverse était observé sous les dalles. L'assemblage de bryozoaires des dalles était deux fois plus riche que celui de la grotte (59 vs. 29 espèces) sur une même surface échantillonnée (1400-1500 cm²). Toutefois, les deux assemblages appartenaient au même pool d'espèces cryptiques, comme l'indiquaient (i) la forte proportion des espèces de l'assemblage cavernicole (83%) qui étaient aussi présentes sous les dalles, et (ii) la présence commune de *Crassimarginatella solidula* et *Puellina radiata* parmi les cinq premières dominantes en couverture dans les deux assemblages. Les deux assemblages présentaient des différences marquées en structure taxonomique, principalement dues aux faibles proportions de Cyclostomata dans la grotte et d'*Anascina* sous les dalles. L'environnement minéralogique particulier de la grotte (dépôts d'oxydes de manganèse) et la pollution naturelle qui en résulte sont peut-être en partie responsables, avec l'exposition à la houle, de la faible diversité en bryozoaires de cette grotte et de l'exclusion partielle des cyclostomes.

Abstract: Biodiversity of marine cryptic habitats in the national park of Port-Cros (France, Mediterranean). Bryozoa assemblages from a submarine cave and undersides of stones. The aim of this study was to compare the bryozoan faunas from shallow-water cryptic habitats that clearly differ in size. A submarine cave and undersides of flat stones

* Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France. Courel : jharmel@com.univ-mrs.fr

were sampled in the national park of Port-Cros (France, Mediterranean). Both habitats were located at the same depth (8 m), had the same orientation (West), and were adjacent to the same set of communities associated to rocky bottoms and *Posidonia* meadows. The Bagaud cave, a relatively small (10 m long), dark cavity, is divided in two rooms. The cave walls receive deposits of manganese oxides, produced from a variable freshwater oozing in the back room. The sampled flat stones were accumulated in stable piles among rocks along Galère headland (North coast of Port-Cros Is.). There were clear between-habitat differences in community structure based on the cover rate of higher taxa. Sponges and bryozoans occupied respectively the 1st and 2nd rank in the cave and the reverse was observed on the stone undersides. The bryozoan assemblage on stones was two-fold richer than the cave one (59 vs. 29 species) in similarly sized samples (1400-1500 cm²). However, both assemblages belonged to the same cryptic species pool as attested by (i) the high proportion of species from the cave assemblage (83%) that also occurred on stones, and (ii) the ranking of *Crassimarginatella solidula* and *Puellina radiata* among the top five dominants in cover in both habitats. The two assemblages showed clear differences in taxonomic structure, mainly due to particularly low proportions of Cyclostomata in the cave and of *Anascina* under the stones. The peculiar mineralogical environment of the cave (Mn oxide deposits) and the resulting natural pollution may be partly responsible, together with wave exposure, of the low diversity of the cave assemblage and of the partial exclusion of the cyclostomes.

INTRODUCTION

Les habitats cryptiques sont très largement représentés dans les fonds rocheux et bioconstruits actuels (e.g. Ginsburg, 1983; Harmelin, 2000 ; Riedl, 1966) ou passés (e.g. Kobluk, 1981 ; Voigt, 1987). Ils correspondent à des cavités présentant un large éventail de dimensions internes. Les cavités qui sont colonisées par les invertébrés sessiles peuvent se distribuer en trois grandes classes de taille : (1) les biotopes mégacryptiques comprenant les grottes, elles-mêmes de taille très variable, de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres de long, (2) les biotopes mésocryptiques, qui consistent en cavités de taille moyenne, comprise entre quelques dizaines de centimètres à 1-2 m de long, tels que les espaces formés par les accumulations de blocs rocheux, et (3) les biotopes méiocryptiques, de petites dimensions, d'origine très diverse, comme les faces inférieures de petits blocs, de coquilles et d'objets divers, les anfractuosités des roches et des constructions biogéniques, y compris les rhizomes de *Posidonia oceanica*. Cette diversité d'origine fait que, contrairement aux grottes sous-marines, les petits habitats cryptiques sont largement répandus sur l'ensemble du plateau continental, que le substrat de base soit rocheux ou meuble.

Ces trois catégories d'habitats sont souvent mêlées dans un même secteur géographique et peuvent alors constituer un réseau que les éléments de populations d'espèces à faible capacité de dispersion larvaire, comme la plupart des bryozoaires, peuvent occuper. Ceci est supposé leur fournir la capacité d'étendre leur répartition géographique et de connecter les grottes superficielles et les habitats de la pente continentale (Harmelin, 1986).

La présente étude avait pour objectif de comparer la diversité et la composition des peuplements de bryzoaires d'une grotte sous-marine et des faces inférieures de pierres situées à proximité, un habitat méiocryptique très commun dans la zone littorale. La seule grotte sous-marine du parc national de l'île de Port-Cros a ainsi été échantillonnée parallèlement à des petites dalles de schiste accumulées à la même profondeur dans la même localité (Fig. 2).

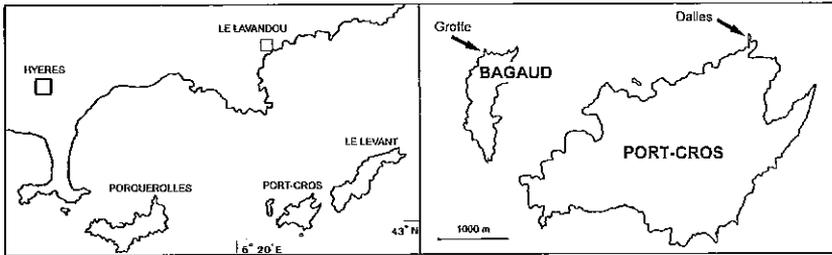


Fig. 1. - Localisation des sites d'études : l'archipel d'Hyères, les îles de Port-Cros et de Bagaud et les deux habitats cryptiques, la grotte et les faces inférieures de petites dalles

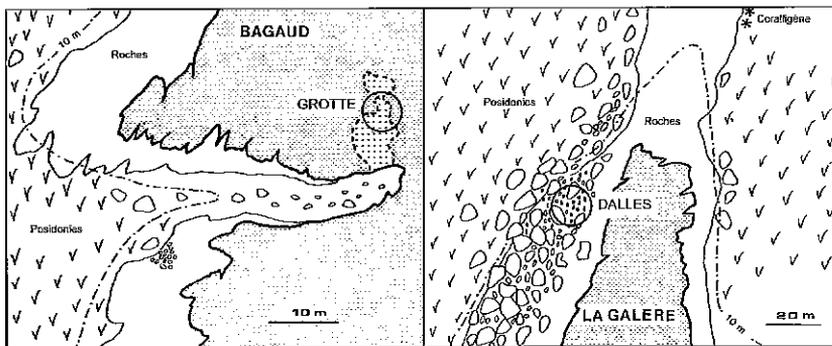


Fig. 2. - Localisation des deux sites cryptiques étudiés : la grotte, sur la face ouest de Bagaud et les petites dalles de la pointe de la Galère, sur la face nord de Port-Cros.

MATERIEL ET METHODES

Sites étudiés

La grotte étudiée est la seule grande cavité connue dans la zone de Port-Cros (Boury-Esnault *et al.*, 1987 ; Harmelin *et al.*, 2002). Elle est située sur la face ouest de l'île Bagaud, au fond d'une petite indentation étroite et profonde de la côte (Fig. 2). Contrairement aux grottes de la région marseillaise, elle n'a pas une origine karstique et sa formation paraît résulter d'un accident stratigraphique dans les couches métamorphiques (quartzo-phyllades). La profondeur au plancher est d'environ 8 m au niveau du porche, dont la hauteur est de 3 m. Elle est composée de deux petites salles séparées par un couloir court et étroit se terminant par une chatière. La longueur totale de la grotte est d'environ 10 m. Du

fait de sa disposition topographique et de sa configuration, il y a une atténuation très rapide de la lumière, mais le confinement paraît modéré. Cette grotte est en effet soumise à des actions hydrodynamiques sans doute importantes lors des tempêtes d'ouest et de sud-ouest, comme l'attestent les débris organiques (principalement feuilles de *Posidonia oceanica*) accumulés jusque dans la partie la plus reculée. Les parois du couloir et de la salle terminale sont fortement noircies par des oxydes de manganèse. Le dépôt d'enduits d'oxydes de manganèse et de fer est un phénomène observé dans la plupart des grottes obscures et sur les roches de l'étage bathyal (Allouc et Harmelin, 2001). Dans la grotte de Bagaud, le dépôt de manganèse est intense, en particulier au niveau d'un point d'infiltration d'eau douce (Allouc et Harmelin, 2001 ; Boury-Esnault *et al.*, 1987). Cet apport d'eau douce reste relativement faible même en période de pluies et ne modifie pas la salinité de la première salle, qui reste identique à celle du milieu extérieur (38,1-38,4‰) (Boury-Esnault *et al.*, 1987). Malgré sa petite taille, cette grotte accueille de nombreux organismes très typiques des habitats cavernicoles obscurs, tels que l'éponge Pharétronide *Petrobiona massiliana*, le Mysidacé *Hemimysis margalefi* (identification M. Ledoyer), la crevette *Stenopus scaber*, le Décapode *Herbstia condyliata*, les poissons *Apogon imberbis* et *Oligopus ater* (Boury-Esnault *et al.*, 1987 ; Harmelin *et al.*, 2002).

Les dalles de schiste étudiées, de taille variable, étaient accumulées sur le flanc ouest de la pointe de La Galère (côte nord de Port-Cros) à une profondeur de 7-8 m (Fig. 2), sur une pente rocheuse, entre des gros blocs éboulés entre -6 et -15 m. Un herbier à *Posidonia oceanica*, présent en petites taches sur la roche, puis de manière continue à partir de -15 m jusque vers 32-34 m de profondeur, complète cet ensemble d'espaces mésocryptiques et méiocryptiques. Cet assemblage de biotopes est très commun autour de Port-Cros (Harmelin, 1993), comme sur le reste des côtes rocheuses de Méditerranée. La pointe de La Galère se prolonge vers le nord par une dorsale sous-marine qui se termine à 42 m sur du sable détritique. Les flancs de cette dorsale portent à partir de 20-25m des massifs de concrétionnement coralligène, biotope dont la complexité et la richesse en microhabitats cryptiques est connue (Hong, 1982). Le site des dalles est exposé aux houles d'ouest et est fréquemment parcouru par un courant de direction nord-sud. Les faces supérieures des dalles reçoivent un éclairage fort, dont la valeur moyenne à -10 m à 12 h TU par temps clair et ensoleillé est de 480 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ en mars et de 620 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ en septembre (quantamètre Lycor LI 185 B). Les faces exposées des dalles étudiées sont occupées par des algues photophiles (*Acetabularia*, *Padina*, etc.). Des algues sciaphiles encroûtantes (*Peyssonnelia* et Corallinacées) occupent les rebords des dalles et une partie des faces cachées des dalles les plus exposées. Ces faces cachées abritent une riche faune sciaphile qui comprend l'éponge Pharétronide cavernicole *Petrobiona massiliana*.

Deux bryozoaires ascophores marquent par leur abondance la physiologie du peuplement des parois exposées et des blocs : *Reptadeonella violacea* qui encroûte les substrats les plus éclairés et *Myriapora truncata*, dont les robustes colonies arborescentes sont établies à l'abri des gros blocs.

Echantillonnage

Dans la grotte, les bryozoaires ont été échantillonnés sur des parois verticales et surplombantes très anfractueuses dans le fond de la première salle et le couloir d'accès à la deuxième salle. L'éclairage était très diminué ou quasi nul. Les prélèvements ont été faits par grattage et bris de portions de paroi. La surface totale de substrat échantillonnée était d'environ 1500 cm². L'étude de l'assemblage bryozoologique des faces inférieures des dalles de la Galère a pris en compte dix dalles prélevées à 8 m de profondeur dans la couche supérieure des empilements. La surface unitaire de ces substrats variait de 77 à 225 cm² et la surface totale échantillonnée était d'environ 1400 cm².

Dans la plupart des cas, les bryozoaires ont été examinés à sec sous la loupe binoculaire. Certains d'entre eux ont nettoyés à l'eau de javel, métallisés et observés au microscope électronique à balayage.

Le pourcentage de couverture des principaux groupes composant la faune fixée sur les parois de la partie postérieure de la salle 1 de la grotte de Bagaud et des faces inférieures des dalles de La Galère a été évalué par examen à la loupe binoculaire de portions de substrat en utilisant la méthode des points de rencontre (Sutherland et Karlson, 1977). Un oculaire muni d'un quadrillage sur lequel sont marqués 10 points disposés au hasard permet, par déplacement désordonné du substrat 15 à 30 fois de suite, la quantification des coïncidences entre points (soit 150 à 300 points) et les différentes catégories observées. Cette donnée est transformée en surface relative occupée par ces catégories. Pour cette évaluation, six portions de parois de la grotte de Bagaud et les dix dalles de La Galère ont été prises en compte.

L'évaluation de la surface couverte par les différentes espèces de bryozoaires a été effectuée par la méthode des quadrats (Weinberg, 1981), adaptée à l'observation à la loupe binoculaire, qui est plus précise que la précédente pour les espèces peu abondantes. Un oculaire muni d'un quadrillage de 100 carreaux couvrant 1 cm² était utilisé sur la loupe. La couverture relative d'une colonie est quantifiée par le nombre de carreaux qu'elle occupe dans le champ observé. Selon la taille du substrat, 15 à 50 champs oculaires ont été considérés.

RESULTATS

La composition de la couverture biotique des parois de la partie postérieure de la salle 1 de la grotte se caractérise par l'absence d'ascidies et d'algues calcaires dans les placettes échantillonnées,

tandis que les scléractiniaires ne sont pas représentés sous les dalles alors qu'ils sont fréquents dans la grotte. Toutefois, ces deux communautés diffèrent surtout par la hiérarchie de leurs deux composants principaux, les spongiaires et les bryozoaires, dont les rangs d'abondance en termes de taux de couverture sont inverses dans les deux habitats (Tableau 1). Les spongiaires occupent le premier rang dans la grotte avec près de 34% de couverture du substrat et seulement 12% sous les dalles. Inversement, les bryozoaires monopolisent plus de 50% de la surface des dalles avec une grande régularité (coefficient de variation, CV = 14%) et n'occupent, en moyenne, que 18% de la surface des parois de la grotte de Bagaud, avec une variabilité plus grande (CV = 34%).

Avec 29 espèces de bryozoaires répertoriées, la grotte est deux fois moins riche que les dalles. La diversité en bryozoaires des faces inférieures de celles-ci est exceptionnelle puisque 59 espèces ont été répertoriées sur une surface correspondant à un carré d'environ 38 cm de côté. Ces substrats présentent une forte densité en espèces de bryozoaires, qui varie, selon les dalles, de 0,08 à 0,23 espèces par cm². La plus forte valeur a été observée sur une dalle de 77 cm² avec 18 espèces. Il y a une relation positive modérément significative entre la surface des dalles et le nombre d'espèces portées par celles-ci ($r = 0,631$, $p = 0,05$). La taille des dalles intervient beaucoup plus significativement, par une corrélation négative, sur le pourcentage de couverture de l'espèce dominante sur chaque dalle ($r = -0,858$, $p < 0,001$).

Tableau 1. Pourcentage moyen de couverture (écart-type entre parenthèses) des principaux groupes d'organismes encroûtants présents sur les parois de la partie postérieure de la salle 1 de la grotte de Bagaud et sous les petites dalles de La Galère.

Groupes	Grotte	Dalles
Spongiaires	33,5 (11,4)	11,9 (5,09)
Bryozoaires	18,3 (6,24)	52,20 (7,33)
Scléractiniaires	5,53 (4,10)	0
Polychètes Serpulides	5,37 (3,11)	7,72 (2,97)
Crustacés Cirripèdes	0,50 (0,55)	0,67 (0,46)
Foraminifères	0,14 (0,17)	0,72 (0,67)
Mollusques Bivalves	0,12 (0,09)	0,30 (0,47)
Brachiopodes	0,11 (0,20)	0,13 (0,33)
Ascidies	0	1,37 (0,70)
Algues calcaires	0	0,85 (1,42)
TOTAL	63,5 (17,50)	75,80 (4,52)

Les espèces de la grotte sont dans leur grande majorité (82,8%) aussi présentes sous les dalles de La Galère (Tableau 2). Toutefois, du fait de la disparité de richesse spécifique entre les deux habitats, l'indice de similarité de Jaccard est seulement de 0,38. Les cinq espèces de la

grotte absentes de l'assemblage des dalles sont des Ascophorina (*Celleporina canariensis*, *Escharina porosa*, *Hemicyclopora collarina*, *Reteporella septentrionalis* et *Schizomavella mamillata*), qui n'ont qu'une contribution modeste (fréquence et couverture faibles) au peuplement de la grotte. Si l'on ne prend en compte que les espèces les plus abondantes, il y a une similitude notable entre les deux assemblages. Ainsi, parmi les 7 espèces composant le stock des cinq espèces dominantes en couverture dans les deux habitats (Tableau 3), l'espèce de premier rang d'abondance dans la grotte, *Puellina radiata*, occupe le quatrième rang sous les dalles et, inversement, celle de premier rang sous les dalles, *Crassimarginatella solidula*, atteint le quatrième rang dans la grotte. Les seules différences majeures entre les deux habitats observées dans ce stock de dominants sont l'absence du cribrimorphe *Figularia figularis* dans la grotte alors qu'il occupe le troisième rang d'abondance sous les dalles, et la très faible contribution dans la grotte de l'espèce de deuxième rang sous les dalles, *Fenestrulina malusii*.

Tableau 2. Liste des espèces de bryozoaires récoltées sur les parois de la grotte de Bagaud et les faces inférieures de petites dalles de La Galère.

Espèces	Grotte	Dalles
Cyclostomes		
<i>Annectocyma indistincta</i> Canu & Bassler, 1929	-	Xe
<i>A. major</i> (Johnston, 1838)	X	X
<i>Crisia</i> sp.	X	X
<i>Crisia cuneata</i> Maplestone, 1905	-	X
<i>C. sigmoidea</i> Waters, 1916	-	X
<i>Diplosolen obelia</i> (Johnston, 1838)	-	X
<i>Disporella</i> sp	-	X
<i>Entalophoroecia deflexa</i> (Couch, 1844)	-	X
<i>Eurystrotos compacta</i> (Hincks, 1880)	X	X
<i>E. occulta</i> (Harmelin, 1976)	-	X
<i>Liripora amphorae</i> (Harmelin, 1976)	-	X
<i>L. violacea</i> (Harmelin, 1976)	X	X
<i>Plagioecia patina</i> (Lamarck, 1816)	-	X
<i>P. sarniensis</i> (Norman, 1864)	-	X
<i>Tubulipora aperta</i> Harmer, 1898	-	X
<i>T. hemiphragmata</i> Harmelin, 1976	-	X
Cheilostomes		
<i>Aetea sica</i> (Couch, 1844)	X	X
<i>Beania magellanica</i> (Busk, 1852)	-	X
<i>Brodiaella armata</i> (Hincks, 1861)	-	X
<i>Bugula flabellata</i> (Thompson, 1847)	-	X
<i>Cellepora pumicosa</i> (Pallas, 1766)	-	X
<i>Celleporaria sardonica</i> (Waters, 1879)	-	X
<i>Celleporina caminata</i> (Waters, 1879)	X	X
<i>C. canariensis</i> Aristegui Ruiz, 1989	X	-
<i>Chorizopora brongnarti</i> (Audouin, 1826)	-	X
<i>Copidozoum planum</i> (Hincks, 1880)	X	X
<i>Coronellina fagei</i> (Gautier, 1962)	X	X
<i>Crassimarginatella crassimarginata</i> (Hincks, 1880)	X	X
<i>C. maderensis</i> (Waters, 1898)	X	X

<i>C. solidula</i> (Hincks, 1860)	X	X
<i>Ellisina gautieri</i> Fernandez Pulpeiro & Reverter Gil, 1993	-	X
<i>Escharella hexaespinoza</i> Aristegui, 1986	-	X
<i>Escharina dutertrei</i> (Audouin, 1826)	X	X
<i>E. hyndmanni</i> (Johnston, 1847)	X	X
<i>E. porosa</i> (Smitt, 1873)	X	-
<i>E. vulgaris</i> (Moll, 1803)	X	X
<i>Escharoides coccinea</i> (Abildgaard, 1806)	X	X
<i>Fenestulina malusii</i> (Audouin, 1826)	X	X
<i>Figularia figularis</i> (Johnston, 1847)	-	X
<i>Gregarinidra gregaria</i> (Heller, 1867)	-	X
<i>Hemicyclopora collarina</i> Canu & Lecointre, 1930	X	-
<i>Hincksina flustroides</i> (Hincks, 1877)	-	X
<i>Hippopleurifera pulchra</i> (Manzoni, 1870)	-	X
<i>Onychocella marioni</i> Jullien, 1881	X	X
<i>Parasmittina rouvillei</i> (Calvet, 1902)	-	X
<i>Porella minuta</i> (Norman, 1868)	X	X
<i>Puellina cassidainsis</i> Harmelin, 1984	X	X
<i>P. hincksi</i> (Friedl, 1917)	X	X
<i>P. innominata</i> (Couch, 1844)	X	X
<i>P. pedunculata</i> Gautier, 1956	X	X
<i>P. picardi</i> Harmelin, 1988	-	X
<i>P. radiata</i> (Moll, 1804)	X	X
<i>Reptadeonella violacea</i> (Johnston, 1847)	-	X
<i>Reteporella septentrionalis</i> (Harmer, 1933)	X	-
<i>Rhynchozoon digitatum</i> (Waters, 1879)	-	X
<i>Schizomavella cuspidata</i> (Hincks, 1880)	-	X
<i>S. discoidea</i> (Busk, 1859)	X	X
<i>S. hastata</i> (Hincks, 1862)	-	X
<i>S. mamillata</i> (Hincks, 1880)	X	-
<i>Schizoporella dunkeri</i> (Reuss, 1848)	-	X
<i>S. magnifica</i> Hincks, 1886	-	X
<i>S. unicornis</i> (Johnston, 1847)	-	X
<i>Schizotheca fissa</i> (Busk, 1856)	-	X
<i>Smittina inerma</i> (Calvet, 1906)	-	X
Nombre total d'espèces	29	59

Tableau 3. Pourcentage de couverture du substrat des cinq bryozoaires les plus abondants dans la grotte de Bagaud et sous les petites dalles de La Galère et rang correspondant (entre parenthèses).

Espèces	Grotte	Dalles
<i>Crassimarginatella crassimarginata</i>	0,88 (5)	0,59 (18)
<i>C. solidula</i>	0,93 (4)	4,67 (1)
<i>Escharina vulgaris</i>	2,43 (2)	2,91 (5)
<i>Escharoides coccinea</i>	2,33 (3)	1,94 (9)
<i>Fenestulina malusii</i>	< 0,01	4,23 (2)
<i>Figularia figularis</i>	0	3,70 (3)
<i>Puellina radiata</i>	9,91 (1)	2,92 (4)

Les deux peuplements présentent des différences évidentes de structure taxonomique basée sur la richesse en espèces des Cyclostomes et des deux sous-classes de Chéilostomes, Anascina et

Ascophorina (Fig. 3 - $\chi^2 = 6,25$, $p < 0,05$). Sous les dalles, le rapport Cyclostomata / Ascophorina est ainsi beaucoup plus élevé que dans la grotte (0,41 vs 0,22), où seulement quatre espèces de cyclostomes ont été répertoriées contre 16 sous les dalles (Tabl. 4). On note aussi une proportion particulièrement faible d'Anascina sous les dalles (Fig. 3). Seulement 5 espèces de cribrimorphes ont été répertoriées dans la grotte mais leur abondance, en surface couverte, est nettement supérieure à celle des 24 autres espèces cumulées (Tabl. 4). Cette prédominance est surtout le fait de *P. radiata*. L'abondance relative des 7 espèces de cribrimorphes trouvées sous les dalles est nettement plus faible que dans la grotte, mais atteint quand même 20%.

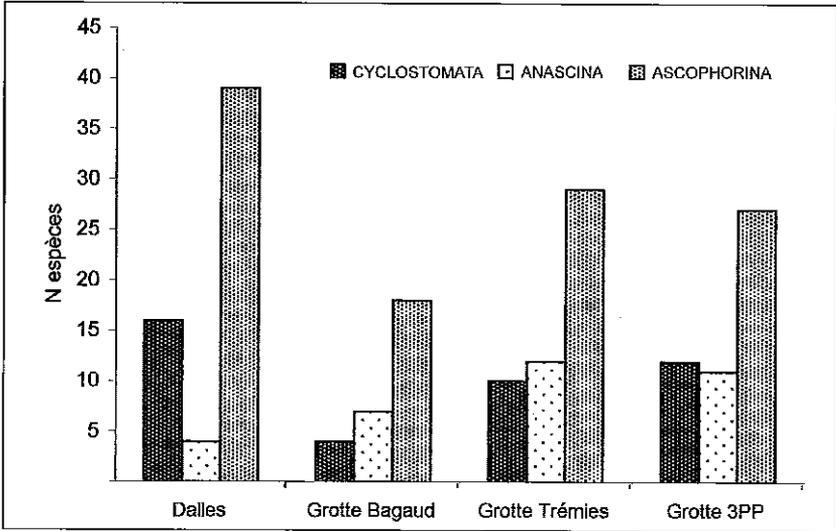


Fig. 3. - Nombres d'espèces de cyclostomes et de chéilostomes (Anascina et Ascophorina) sous les dalles de la Galère, dans la grotte de Bagaud et dans deux vastes grottes proches de Cassis (grotte des Trémies) et de La Ciotat (grotte des 3PP).

Tableau 4. Nombre d'espèces et abondance relative (% , entre parenthèses) de trois subdivisions de bryozoaires répertoriés sur les parois de la grotte de Bagaud et sous les petites dalles de La Galère.

Bryozoaires	Grotte	Dalles
Cyclostomes	4 (0,33)	16 (8,62)
Chéilostomes Cribrimorphes	5 (57,08)	7 (20,43)
Autres Chéilostomes	20 (42,59)	36 (70,95)

Parmi les espèces à faible fréquence dans les deux peuplements, on note la présence de deux espèces de Romancheinidae (classification non publiée de D.-P. Gordon, 2001) dont le statut taxonomique est sujet à discussion.

Une colonie de *Hemicyclopora* trouvée dans la grotte, au fond de la salle 1, a été attribuée à *H. collarina* Canu et Lecomte, 1930 (Fig. 4), une espèce connue du Néogène (Moissette, 1988). La forme actuelle a été récoltée en quelques rares occasions dans les habitats cryptiques de Méditerranée nord occidentale (Harmelin, données non publiées). Elle est très proche et peut-être synonyme de *H. dentata* Lopez de la Cuadra & García-Gómez, 1991, qui a été décrite des parages de Gibraltar.

Une colonie ovicellée de *Escharella*, présente sous une dalle de la Galère, a été attribuée provisoirement à *E. hexaespina* Aristegui, 1986, une espèce actuelle décrite des Canaries. Cette espèce a été mise en synonymie avec *E. praealta* (Calvet, 1907) par Lopez de la Cuadra et García-Gómez (1993), qui ont décrit ultérieurement une autre espèce de *Escharella* : *E. quadrata* Lopez de la Cuadra et García-Gómez, sous-pressé, à partir d'une colonie de Minorque (Baléares). La colonie trouvée sous les dalles présente des caractères intermédiaires entre *E. praealta* (forme de la lyrule) et *E. quadrata* (taille des autozoïdes).

Le matériel récolté dans la grotte de Bagaud a confirmé la capacité particulière de *Puellina radiata* de fixer les oxydes métalliques, qui avait déjà été remarquée dans d'autres grottes méditerranéennes. Le dépôt d'oxydes de manganèse sur les colonies de bryozoaires et sur d'autres organismes épibenthiques, comme les serpules, paraît beaucoup plus rapide que dans les autres grottes connues. Le degré de noircissement des parties exposées des zoïdes, qui augmente avec leur âge, est un bon marqueur des phases de croissance des colonies (Harmelin, 2000). Dans la grotte de Bagaud, ce phénomène est particulièrement marqué (Fig. 5).

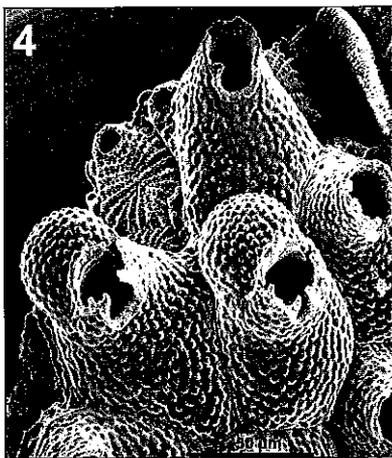


Fig. 4. - *Hemicyclopora collarina*. Bordure d'une colonie avec deux zoïdes ovicellés, recouvrant une colonie de *Puellina radiata*. Grotte de Bagaud, salle 1



Fig. 5. - *Puellina radiata*, autozoïde recouvert d'enduit d'oxydes de manganèse. Grotte de Bagaud, salle 1.

DISCUSSION

Les deux types de biotopes cryptiques, d'échelle très différente pour la ressource spatiale exploitée par la faune sessile, présentent des similitudes au niveau de leur peuplement en bryozoaires, mais aussi des différences notables de structure, tant au niveau de leurs communautés qu'au sein des assemblages de bryozoaires. Les différences les plus évidentes concernent (1) la hiérarchie des deux groupes qui dominent en couverture du substrat, le premier rang étant tenu par les éponges dans la grotte et par les bryozoaires sous les dalles, et (2) la richesse spécifique en bryozoaires, nettement plus faible dans la grotte que sous les dalles.

L'assemblage de la grotte de Bagaud est également plus pauvre que celui d'autres grottes méditerranéennes, généralement plus grandes, dans lesquelles un échantillonnage représentatif a été fait (Harmelin, 1969, 1985, 1997 ; Zabala et Gili, 1985). Ainsi, la vaste grotte karstique des Trémies (proche de Cassis) et celle des 3PP (proche de La Ciotat), aussi vaste mais non karstique, abritent chacune une cinquantaine d'espèces de bryozoaires en zone obscure (Figure 3). La petite taille de la grotte de Bagaud peut être un facteur déterminant de sa relative pauvreté et de l'absence de certaines espèces, mais la faible profondeur de l'entrée, les contraintes hydrodynamiques qui en résultent, et l'environnement minéralogique particulier de cette grotte ont certainement une part de responsabilité. La relation entre la taille de l'habitat et sa richesse spécifique a été largement débattue, en particulier dans le cadre de la réflexion sur le peuplement des îles sous l'impulsion du travail fondateur de MacArthur et Wilson (1967). Dans le cas de la grotte de Bagaud, sa petite taille peut être considérée comme un facteur limitant pour la diversité des microhabitats potentiels, tout comme son exposition et son architecture. En particulier, les emplacements présentant un caractère cryptique accentué, qui sont particulièrement favorables aux bryozoaires du fait de la diminution de la compétition inter-clades (Harmelin, 2000), sont peu représentés dans cette grotte.

La différence de structure taxonomique entre les deux assemblages est aussi flagrante. La faible diversité des cyclostomes observée dans la grotte de Bagaud n'est pas une règle générale en milieu cryptique. Au contraire, leur proportion dans les assemblages de bryozoaires des habitats cryptiques méditerranéens augmente avec le degré de confinement de ces derniers et la réduction de l'espace (Harmelin, 2000). Ainsi, dans la partie obscure de la grotte des 3PP, le rapport cyclostomes / ascophores est similaire (0,44) à celui observé sous les dalles de La Galère, et ainsi très supérieur à celui noté dans la grotte de Bagaud (Figure 3). Les tendances observées dans la structure du peuplement de grottes soumises à des actions hydrodynamiques (grotte de la Triperie ; Harmelin, 1985) et, inversement, l'accroissement marqué

du rapport cyclostomes / ascophores dans les parties les plus reculées des vastes grottes (Harmelin, 2000), pourraient indiquer que l'exclusion partielle des Cyclostomes de la grotte de Bagaud est une conséquence de son exposition à certains régimes de houle.

Cependant, cette pauvreté en cyclostomes peut aussi être en relation avec une autre source de stress : la production exceptionnelle d'oxydes de manganèse dans la partie postérieure de cette grotte. Ce dépôt constitue un cas remarquable de pollution naturelle par des métaux lourds. Des observations et des expérimentations récentes (Harmelin et Capo, sous-presse) ont montré la grande sensibilité des cyclostomes à la pollution, qui se manifestait par leur raréfaction rapide dans les microhabitats cryptiques de la zone touchée par les rejets de l'égout de Marseille. Ainsi, l'espèce commune *Diplosolen obelia* était exclue des sites les plus pollués alors qu'elle abondait dans les sites modérément ou peu pollués. Ce *Diastoporidae* était présent sous les dalles de la Galère et dans d'autres habitats cryptiques de Port-Cros (Harmelin, 1977 et données non publiées), mais n'a pas été répertorié dans la grotte. L'exclusion rapide des grands ascophores dressés, tels que *Adeonella calveti*, *Smittina cervicornis* ou *Reteporella* spp., est aussi un trait marquant des zones polluées (Harmelin et Capo, sous-presse). Leur absence dans la grotte de Bagaud, à l'exception de quelques colonies de *Myriapora truncata* vers le porche, semble toutefois plutôt attribuable à l'exposition de ce site.

Bien qu'il y ait une grande disparité de richesse spécifique entre les assemblages de la grotte et des dessous de dalles, ceux-ci appartiennent au même pool général des espèces cryptiques puisque 83% des espèces répertoriées dans la grotte de Bagaud (24 espèces) étaient aussi présentes sous les dalles de La Galère.

L'assemblage de bryozoaires sous les dalles de La Galère est remarquable tant par sa diversité (59 espèces) que par son taux de couverture (> 50%), très supérieurs à ce qui a été observé dans la grotte de Bagaud. Le succès des bryozoaires dans cet habitat méiocryptique évoque les faciès plurispécifiques de bryozoaires encroûtants rencontrés à certains niveaux des grottes méditerranéennes de vastes dimensions (Harmelin, 1985, 2000). Ces faciès de bryozoaires cavernicoles semblent être toujours associés à l'écotone séparant, d'une part, les chambres antérieures semi-obscurées, où l'espace est saturé par une communauté à forte biomasse dominée par les spongiaires et, d'autre part, les chambres postérieures obscures, où règnent de fortes contraintes physiques et surtout trophiques (Fichez, 1990 ; Harmelin *et al.*, 1985). Cette même prépondérance des bryozoaires encroûtants se double d'une similitude notable dans la composition spécifique. Ainsi, 72% des espèces de l'assemblage des dalles de La Galère sont aussi observées dans le faciès de bryozoaires de la grotte des Trémies (Cassis). Il est intéressant de remarquer que dans les cas des dalles étudiées, il y a une contraction extrême de la succession classique des

peuplements observée entre l'extérieur et l'intérieur des grottes sous-marines de Méditerranée (Bianchi et Morri, 1994 ; Laborel et Vacelet, 1959 ; Harmelin *et al.* 1985). En effet, le peuplement d'algues photophiles qui couvre la face supérieure des substrats n'est séparé du faciès à bryozoaires cryptiques que par une étroite bande d'algues sciaphiles encroûtantes, sans que la communauté des zones semi-obscurées à spongiaires dominants puisse se manifester. Le contraste bionomique entre les deux faces des dalles témoigne de la stabilité de ces substrats (Rützler, 1965), qui sont souvent soudés entre eux par des algues encroûtantes. La forte sélectivité des faces cachées des petits substrats pour les bryozoaires est observée dans de nombreux environnements, comme les accumulations de débris de coraux récifaux (Choi et Ginsburg, 1983) ou les dépôts de coquilles (Eggleston, 1972 ; Harmelin, 1977). Selon Jackson (1977), les petits substrats auraient une fonction de refuge par diminution des interactions compétitives, par accentuation du caractère aléatoire de l'identité des occupants et, aussi parce que certaines espèces peuvent échapper à la compétition spatiale en monopolisant le substrat. L'exclusion presque totale des spongiaires de cet habitat est certainement un élément très favorable aux bryozoaires. La forte densité en espèces de ce groupe sur les petits substrats et l'absence de dominance marquée de certaines espèces peuvent indiquer la faible dynamique (recrutement et croissance faibles) des composants de cet assemblage, qui autorise la coexistence de nombreuses espèces sans exclusion compétitive.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'une aide financière et logistique du parc national de Port-Cros. Nous remercions J. Allouc, Ecole Nationale Supérieure de Géologie de Nancy, pour les renseignements sur les enduits de manganèse, et Mme Bonin, COM, pour les dosages de salinité.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLOUC J., HARMELIN J.-G., 2001. — Les dépôts d'enduits manganoferrifères en environnement marin littoral. L'exemple de grottes sous-marines en Méditerranée nord-occidentale. *Bull. Soc. Géol., Fr.*, 172, 6 : 765-778.
- BOURY-ESNAULT N., FICHEZ R., HARMELIN J.G., VACELET J., ZIBROWIUS H., 1987. — *La grotte de Bagaud. Aspects faunistiques et écologiques.* Rapport PNPC 86036, Parc national de Port-Cros, 35 pp.
- BIANCHI C.-N., MORRI C., 1994. — Studio bionomico comparativo di alcune grotte marine sommerse: definizione di una scala di confinamento. *Grotte Marine d'Italia. Atti del Convegno Speleomar 91 e successivi contributi*, M. ALIVISI, P. COLANTONI, & P. FORTI, eds., *Memorie dell'Istituto Italiano di Speleologia*, 6(II) : 107-123.
- CHOI D.-R., GINSBURG R.-N., 1983. — Distribution of coelobites (cavity-dwellers) in coral rubble across the Florida Reef Tract. *Coral Reefs*, 2 : 165-172.
- EGGLESTON D., 1972. — Factors influencing the distribution of sub-littoral ectoprocts off the south of the Isle of Man (Irish Sea). *J. Nat. Hist.*, 6 : 247-260.

- FICHEZ R., 1990. – Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia*, 207 : 61-69.
- GINSBURG R.-N., 1983. – Geological and biological roles of cavities in coral reefs. *In Perspectives on coral reefs*, D.-J. BARNES, ed., Australian Institute of Marine Science Publications, Townsville : 148-153.
- HARME LIN J.-G., 1969. – Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise. Faunistique et écologie. *Téthys*, Fr., 1(3) : 793-806.
- HARME LIN J.-G., 1977. – Bryozoaires des îles d'Hyères : cryptofaune bryozoologique des valves vides de *Pinna nobilis* rencontrées dans les herbiers de Posidonies. *Trav. sci. Parc nat. Port-Cros*, Fr., 3 : 143-158.
- HARME LIN J.-G., 1985. – Bryozoan dominated assemblages in Mediterranean cryptic environments. *Bryozoan: Ordovician to Recent*, C. NIELSEN et G.-P. LARWOOD, ed., Olsen & Olsen, Fredensborg : 135-143.
- HARME LIN J.-G., 1986. – Patterns in the distribution of bryozoans in the Mediterranean marine caves. *Stygologia*, 2 : 10-25.
- HARME LIN J.-G., 1993. – *Invitation sous l'écume. Faune marine de Port-Cros*. Cahier de découverte n°10. Parc national de Port-Cros, Fr. : 1-84.
- HARME LIN J.-G., 1997. – Diversity of bryozoans in a Mediterranean sublittoral cave with bathyal-like conditions: role of dispersal processes and local factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 153 : 139-152.
- HARME LIN J.-G., 2000. – Ecology of cave and cavity dwelling bryozoans. *Proceedings of the 11th International Bryozoology Association Conference*, A. HERRERA CUBILLA et J.-B.-C. JACKSON, eds., Publ. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Republic of Panama : 38-53.
- HARME LIN J.-G., VACELET J., VASSEUR P., 1985. – Les grottes sous-marines obscures: un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, Fr., 11(3) : 214-229.
- HARME LIN J.-G., BOURY-ESNAULT N., FICHEZ R., VACELET J., ZIBROWIUS H., 2002. – Peuplement de la grotte sous-marine de l'île de Bagaud (parc national de Port-Cros, France, Méditerranée). *Scient. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr., 19
- HARME LIN J.-G., CAPO S., sous presse. – Effects of sewage on bryozoan diversity in Mediterranean rocky bottoms. *Proceedings of the 12th International Conference IBA*, P. WYSE JACKSON, C. BUTTLER & M. SPENCER JONES, eds., Balkema, Rotterdam.
- HONG J.-S., 1982. – Contribution à l'étude des peuplements d'un fond de concrétionnement coralligène dans la région marseillaise en Méditerranée nord-occidentale. *Bull. Kordi*, 4 : 27-51.
- JACKSON J.-B.-C., 1977. – Habitat area, colonization, and the development of epibenthic community structure. *Biology of benthic organisms*, B.-F. KEEGAN, P.-O. CEIDIGH & P.-J.-S. BOADEN, eds., Pergamon Press, Oxford : 349-358.
- KOBLUK, D.-R., 1981. – The record of cavity-dwelling (coelobiotic) organisms in the Paleozoic. *Can. J. Earth Sci.*, 18 : 181-190.
- LABOREL J., VACELET J., 1959. – Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *C. R. Acad. Sci. Paris (Série D)*, Fr., 248 : 2619-2621.
- LÓPEZ DE LA CUADRA J.-M., GARCÍA-GÓMEZ J.-C., 1991. – A new species of *Hemicyclopora* (Bryozoa, Cheilostomata) from the southern coast of Spain. *Bryozoaires Actuels et Fossiles : Bryozoa Living and Fossil*, F.P. Bigey, ed., *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr. Mém. HS* 1 : 213-218.
- LÓPEZ DE LA CUADRA J.-M., GARCÍA-GÓMEZ J.-C., 1993. – Little-known Atlantic Cheilostome Bryozoans at the entrance of the Mediterranean. *J. Nat. Hist.*, 27 : 457-469.
- LÓPEZ DE LA CUADRA J.-M., GARCÍA-GÓMEZ J.-C., 2001. – New and little-known ascophoran bryozoans from the Western Mediterranean, collected by 'Fauna Ibérica' expeditions. *J. Nat. Hist.*, 35, 11 : 1717-1732.
- MACARTHUR R.-H., WILSON E.-O., 1967. – *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton : 1-203.

- MOISSETTE P., 1988. – Faunes de bryozoaires du Messinien d'Algérie occidentale. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 102 : 1-351.
- RIEDL R., 1966. – *Biologie der Meereshöhlen*, Paul Parey, Hamburg : 1-636.
- RÜTZLER K., 1965. – Substratstabilität im marinen Benthos als ökologischer Faktor, dargestellt am Beispiel adriatischer Porifera. *Internat. Rev. gesamten Hydrobiol.*, 50, 2 : 281-292.
- SUTHERLAND J.-P., KARLSON R.-H., 1977. – Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 47 : 425-446.
- VOIGT E., 1987. – Thalassinoid Burrows in the Maastrichtian Chalk Tuff near Maastricht (The Netherlands) as a Fossil Hardground Microcavern Biotope of Cretaceous Bryozoans. *Bryozoa: Present and Past*, J.-R.-P. Ross, ed., Western Washington University, Bellingham : 293-300.
- WEINBERG S., 1981. – A comparison of coral reef survey methods. *Bijdr. Dierk.*, 52 : 199-218.
- ZABALA M. GILI J.-M., 1985. – Distribution des bryozoaires le long d'un gradient sédimentaire dans deux grottes sous-marines du littoral de Majorque. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29, 5 : 137-140.

