

78



COUNCIL
OF EUROPE

CONSEIL
DE L'EUROPE

11

**Inventaire et classification
des biocénoses marines benthiques
de la Méditerranée**



COLLECTION SAUVEGARDE DE LA NATURE
N° 25

Strasbourg
1982

66902

COMITE EUROPEEN POUR LA SAUVEGARDE DE LA
NATURE ET DES RESSOURCES NATURELLES

INVENTAIRE ET CLASSIFICATION
DES BIOCENOSES MARINES
BENTHIQUES DE LA MEDITERRANEE

par

Prof. H. AUGIER

U.E.R. DES SCIENCES DE LA MER ET DE L'ENVIRONNEMENT DE LUMINY
MARSEILLE

CONSEIL DE L'EUROPE
1982

20030
VLIZ (vzw)
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

Cet ouvrage a été publié en langue anglaise sous le titre :

Inventory and classification of marine benthic biocenoses of
the Mediterranean.

ISBN 1982 - 92-871-0052-7

Strasbourg, Conseil de l'Europe, Section des Publications, 1982

ISBN 1982 - 92-871-0051-9

© Copyright, Council of Europe, Strasbourg, 1982

Printed in France.

COLLECTION SAUVEGARDE DE LA NATURE

1. Aménagement des forêts, 1968
2. Eaux douces, 1968
3. Animaux menacés, 1969
- ✓ 4. Le rôle des pouvoirs locaux, 1971
5. Conservation des sols, 1972
6. Les régions menacées des Alpes et les mesures de prévention, 1974
7. Pollution de l'air - manuel d'expériences, 1975
8. Evolution et conservation des bocages européens, 1975
9. La gestion intégrée du patrimoine faunistique européen, 1975
10. Mammifères menacés en Europe, 1976
11. Les effets de la récréation sur l'écologie des paysages naturels, 1976
12. Les landes à bruyère de l'Europe occidentale, 1976
13. La dégradation du maquis méditerranéen, 1977
(publication jointe avec l'UNESCO)
14. Liste des plantes rares, menacées et endémiques en Europe, 1977
15. Amphibiens et reptiles menacés en Europe, 1978
16. Carte de la végétation des Etats membres du Conseil de l'Europe, 1977
17. Modèle cadre relatif à l'impact sur l'environnement dans l'optique
d'un aménagement ou d'une planification intégrée du milieu naturel, 1980
18. Les poissons d'eau douce menacés en Europe, 1980
19. Les tourbières en Europe, 1980
20. Le comportement du public dans les zones protégées, 1981
21. Les pelouses sèches en Europe, 1981
22. Les forêts alluviales en Europe, 1981
23. Rhopalocères (papillons diurnes) menacés en Europe, 1981
24. Les oiseaux ayant besoin d'une protection spéciale en Europe, 1981
25. Inventaire et classification des biocénoses marines benthiques de
la Méditerranée (1982).

Les avis exprimés dans ces publications reflètent les opinions des auteurs mais pas obligatoirement celles du Conseil de l'Europe

TABLE DES MATIERES

1er PARTIE

INVENTAIRE ET CLASSIFICATION DES BIOCENOSSES MARINES BENTHIQUES
DE LA MEDITERRANEE

	page
Objet	1
Préambule	1
Introduction	2
CHAPITRE I : ETAGE SUPRALITTORAL	4
I. Peuplements des substrats solides	4
1. Biocénose de la Roche Supralittorale (RS) ou Verrucario-Melaraphetum neritoidis	4
2. Biocénose des Flaques à Salinité Variable (FSV)	4
II. Peuplements des substrats meubles	5
1. Biocénose des Laisses à Dessiccation Rapide (LDR)	5
2. Biocénose des Laisses à Dessiccation Lente (LDL)	5
CHAPITRE II : ETAGE MEDIOLITTORAL	6
I. Peuplements des substrats solides	6
A. Sous-étage supérieur	6
1. Biocénose à Chthamales ou Chthamaletum stellati ..	6
2. Biocénose à Porphyra leucosticta et Scytosiphon lomentaria ou Porphyretum	6
3. Biocénose à Rissoella verruculosa et Nemalion helminthoides ou Nemalio-Rissoelletum verruculosae	6
4. Biocénose à Enteromorpha compressa ou Enteromor- phetum compressae	6
B. Sous-étage inférieur	7
1. Biocénose de la Roche Médiolittorale Inférieure (RMI) ou Neogoniolitho-Lithophylletum tortuosi ...	7
2. Biocénose de la Frange Médiolittorale (FM)	9
3. Biocénose des Grottes Médiolittorales (GM)	9
II. Peuplements des substrats meubles	9
1. Biocénose des Sables Vaseux et Vases des Lagunes et Estuaires Médiolittoraux (SVLEM)	9
2. Biocénose des Sables Médiolittoraux (SM)	10
3. Biocénose du Détritique Médiolittoral (DM)	10

	page
CHAPITRE III : ETAGE INFRALITTORAL	10
I. Peuplements des substrats solides	10
A. Peuplements photophiles	10
1. Biotopes de mode battu	10
a - Biocénose de la Roche Infralittorale Photophile de la mode Battu (RIPB) ou <i>Cystoseiretum</i> <i>strictae</i>	10
b - Biocénose à <i>Tenarea undulosa</i> et <i>Lithophyllum</i> <i>trochanter</i> ou <i>Lithophyllo-Tenaretum undulosae</i>	11
c - Biocénose à <i>Vermet</i> ou <i>Vermetum cristatae</i>	11
2. Biotopes de mode battu à semi-battu	11
- Peuplement à <i>Cystoseira fimbriata</i>	12
- Peuplement à <i>Cystoseira amentacea</i>	12
- Peuplement à <i>Dilophus fasciola</i> var. <i>repens</i>	12
- Peuplement à <i>Corallina mediterranea</i>	12
3. Biotopes de mode relativement calme	12
a - Biocénose des Algues Photophiles Infralittorales de mode relativement Calme (APIC)	12
b - Biocénose à Rhodophycées Calcaires Encroutantes et Oursins (RCEO) ou <i>Lithophyllo-Arbacietum</i> <i>lixulae</i>	14
c - Biocénose des Algues Photophiles et Thermo- philes Infralittorales (APTI) ou <i>Dasycladetum</i> <i>vermicularis</i>	14
4. Biotopes à turbidité et pollution moyennes à fortes	14
- En mode battu à semi-battu	14
- Peuplement à <i>Mytilus galloprovincialis</i>	14
- En mode relativement calme	15
- Peuplement à Chlorophycées Tolérantes (CT) ou <i>Pterocladia ulvetum</i>	15
- Peuplement à <i>Petalonia fascia</i>	15
- Peuplements des ports	15
B. Peuplements sciaphiles	15
1. Biotopes superficiels de mode battu	15
- Biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu Méditerranéo-Boréale (RSBMB) ou <i>Lomentarietum</i> <i>Plocamietum cartilaginei</i>	15
- Biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu Tyrrhénienne (RSBT) ou <i>Botryocladietum botryoidis</i>	15

	page
2. Biotopes de mode relativement calme	16
- Biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme de l'Infralittoral (ASCI) ou <i>Udoteo-Aglaothamnetum</i> <i>tripinnati</i>	16
II. Peuplements des substrats meubles	17
A. Communautés sans végétaux apparents	17
1. Galets	17
- Biocénose des Galets Infralittoraux (GI)	17
2. Sables grossiers et fins graviers	17
- Biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fond (SGCF) ..	17
3. Fonds spongifères	18
- Biocénose des Fonds Spongifères	18
4. Sables	19
a - Biocénose des Sables Fins Superficiels (SFS)	19
b - Biocénose des Sables Vaseux en Mode Calme (SVMC)	19
c - Biocénose des Sables Fins terrigènes Bien Calibrés (SFBC)	19
d - Biocénose des Sables Infralittoraux Mal Calibrés (SIMC)	19
5. Vases	20
- Biocénose des Vases Infralittorales Polluées (VIP)	20
B. Communautés avec végétation bien développée	20
1. Peuplements à base de phanérogames marines	20
a - Biocénose à <i>Posidonia oceanica</i> ou <i>Posidonietum</i> <i>oceanicae</i>	20
b - Biocénose des Mattes Mortes de Posidonies (MMP) ou <i>Thanato-Posidonietum oceanicae</i>	23
c - Biocénose à <i>Cymodocea nodosa</i> ou <i>Cymodocetum</i> <i>nodosae</i>	24
d - Biocénose à <i>Zostera noltii</i> ou <i>Gyraudyo-</i> <i>Zosteretum noltii</i>	24
e - Biocénose à <i>Halophila stipulacea</i> ou <i>Halophi-</i> <i>letum stipulaceae</i>	25
2. Peuplements à base d'algues	27
a - Peuplements à Caulerpes	27
b - Peuplement à <i>Arthrocladia villosa</i> ou <i>Sporoch-</i> <i>nus pedunculatus</i>	29

	page
C. Communautés lagunaires	29
- Biocénose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme (LEE) .	29
CHAPITRE IV : ETAGE CIRCALITTORAL	30
I. Peuplements des substrats solides	30
1. Biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme du Circalittoral (ASCC) ou <i>Rodriguezellum strafforellii</i>	30
2. Biocénose des Grottes Semi)Obscures (GSO)	32
3. Biocénose des Grottes et Boyaux à Obscurité Totale (GBOT)	33
4. Biocénose de la Roche du Large (RL)	33
II. Peuplements des substrats meubles	33
1. Biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fonds (SGCF)	34
2. Biocénose des fonds Détritiques Côtiers (DC)	34
3. Biocénose des fonds Détritiques Envasés (DE)	37
4. Biocénose des fonds Détritiques du Large (DL)	38
5. Biocénose des Vases Terrigènes Côtières (VTC)	39
6. Biocénose à <i>Nephrops norvegicus</i> et <i>Thenia muricata</i> ...	40
CHAPITRE V : PEUPLEMENTS DES GRANDS FONDS	41
I. Substrats solides	42
1. Biocénose des Coraux Jaunes (CJ)	42
2. Biocénose des Coraux Blancs (CB)	42
II. Substrats meubles	42
1. Biocénose des Graviers de l'étage Bathyal (GB)	42
2. Biocénose des Vases Profondes (VP)	43
PROBLEME DE L'EXISTENCE D'UNE VERITABLE FAUNE ABYSSALE EN MEDITERRANEE	48
PARTIE II	
COMMENTAIRES ET PRINCIPAUX ENSEIGNEMENTS ET CONCLUSIONS TIRES DE L'INVENTAIRE ET DE LA CLASSIFICATION DES BIOCENOSSES MARINES BENTHIQUES DE LA MEDITERRANEE	
I. Bilan des connaissances sur le benthos méditerranéen	50
1. Un inventaire inachevé et une connaissance inégale des biocénoses méditerranéennes	50
2. Nécessité de recherches plus dynamiques	50
II. Cartographie des biocénoses	51
1. Définition des unités biocénotiques cartographiables .	51
2. Applications pratiques des cartes biocénotiques	51

	page
III. Originalité et vulnérabilité des biocénoses marines benthiques de Méditerranée	53
1. Affinités et origine du peuplement de la Méditerranée	53
2. Biogéographie du benthos méditerranéen	53
3. Particularités hydrologiques et écologiques de la mer Méditerranée	55
4. Fragilité des peuplements méditerranéens et menace d'aggravation de leur déséquilibre écologique	56
5. Menaces de raréfaction ou de disparition de peuple- ments et d'espèces végétales et animales	57
CONCLUSION : Bases d'une stratégie pour la sauvegarde du benthos méditerranéen	59

INTRODUCTION

Au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans les eaux marines, les conditions de vie changent en fonction de la variation des facteurs écologiques dont les plus importants sont l'éclairement, l'hydrodynamisme, la température et la nature du sol. Sur le fond cela se traduit par une zonation verticale caractéristique des peuplements marins.

Le Comité du Benthos de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Méditerranée a défini, en 1957, l'unité de base de cette zonation : l'étage qui est "l'espace vertical du domaine benthique marin où les conditions écologiques, fonctions de la situation par rapport au niveau de la mer, sont sensiblement constantes ou varient régulièrement entre les deux niveaux critiques marquant les limites de l'étage. Ces étages ont chacun des peuplements caractéristiques et leurs limites sont révélées par un changement de ces peuplements au voisinage des niveaux critiques marquant les conditions limites des étages considérés".

Une majorité d'océanographes s'accorde à considérer 7 étages distincts :

- Etage supralittoral ou zone d'humectation par les embruns, l'immersion y étant tout à fait exceptionnelle. (Il est intéressant de remarquer, à ce sujet, que le domaine marin commence au-dessus du niveau 0.)
- Etage médiolittoral ou zone d'humectation par les vagues et les marées, subdivisé en deux sous-étages :
 - . sous-étage supérieur seulement mouillé par les vagues
 - . sous-étage inférieur, immergé lorsque les eaux sont hautes (marée) et seulement mouillé par les vagues lorsque les eaux sont basses.
- Etage infralittoral ou zone constamment immergée, dont la limite inférieure est la profondeur qui est encore compatible avec la vie des phanérogames marines et des algues photophiles (cette profondeur est de l'ordre de 20 à 45 m en Méditerranée).
- Etage circalittoral, qui s'étend au-delà jusqu'à la profondeur extrême compatible avec la vie d'algues pluricellulaires sciaphiles les plus tolérantes aux faibles éclaircissements (70 à 120 m et quelquefois plus en Méditerranée).
- Etage bathyal, qui correspond aux peuplements occupant le talus continental et la portion des fonds à pente adoucie qui se trouve immédiatement au pied de ce talus.
- Etage abyssal, qui correspond aux peuplements de la grande "plaine" à pente très faible qui s'étend depuis la pente adoucie du talus continental jusque vers 5 000 à 7 000 m de profondeur.
- Etage hadal qui englobe les ravins et les fosses dépassant 5 000 à 7 000 m.

L'ensemble des quatre premiers étages précédemment définis et dont le nom renferme le radical "littoral" (supra-, médio-, infra-, circalittoral) constitue le système littoral ou encore, puisqu'il est caractérisé par la présence de végétaux chlorophylliens, le système phytal. Les trois derniers étages dont le nom renferme le radical "al" (bathyal, abyssal et hadal) constituent le système profond ou système aphytal caractérisé par l'absence de lumière, donc de végétation chlorophyllienne.

Chaque étage est occupé par des biocénoses caractéristiques dont la répartition résulte du morcellement horizontal et vertical du milieu par le jeu des facteurs écologiques (éclairage, température, hydrodynamique, nature du substratum, salinité, etc.) dont les interactions et les interrelations établissent une multitude de gradients hydrologiques et édaphiques variables dans le temps et dans l'espace.

ETAGE SUPRALITTORAL

I. PEUPLEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

1. Biocénose de la Roche Supralittorale (RS) ou *Verrucaria-Melaraphetum neritioidis*

La biocénose RS est essentiellement caractérisée par le Crustacé Isopode *Ligia italica*, le Gastéropode *Melaraphe neritioide*s et le Diptère *Fucia maritima*. On y relève à peu près toujours des Chlorophycées et des Cyanophycées plaquées sur ou vivant dans la roche (*Brachytrichia dalmatica*, *Entophysalis deusta*, *Plectonema*, *Calothrix*, etc) et intervenant dans les phénomènes de corrosion des roches. On note également souvent la présence d'un lichen noirâtre, le *Verrucaria symbalana* et de la patelle *Patella lusitanica* de l'étage médiolittoral.

Sur la côte espagnole et sur le littoral Nord-Africain, le *Melaraphe neritioide*s est accompagné ou remplacé par une autre littorine : la *Littorina puncta* et au niveau de la lagune de Venise par *Littorina saxatilis*.

Sur les côtes Adriatiques le lichen *Verrucaria symbalana* est remplacé par une espèce endémique le *Verrucaria adriatica*. Dans le golfe de Kvarner on a également signalé dans la biocénose RS : *Ligia brandtii* et *Talitrus platycheles* ainsi que deux espèces de fourmis (*Atta structor* et *Lasius fuliginosus*) et l'araignée *Lycosa miniata*.

La biocénose RS se rencontre également sur les "gros blocs". On entend par gros blocs, un matériel dont le poids de chaque élément est suffisamment élevé pour que seules les tempêtes soient capables d'en modifier la répartition sur la grève. Sur ces gros blocs, on rencontre également dans plusieurs secteurs de la Méditerranée le Gastéropode *Truncatella subcylindrica*.

2. Biocénose des Flaques à Salinité Variable (FSV)

Les flaques d'eau supralittorales forment un biotope à part alimenté en eau par les précipitations atmosphériques ou par les embruns et les vagues lorsque la mer est haute et forte.

Les espèces caractéristiques de la biocénose FSV mènent, en majorité, une vie pélagique. Parmi les mieux adaptées au biotope citons :

- Les Phytoflagellés *Carteria cordiformis*, *Dunalliella salina* et divers *Cryptomonas*.
- Les Ciliés *Fabres salina* et *Condyllostoma patens* (particulièrement abondants dans la région de Marseille).
- Le Rotifère *Diglena marina* à Marseille, *Pterodina clypeata* à Gênes.
- Le Nématode libre *Stenolaimus lepturus*
- Les Crustacés *Harpacticus fulvus* (Copépode) et *Allochestes aquilinus* (Amphipode).
- Les Insectes Coléoptères *Ochtebris lejolisii* à Marseille, *O. subtinger* à Gênes, *O. steinbühleri* et *O. adriaticus* en Adriatique (cette dernière espèce étant une endémique adriatique).

Les flaques supralittorales renferment également des espèces non adaptées :

- Des espèces de la biocénose RS ou des biocénoses médiolittorales : *Ligia italica*, *Melaraphe neritoides*, *Pachygrapsus marmoratus*, etc.
- Des espèces accidentelles et temporaires de la roche littorale ou même des herbiers de posidonies et des peuplements d'algues infralittorales jetées dans les flaques par des coups de mer et condamnées à une mort plus ou moins rapide en cas de dessalure ou de sursalure : le Rotifère *Colurella obtusa*, l'Acarien *Copidognathus tabellio*, les Gastéropodes *Rissoa violacea*, *Nassa incrassata*, *Collumbella rustica*, *Ocenebra edwardsi*, *Patella coerulea*, etc.

II. PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

1. Biocénose des Laises à Dessication Rapide (LDR)

La biocénose LDR se localise au niveau des plages de sable ou de sable vaseux plus ou moins fins où les laises sont exposées en plein soleil. Elle est caractérisée par deux crustacés détritivores : l'Amphipode *Talitrus saltator* et l'Isopode *Tylos europæus*. Sur les côtes Adriatiques on y trouve la sous-espèce endémique *Talitrus saltator ssp briani*.

2. Biocénose des Laises à Dessication Lente (LDL)

La biocénose LDL se localise sur trois substrats différents de l'étage supralittoral, en constituant, dans chaque cas, un faciès particulier : les galets, les banquettes de feuilles mortes de posidonies et les vases à Salicorne et à Arthrocnemum.

Elle est caractérisée par un assez grand nombre d'espèces :

- Des Crustacés Amphipodes du genre *Orchestia* (*O. mediterranea*, *O. montagni*, *O. platensis*)
- Des Crustacés Isopodes : *Tylos sardous*, *Halophiloscia conchii* et notamment *Tylos ponticus ssp adriaticus* endémique de l'Adriatique
- Des Gastéropodes pulmonés : *Truncatella subcylindrica*, *Phytia myosotis*, *Ovatella bidentata*
- Des Coléoptères, notamment *Bledius furcatus*
- Divers Chilopodes, Diptères et Forcicules.

C'est surtout sur les galets que la biocénose LDL est généralement la plus riche à la fois en espèces et en individus. L'Isopode *Tylos sardous* ne se trouve que là et seulement dans la mesure où les galets reposent sur du sable. C'est également sur les galets que l'on peut rencontrer le Gastéropode *Alexia firmini*, géographiquement bien localisé puisqu'il est très rare sur les côtes de Provence et plus abondant en Corse et en Sardaigne.

Dans les banquettes de feuilles mortes de posidonies ce sont surtout les *Orchestia* qui abondent.

Sous les *Salicornia fruticosa* et *Salicornia radicans* se rencontrent en abondance *Halophiloscia conchii* et *Phytia myosotis* et également divers insectes, notamment du genre *Bledius*.

ETAGE MEDIOLITTORAL

I. PEUPLEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

Les deux sous-étages superposés sont caractérisés par deux groupes distincts de communautés, la première à base de Crustacés Cirripèdes thoraciques ou d'algues molles, le second à base d'algues calcaires Mélobésiées.

A. SOUS-ETAGE SUPERIEUR

Quatre biocénoses différentes peuvent s'y développer.

1. Biocénose à Chthamales ou Chthamaletum stellati

Cette biocénose qui se localise dans la partie supérieure du sous-étage est caractérisée par le Cirripède *Chthamalus depressus* mais surtout par *Chthamalus stellatus*. Les Chthamales sont accompagnées par des Cyanophycées épilithes et endolithes encore mal connues (*Bachytrichia*, *Dalmatella*, etc) et diverses espèces descendantes du supralittoral (*Ligia italica*, *Melaraphe neritoides*).

2. Biocénose à Porphyra leucosticta et Scytosiphon lomentaria ou Porphyretum

Le *Porphyretum* est caractérisé par l'algue rouge *Porphyra leucosticta*, l'algue brune *Scytosiphon lomentaria* et la Cyanophycée *Rivularia mesenterica*. Dans certains secteurs de la Méditerranée, il est possible d'observer un mélange entre le *Porphyretum* et le *Chthamaletum stellati*.

3. Biocénose à Rissoella verruculosa et Nemalion helminthoides ou Nemalio-Rissoelletum verruculosae

La biocénose est caractérisée par les Rhodophycées *Rissoella verruculosa*, *Nemalion helminthoides*, *Callithamnium granulatum* et la Chlorophycée *Blidingia chadefaudii*. On note également la présence de diverses Cyanophycées et de *Neogoniolithon notarisii*, Corallinacée encroutante du sous-étage inférieur dont quelques individus peuvent se trouver à un niveau plus élevé.

La densité des *Rissoella* est d'autant plus grande que l'hydrodynamisme est important. *Rissoella* et *Nemalion* ont un développement saisonnier qui est maximum au printemps. *Rissoella verruculosa* est une algue rouge endémique de la Méditerranée, abondante sur les côtes siliceuses, et rare sinon absente sur les rochers calcaires (espèce calcifuge). A Majorques (Iles Baléares), *Rissoella* est remplacée par *Polysiphonia sertularioides*.

4. Biocénose à Enteromorpha compressa ou Enteromorphetum compressae

Cette biocénose qui s'installe en mode calme et en eaux parfois polluées est caractérisée par les Chlorophycées *Enteromorpha compressa* et *Cladorophora laetevirens*. Elle est particulièrement bien développée dans certains secteurs de la mer Adriatique, notamment au voisinage de Trieste où la biocénose couvre complètement le sous-étage supérieur après élimination des autres biocénoses.

On rattache habituellement l'ensemble des biocénoses de l'étage médiolittoral supérieur à l'ordre des *Chthametalia* caractérisé par les espèces suivantes : *Chthamalus stellatus*, *Chthamalus depressus*, *Patella lusitanica*, *Patella ferruginea* (en Corse notamment), les algues *Rivularia mesenterica*, *Mesospora mediterranea*, *Rissoella verruculosa* et *Polysiphonia sertularioides*. On y rencontre également l'algue *Bangia fuscopurpurea*, le crabe *Pachygrapsus marmoratus* et les Cyanophycées *Brachytrichia balani* et *Entophysalis granulosa* et en Adriatique, la Rhodophycée *Catenella opuntia* et le poisson *Blennius gallerita*.

B. SOUS-ETAGE INFÉRIEUR

Il est occupé par trois biocénoses d'étendue très différente.

1. Biocénose de la Roche Mediolittorale Inférieure (RMI) ou Neogoniolitho-Lithophylletum tortuosi

Physionomiquement, la biocénose est caractérisée par le *Lithophyllum tortuosum* qui forme des massifs rigides grossièrement hémisphériques dont la surface est ciselée suivant un dessin méandriforme. Le *Neogoniolithon notarisii* a l'aspect de petites pustules blanchâtres à roses qui, par confluence, peuvent former un plaquage continu. La biocénose se développe essentiellement en milieu battu. Dans les secteurs très battus et ombragés, les coussinets de *Lithophyllum tortuosum* deviennent confluent et leur développement exubérant conduit à l'édification d'un encorbellement surplombant dénommé "trottoir" bien connu sur tout le littoral méditerranéen. Un trottoir double a été signalé sur le littoral libanais à proximité de Jounieh.

Les espèces caractéristiques sont nombreuses :

- parmi les algues : *Lithophyllum tortuosum*, *Neogoniolithon notarisii*, *Laurencia undulata*, *Gastroclonium clavatum*, *Goniolithon papillosum* (assez rare), *Bryopsis muscosa*, *Chaetomorpha capillaris* var. *crispa*, *Rivularia atra*
- parmi les animaux : *Patella aspera* (Mollusque), *Middendorfia caprearum* (Chiton).

On doit également considérer comme caractéristiques toute une série d'espèces des microcavités et microfissures de la roche ou des Mélobésiées :

- la Némerte *Nemertopsis peronea*
- les Mollusques *Fossarus ambiguus*, *Gadinia garnoti*, *Oncidiella celtica*, *Lasaea rubra*
- le Crustacé *Campeopea*
- l'Arachnide *Desidiopsis racovitzai*

Les espèces accompagnatrices sont encore plus nombreuses ; nous n'en citerons que quelques unes, parmi les plus remarquables : les algues *Ceramium rubrum*, *Callithamnion granulatum*, *Polysiphonia flocculosa*, *Laurencia pinnatifida*, le Polychète *Perinereis cultrifera* et surtout de nombreuses espèces qui vivent en dessous de l'étage Médiolittoral : les Cnidaires *Actinia equina*, *Phellia elongata*, *Clavularia petricola*,

Sertularella ellisiforme lagenoides ; les Mollusques *Acanthochiton fascicularis*, *Cardita calyculata*, *Venerupis irus*, *Brachydontes minimus*, de petits *Mytilus galloprovincialis*, le Gastéropode *Monodonta turbinata*, des Polychètes, des Bryozoaires comme *Schismopora armata*, le Sipunculide *Physcosoma granulatum*, des Nématodes ; le Crustacé Décapode *Eriphia spinifrons* ; des Crustacés Amphipodes appartenant aux genres *Allorchestes*, *Amphitoe*, *Caprella*, le Crabe *Pachygrapsus marmoratus*, l'Ascidie *Diplosoma gelatinosum*.

Les faciès du Neogoniolitho-Lithophylletum tortuosi sont nombreux :

- Faciès à *Ralfsia verrucosa* (Phéophycée), un peu partout en Méditerranée, en mode calme ou semi-battu
- Faciès dégradé, sans Mélobésiées, où peut abonder la Cyanophycée *Rivularia atra*, un peu partout en Méditerranée
- Faciès à *Nemoderma tingitanum*, algue brune encroutante de mode très battu, surtout répandu dans le bassin occidental
- Faciès à *Neogoniolithon notarisii* qui parvient à former un recouvrement continu, se rencontre assez fréquemment partout en Méditerranée
- Faciès à *Lithophyllum tortuosum* qui ne se rencontre que dans le bassin occidental, cette algue n'ayant jamais encore été récoltée dans le bassin oriental d'après Peres.
- Faciès à *Hydroclathrus clathratus* (Phéophycée) en divers points de l'Archipel grec
- Faciès à *Fucus virsoides* (Phéophycée endémique de l'Adriatique) localisé surtout en Haute Adriatique là où les marées sont plus importantes qu'ailleurs et où on note souvent un apport d'eau douce. Pour certains auteurs, ce faciès constitue une biocénose distincte dénommée *Fucetum virsoidis*
- Faciès à *Pollicipes cornucopiae* (Cirripède Pédonculé) localisé en divers points battus de la côte algérienne
- Faciès "nitrophile" à *Enteromorpha intestinalis* en mode calme et dans les eaux plus ou moins polluées
- Faciès à Cyanophycées des eaux polluées calmes, dans les ports où prédominent les genres *Phormidium* et *Hydrocoelum*
- Faciès de la moule *Mytilus galloprovincialis* dans certains secteurs modérément pollués et avec apport léger d'eau douce, notamment dans l'Adriatique nord
- Dans divers zones de la mer Adriatique, le *Lithophyllum tortuosum* est remplacé par le *Lithophyllum adriaticum* (espèce endémique) qui forme également une biocénose caractéristique : le Goniolitho-Lithophylletum adriaticum.

2. Biocénose de la Frange Médiolittorale (FM)

Certains auteurs considèrent que la "frange Médiolittorale" (zone frontière entre la biocénose typiquement médiolittorale et les peuplements infralittoraux) est occupée par une ou plusieurs biocénoses caractéristiques.

La plus connue est le *Ceramietum ciliati*. Les espèces qui caractérisent cette biocénose sont essentiellement les algues *Cerium ciliatum*, *Lophosiphonia reptabunda*, *Nemoderma tingitanum*. On y rencontre également d'autres espèces moins caractéristiques : *Gelidium crinale*, *Chaetomorpha aera*, *Polysiphonia opaca*, *Rivularia atra*. Enfin, selon l'époque et les circonstances hydrologiques la frange médiolittorale peut être occupée par des espèces caractéristiques des deux étages mitoyens. Dans certains secteurs, l'exubérance de *Lophosiphonia reptabunda* conduit à l'installation d'un faciès typique du *Ceramietum ciliati*.

En Adriatique, Ercegovic a décrit, en 1966, une ceinture à *Cystoseira spicata* qui occupe la frange médiolittorale : le *Cystoseiretum spicatae-fimbriatae*.

3. Biocénose des Grottes Médiolittorales (GM)

Nous ne citons que pour mémoire la biocénose GM localisée aux surplombs très excavés et aux grottes médiolittorales qui est essentiellement caractérisée par la Rhodophycée *Hildenbrandtia prototypus*. Dans certaines larges fissures peut également prospérer en gazon dense et ras, la Rhodophycée *Catenella opuntia* qui semble très localisée en Méditerranée, Adriatique où elle est fréquente, et côtes occidentales italiennes.

II. PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

Les substrats meubles médiolittoraux sont occupés par trois biocénoses distinctes qui colonisent respectivement les vases, les sables et les galets.

1. Biocénose des Sables Vaseux et Vases des Lagunes et Estuaires Médiolittoraux (SVLEM)

Cette biocénose n'a pas été suffisamment étudiée pour en dégager les principales espèces caractéristiques et sa distinction résulte surtout du biotope tout à fait particulier qu'elle occupe. Le peuplement est très riche en Cyanophycées qui donnent une certaine consistance à la croûte superficielle du sédiment. On y trouve également des Polychètes, notamment de la famille des Nereidae.

On observe assez fréquemment, en strate élevée, deux faciès d'épiflore :

- un faciès de sursalure avec prolifération de la Phanérogame annuelle *Salicornia herbacea*
- un faciès de dessalure avec envahissement de la Phanérogame vivace *Juncus maritimus*.

2. Biocénose des Sables Médiolittoraux (SM)

La biocénose SM est caractérisée par les Annélides *Ophelia radiata* et *Nerine cirratulus*, le Crustacé Isopode *Eurydice affinis* et le Mollusque Pélécypode *Mesodesma corneum*. Les sables grossiers favorisent l'implantation d'*Ophelia radiata* et les sables fins celle de *Nerine cirratulus*, tandis que le *Mesodesma corneum* évite souvent les sables calcaires.

Un faciès de dessalure de cette biocénose a été quelquefois observé (par exemple en Corse), caractérisé par l'abondance de la Polychète *Nereis diversicolor*.

3. Biocénose du Détritique Médiolittoral (DM)

Cette biocénose qui s'installe entre les galets médiolittoraux se compose surtout d'espèces détritivores qui se nourrissent des débris végétaux et déchets divers retenus entre les galets. Elle est caractérisée par deux Crustacés : l'Amphipode *Gammarus olivii* et l'Isopode *Sphaeroma serratum*. Il est également possible d'y rencontrer les espèces accompagnatrices suivantes : le crabe marbré *Pachygrapsus marmoratus* qui colonise également les substrats durs médiolittoraux, l'Amphipode *Allochestes aquilinus* qui vit aussi dans l'étage infralittoral supérieur et enfin l'Annélide Polychète *Perinereis cultrifera* qui habite également les cavités des encoissements à *Lithophyllum tortuosum*. On y trouve également parfois l'Holothurie *Holothuria tubulosa*, notamment en Adriatique.

On peut assimiler à la biocénose DM, la portion médiolittorale des banquettes de feuilles mortes de *Posidonia oceanica* qui en constitue un faciès appauvri où peuvent s'installer les mêmes Crustacés Amphipodes et le *Perinereis cultrifera*.

ETAGE INFRALITTORAL

L'étage infralittoral est caractérisé par une grande richesse faunistique et floristique et, bionomiquement, par l'exubérance du peuplement végétal à base d'algues et de phanérogames marines. Ainsi, la totalité des espèces méditerranéennes de phanérogames marines appartenant à la famille des Zosteracées se localisent dans l'étage infralittoral.

I. PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

La répartition des biocénoses est fonction du découpage du terrain (souvent en mosaïque) sous l'influence des trois facteurs écologiques principaux que sont l'éclairement, l'hydrodynamisme et le degré de pollution. Il va de soi que dans cet étage relativement peu profond (0 à 20-50 m) ce sont les peuplements photophiles qui dominent territorialement, sauf dans les biotopes restreints d'éclairement réduit pour des raisons topographiques qui sont alors occupés par des peuplements sciaphiles.

A. PEUPELEMENTS PHOTOPHILES

1. Biotopes de mode battu

a. Biocénose de la Roche Infralittorale Photophile de mode Battu (RIPB) ou Cystoseiretum strictae

Les algues les plus caractéristiques de la biocénose RIPB sont représentées par la Phéophycée mono-dominante *Cystoseira stricta* (physionomiquement on ne voit pratiquement que cette grande algue brune qui

représente près de 80% de la biomasse du peuplement), la petite Ectocarpacée épiphyte *Feldmania caespitosa*, les Rhodophycées *Laurencia pinnatifida* et *Wrangelia penicillata*.

Cystoseira stricta peut être remplacée localement (Gênes, Naples, Îles Baléares) par sa vicariante *Cystoseira mediterranea*.

Dans une étude réalisée sur 20 relevés, Bellan a recueilli, en 1969, dans ce peuplement 179 espèces (dont 46 espèces d'algues) en général de petites dimensions, vivant sur les frondes des *Cystoseires* ou à leur base.

La strate élevée et touffue ménage au pied des *Cystoseires* des conditions hémisciaphiles où peuvent prospérer de nombreuses espèces caractéristiques des milieux sciaphiles comme par exemple les algues *Schottera nicaeense*, *Acrosorium uncinatum*, *Lithophyllum incrustans*, le Foraminifère *Miniacina miniacea*, les Hydroides *Coryne muscoides* et *Sertularella ellisi* f. *lagenoides*, le Bryozaire *Schismopora armata*, etc.

b. Biocénose à *Tenarea undulosa* et *Lithophyllum trochanter* ou *Lithophyllo-Tenaretum undulosae*

Cette biocénose, bionomiquement peu étudiée, est très fréquente en divers points des côtes de Grèce et en général du bassin oriental de la Méditerranée. Elle est essentiellement caractérisée par les deux Mélobésiées *Tenarea undulosa* et *Lithophyllum trochanter*, mais on y trouve également fréquemment *Lithophyllum byssoides*, *Cystoseira spicata* var. *elegans*, *Amphiroa beauvoisii* et *Neogoniolithon notarisii*.

En Corse et en Algérie on note sur les rivages de mode très battu un faciès à *Lithophyllum byssoides* dont l'exubérance le fait parfois déborder à la base de l'étage médiolittoral.

c. Biocénose à Vermet ou *Vermetum cristatae*

Dans les portions de la Méditerranée où les eaux ne subissent pas un trop fort refroidissement hivernal, on trouve assez fréquemment un peuplement très superficiel, de mode battu, à l'extrême limite de l'étage infralittoral : le *Vermetum cristatae*. Les tubes calcaires du Gastéropode forment un fin placage plus ou moins continu sur la roche ; la confluence des tubes conduit souvent à l'édification de "plates-formes", "margelles" et "corniches" bien connues en Corse, Algérie, Sicile, Baléares et Liban. La biocénose à Vermet n'a pas été suffisamment étudiée dans le détail pour dégager des espèces caractéristiques complémentaires à *Vermetus cristatus*.

Parmi la faune et la flore dont une partie est commune avec d'autres biocénoses photophiles de l'étage infralittoral ou de l'étage médiolittoral (par exemple *Rivularia atra*, *Patella aspera*, *Brachydontes minimus* et surtout *Neogoniolithon notarisii* dont le thialle calcaire comble souvent les intervalles entre les tubes de Vermets), on note l'existence d'espèces à affinités tropicales (comme c'est d'ailleurs le cas pour le Vermet lui-même). Il s'agit notamment du Crustacé Décapode *Calcinus ornatus*, de l'Oursin *Arbaciella elegans*, et du Mollusque Pélécypode *Lithophaga aristata*.

2. Biotopes de mode battu à semi-battu

Il n'existe pas de discontinuité entre les biotopes de mode battu et les biotopes de mode calme comme le laisse encore supposer de nombreux travaux de bionomie. Cela tient au fait qu'aucune étude écobiocénotique détaillée n'a été réalisée jusqu'ici sur les biotopes concernés. Il serait

donc abusif d'élever, pour l'instant, les peuplements correspondants au rang de biocénose comme il est tout aussi abusif d'en faire de simples faciès des biocénoses photophiles de mode calme dont les conditions écologiques et l'extension bathymétrique sont différentes.

Dans l'état actuel des connaissances, il est possible de distinguer au moins quatre peuplements différents d'Algues Photophiles de mode Battu à Semi-Battu (APBSB) :

- Peuplement à *Cystoseria fimbriata* bien développé sur le littoral français et dans l'Adriatique
- Peuplement à *Cystoseria amentacea* qui abrite également les Gastéropodes *Mitra savignyi*, *Buccinum ascanias*, le Crustacé Décapode *Pisa gibbsii*, la Polychète *Lumbriconereis quadristriata* notamment sur les côtes Adriatiques yougoslaves
- Peuplement à *Dilophus fasciola* var. *repens*, abondant notamment sur les replats semi-battus dans les îles d'Hyères et en Corse. Le *Dilophus* est souvent accompagné par les Rhodophycées *Alsidium helminthochorton* et *Amphiroa rigida*
- Peuplement à *Corallina mediterranea* où se développe également très souvent la moule *Mytilus galloprovincialis* surtout vers le haut du peuplement.

L'exubérance de la moule peut même constituer un faciès particulier à *Mytilus galloprovincialis* rigoureusement localisé aux horizons superficiels de l'étage infralittoral. *Mytilus galloprovincialis* est accompagné généralement des corallines qui ne sont plus dominantes et de *Lithophyllum incrustans* fixé soit sur le substrat, entre les moules, soit sur les coquilles de celles-ci. Entre les coquilles et les byssus des moules, les interstices abritent de nombreuses espèces de petites tailles, notamment les Mollusques Pélécypodes *Modiolaria costulata* et *Brachydontes minimus*, les Crustacés *Tanaïs cavolini*, *Ischyromene lacazei*, *Pilumnus hirtellus* et la Polychète *Lepidonotus clava*. Les autres espèces quantitativement importantes sont communes dans l'étage infralittoral supérieur, comme par exemple : *Syllis prolifera*, *Leptoplana tremellaris*, *Elasmopus rapax*, *Amphithoe vaillanti*, *Platynereis dumerili*, etc.

3. Biotopes de mode relativement calme

Les biotopes de mode relativement calme sont occupés par de nombreux peuplements qui peuvent être regroupés, pour l'instant, en une grande biocénose (biocénose des Algues Photophiles de mode Calme) qui couvre les surfaces les plus importantes et en deux autres biocénoses d'extension territoriale très réduite (biocénose à Rhodophycées Calcaires Encroutantes et Oursins et biocénose des Algues Photophiles et Thermophiles).

a. Biocénose des Algues Photophiles Infralittorales de mode relativement Calme (APIC)

La biocénose APIC est caractérisée par les algues *Padina pavonica*, *Stypocaulon scoparium*, *Cladostephus verticillatus*, *Acetabularia mediterranea*, *Liagora viscida*, *Jania rubens*, *Dictyota dichotoma*, *Laurencia obtusa*, *Taonia atomaria*, *Cystoseira crinita*, *Colpomenia sinuosa*, *Herposiphonia secunda*.

La faune est riche bien que cela n'apparaisse pas toujours au premier coup d'oeil : Hydriaires, Bryozoaires et Ascidies épiphytes, divers Polychètes (Sillidiens, Nereidiens et Sabellidés notamment), Mollusques (*Patella caerulea*, *Purpura haemastoma*, *Cerithium rupestre*, *Cerithium vulgatum*, *Gibbula adamsoni*, *Cardita calyculata*, *Astrea rugosa*, *Tritonalia erinacea*, *Rissoa variabilis*, etc), Crustacés (*Clibanarius misanthropus*, *Pirimella denticulata*, *Acanthonyx lunulatus*, *Paranthura costana*, *Synisoma zapito*, *Maera inaequipes*, *Elasmopus rapax*, etc), Echinodermes (*Paracentrotus lividus*, *Coscinasterias tenuispina*, *Marthasterias glacialis*, etc), Poissons (*Trypeterigion tripteronotus*, *Blennius zvonimiri*, *Gobius bucchi-chii*, etc).

Les conditions de vie y sont particulièrement favorables et l'on assiste à un épanouissement important de la vie végétale et animale. Le substratum est couvert en général à 100% par la flore. Le nombre des espèces est considérable : plus de 200 algues et plusieurs centaines d'animaux.

La biocénose des Algues Photophiles de mode Calme présente un nombre important de faciès dont certains seront probablement élevés au rang de biocénose à l'occasion d'études plus approfondies.

- Faciès à *Cystoseira crinita* et à *Cystoseira elegans* dans les biotopes semi-battu à légèrement battu (Méditerranée occidentale, Adriatique, Grèce)
- Faciès à *Cystoseira barbata* en mode très abrité (notamment en Adriatique et en mer Noire), que certains auteurs ont élevé au rang de biocénose distincte : le *Cystoseiretum barbatae*
- Faciès à *Cystoseira adriatica* (espèce endémique de l'Adriatique) que l'on peut rencontrer à des profondeurs variant de -1 à - 60 m
- Faciès à *Cystoseira coespitosa* très abondant sur les côtes sud et sud-est de l'île de Port-Cros
- Faciès à *Sargassum linifolium* sur les rochers peu inclinés, souvent isolés et distincts de la côte, entre 5 et 10 m de profondeur (Adriatique)
- Faciès à *Sargassum hornschuchii*, algue brune préférentielle des hauts fonds sous-marins culminant à des profondeurs de -15 à -30 m
- Faciès à *Spatoglossum solierii* et (ou) *Phyllania reniformis*, Phéophycées qui peuvent descendre assez profondément jusqu'à -35 à -40 m en Méditerranée occidentale (France, Espagne, Corse, Algérie)
- Faciès à *Stypocaulon scoparium* et *Cladostephus verticillatus* Phéophycées abondantes au fond des cuvettes profondes communiquant largement avec la mer
- Faciès à dominante de Dictyotales : *Dictyota dichotoma*, *Dictyota dichotoma* var. *implexa*, *Dictyopteris membranacea*, *Taomia atomania*, *Dilophus spiralis*
- Faciès à *Saccorhiza polyschides* : cette espèce atlantique, probablement introduite accidentellement, semble prospérer grâce aux brassages des masses d'eaux dans le détroit de Messine, les eaux superficielles restant fraîches, même en plein été

- Faciès à *Halopitys incurvus* (Rhodophycée) là où l'apport exogène de sédiments est important
- Faciès à *Laurencia obtusa*, Rhodophycée particulièrement développée sur les substrats solides organiques et notamment sur les mattes mortes de *Posidonia oceanica*
- Faciès à *Acetabularia mediterranea*, Chlorophycée souvent abondante sur les substrats instables et à affinités plutôt chaudes (dans toute la Méditerranée)

b. Biocénose à Rhodophycées Calcaires Encroutantes et Oursins (RCEO) ou Lithophyllo-Arbacietum lixulae

La biocénose est caractérisée par la Corallinacée *Lithophyllum incrustans* et par les Oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* qui s'installent sur le tapis rose (qui recouvre presque complètement la roche) formé par le thalle de l'algue calcaire. Le *Paracentrotus* broute les algues non calcifiées qui veulent s'installer et cet oursin est donc responsable de leur absence ou de leur rareté à ce niveau. Au contraire *Arbacia* se nourrit des algues calcaires.

Selon le secteur méditerranéen considéré, on peut trouver dans la biocénose RCEO divers organismes animaux fortement attachés au substrat, les Gastéropodes *Patella coerulea*, *Vermetus triqueter*, *Vermetus arenarius*, le Pélécy-pode *Chama gryphina*, le Cirripède *Balanus perforatus*, le Madré-poraire *Balanophylla italica*, etc.

c. Biocénose des Algues Photophiles et Thermophiles Infra-littorales (APTI) ou Dasycladetum vermicularis

La biocénose APTI, à développement saisonnier, est caractérisée par la Chlorophycée *Dasycladus vermicularis*, à affinités subtropicales, qui présente un recouvrement pouvant aller jusqu'à 100%. On observe assez fréquemment la présence d'*Anadyomene stellata* et de deux autres Chlorophycées : *Udotea petiolata* et *Halimeda tuna*, normalement sciaphiles en Méditerranée et qui deviennent photophiles dans les eaux chaudes estivales (espèces qualifiées de pseudosciaphiles). Cette biocénose se localise souvent à faible profondeur, dans les secteurs où les conditions thermiques estivales de l'eau sont élevées (France, Corse, Italie du sud, Espagne).

4. Biotopes à turbidité et pollution moyennes à fortes

Les biotopes à turbidité et pollution moyennes à fortes sont occupés par des peuplements moins nombreux que les autres biotopes.

Dans le cadre de cette étude essentiellement consacrée aux biocénoses des milieux méditerranéens non perturbés, nous citerons donc seulement pour mémoire quelques-uns des peuplements les plus représentatifs de ces milieux.

- En mode battu à semi-battu :

Peuplement à *Mytilus galloprovincialis* (Moulière qui peut également prospérer en mode calme quand la charge en matières organiques est importante)

- En mode relativement calme :

- . Peuplement à Chlorophycées Tolérantes ou *Pterocladio Ulvetum* (*Ulva lactuca*, *Ulva rigida*, *Pterocladia capillacea*, *Enteromorpha compressa*, *E. linza*, *Nitophyllum punctatum*, *Cutleria multifida*, etc)
- . Peuplement à *Petalonia fascia*
- . Peuplements des ports composés d'espèces très tolérantes vis-à-vis des facteurs ambiants et par conséquent non seulement nitrophiles mais aussi euryhalines, euryioniques et eurythermes. Il s'y ajoute un nombre plus ou moins important d'espèces tolérantes caractéristiques de la province biogéographique où se trouve le port et un stock plus ou moins important (selon la topographie) d'espèces sciaphiles tolérantes.

B. PEUPLEMENTS SCIAPHILES

1. Biotopes superficiels de mode battu

Deux biocénoses se partagent les biotopes sciaphiles superficiels de mode battu en Méditerranée occidentale :

- La biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu Méditerranéo-Boréale (RSBMB) ou *Lomentarieto-Plocarmietum cartilaginei*, centrée sur le Golfe du Lion aux eaux froides, riche en espèces atlantico-boréales ou boréales et caractérisée par le groupe des espèces Sciaphiles Superficielles de mode Battu à affinités froides (SSBF) :
 - . *Gymnogongrus norvegicus*, *Plocarium cartilagineum*, *Lomentaria articulata*, *Aglaozonia melanoidea* (stade), *Achrochaetium leptoneuma*, *Dermatolithon hapalidioides* var. *confinis*, *Antithamnion elegans*, *Ceramium echionotum*, *Aglaothmanion caudatum*, *Aglaothamnion scopulorum*, *Callithamnion tetragonum*
- La biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu Thyrénienne (RSBT) ou *Botryocladietum botryoidis*, connue des îles centro-méditerranéennes et du golfe de Naples et caractérisée par le groupe des espèces Sciaphiles Superficielles de mode Battu à affinités Chaudes (SSBC) :
 - . *Botryocladia botryoides*, *Gelidium latifolium*, *Grateloupia filicina*, *Cladophora coelothrix*, *Acetabularia parvula*, *Gelidiella ramellosa*, *Sphacelaria furcigera*, *Contarinia peyssonneliaeformis*, *Feldmannophycus rayssiae*, *Griffithsia phyllamphora*, *Pseudocrouania ischiana*.

Les deux biocénoses RSBMB et RSBT sont regroupées au sein d'une alliance, le *Petroglossion* caractérisé par le groupe des espèces Sciaphiles Superficielles de mode Battu (SSB) :

- . *Petroglossum nicaeense*, *Cladophora pellucida*, *Valonia utricularis*, *Pterocladia pinnata*, *Gelidium melanoideum*, *Melobesia membranacea*, *Grateloupia dichotoma*, *Rhodophyllis divaricata*, *Antithamnion heterocladum*, *Griffithsia opuntiioides*, *Gymnothamnion elegans*, *Pterosiphonia pennata*, *Myriogramme minuta*.

Les travaux bionomiques trop sommaires qui ont été consacrés à la Méditerranée orientale ne permettent pas d'avoir pour le moment une idée précise sur le peuplement des biotopes sciaphiles superficiels de mode battu. Il ressort néanmoins de ces études et notamment de celles de Giaccone que les espèces du *Lomentarieto-Plocamietum cartilaginei* sont absentes, que celles du *Botryocladietum botryoidis* y sont très rares et que les espèces largement dominantes appartiennent au *Petroglossion* (*Petroglossum nicaeense*, *Cladophora pellucida*, *Valonia utricularis*).

Il est intéressant de signaler que ces biotopes sciaphiles de mode battu renferment quelques espèces endémiques méditerranéennes comme *Phyllophora nervosa* et *Myriogramme distromatica*.

2. Biotopes de mode relativement calme

Les biotopes de mode relativement calme sont occupés par la biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme de l'Infralittoral (ASCI) ou *Udotea-Aglaothamnietum tripinnati*

La biocénose ASCI possède une combinaison originale de groupes écologiques :

- Deux groupes caractéristiques :

- . PI : Groupe écologique des espèces Précoralligènes Infralittorales (PI) ou *Aglaothamnion* avec comme espèces caractéristiques *Aglaothamnium tripinnatum*, *Nereia filiformis*, *Antithamnion plumula* var. *crispum*, *Lejolisia mediterranea*, *Halodictyon mirabile*, *Codium effusum*, *Bonnemaisonia asparagoides*.
- . PT : Groupe écologique des espèces Précoralligènes Tolérantes (PT) ou *Udoteikon* avec comme espèces caractéristiques : *Halopteris filicina*, *Udotea petiolata*, *Peyssonnelia squamaria*, *Griffithsia schousboei*. Ces espèces, dont l'optimum se situe indiscutablement dans l'infralittoral, s'avancent souvent dans le circa-littoral à la faveur peut-être d'une diminution de la compétition.

- Quatre groupes non caractéristiques :

- . SI : Groupe des espèces Sciaphiles Infralittorales (SI) ou *Acrosorikon*. Il renferme des espèces sciaphiles au sens large (en particulier peu sensibles au mode battu ou calme), mais plus ou moins inféodées à l'étage infralittoral : *Dictyopteris membranacea*, *Phyllophora nervosa*, *Acrosorium uncinatum*, *Derbesia lamourouxii*, *Bornetia secundiflora*, *Pleonosporium borneri*.
- . SIC : Groupe des espèces Sciaphiles Infralittorales et Circa-littorales (SIC) ou *Rhodymenikon*. Il renferme des espèces dont la principale exigence écologique semble être la diminution de l'éclairement et cela quelle que soit la qualité de l'éclairement, la profondeur, l'hydrodynamique : *Halocystis parvula*, *Pseudochlorodesmis furcellata*, *Palmophyllum crassum*, *Mesophyllum lichenoides*, *Lithothamnium philippii*, *Lithophyllum lobatum*, *Peyssonnelia polymorpha*, *Ethelia fissurata*, *Rhodymenia ardissoni*, *Aglaothamnion furcellaria*, *Apoglossum ruscifolium*, *Hypoglossum woodwardii*, *Dasya ocellata*

- . SC : Groupe écologique des espèces Sciaphiles de mode relativement Calme (SC) ou *Peyssonnelikon*. Il est extrêmement vaste : *Giffordia sandriana*, "*Aglaozonia chilosa*", *Zanardinia prototypus*, *Dictyota linearis*, *Valonia macrophysa*, *Halimeda tuna*, *Amphiroa cryplarthrodia*, *Lithophyllum* sp. de Port-Cros, *Peyssonnelia rubra*, *P. harveyana*, *Contarinia squamariae*, *Kallymenia microphylla*, *K. requienii*, *Botryocladia boergesenii*, *Calosiphonia vermicularis*, "*Hymenoclonium serpens*", *Neurocaulon reniforme*, *Antithamnion plumula* var. *plumula*, *Ceramium codii*, *Ptilothamnion pluma*, *Aglaothamnion tenuissimum*, *Erythroglossum sandrianum*, *E. balearicum*, *Radicilingua thysanorhizans*, *Cryptonemia lomation*, *Botryocladia chiajeana*, *Chrysomenia ventricosa*, *Microcladia glandulosa*.
- . ISS : Groupe écologique des espèces Infralittorales des Substrats Solides (ISS) ou *Corallinikon*. Il renferme des espèces à larges potentialités écologiques puisqu'elles se rencontrent aussi bien dans les biotopes sciaphiles que photophiles, en mode battu comme en mode calme, en milieu pollué ou non ; il est néanmoins lié à l'infralittoral : *Cladophora prolifera*, *Corallina mediterranea*, *Antithamnion cruciatum* var. *cruciatum*, *Ceramium gracillimum*, *Falkenbergia rufolanosa*, etc.

II. PEUPLEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

Les peuplements des substrats meubles infralittoraux peuvent être répartis en deux ensembles distincts :

- les communautés avec végétation bien développée
- les communautés sans végétaux apparents, qui peuvent s'installer sur galets, sur sables grossiers et fins graviers, sur sables ou sur vases.

A. COMMUNAUTES SANS VEGETAUX APPARENTS

1. Galets

Les galets sont occupés par la biocénose des Galets Infralittoraux (GI), localisée dans les criques des côtes rocheuses plus ou moins battues. La biocénose GI est caractérisée par les Crustacés *Melita palmata*, *Allochestes aquilinus*, *Xantho poressa*, le Gastéropode *Gibbula richardi* et le poisson prédateur *Gouania wildenowii*.

2. Sables grossiers et fins graviers

Les sables grossiers et fins graviers sont occupés par la biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fond (SGCF). Cette biocénose, indépendante de l'étagement, est étroitement inféodée aux courants de fond ; elle se développe aussi bien dans l'étage infralittoral que dans l'étage circalittoral (jusqu'à environ 80 m de profondeur) sur le parcours de courants de fonds. En Adriatique, elle est surtout localisée dans l'étage infralittoral.

La biocénose SGCF est assez riche en espèces ; elle est essentiellement caractérisée par les organismes suivants :

- l'algue rouge calcaire *Lithophyllum racemus*
- les Mollusques pélécy-podes *Venus casina*, *Glycimeris glycimeris*, *Psammobia costulaca*, *Dosinia exoleta*
- le Mollusque scaphopode *Dentalium vulgare*
- les Crustacés *Anapagurus breviaculeatus*, *Ciroloma gallica*, *Macropipus pusillus*
- les Vers *Armandia polyophthalma*, *Sigalion squamatus*
- les Echinodermes *Echinocardium fenauxi*, *Ophiopsila armulosa*
- le Cephalocordé *Branchiostoma lanceolatum*
- le poisson *Gymnamodytes cicereus*.

3. Fonds spongi-fères

On qualifie de "spongi-fères" les fonds sur lesquels prospèrent les éponges cornées utilisées commercialement. Ces fonds échappent un peu à la classification traditionnelle puisqu'ils présentent à la fois des éléments durs et des éléments meubles. Les éponges se développent, en effet, sur des substrats durs isolés au milieu d'étendues meubles, généralement sableuses mais quelquefois à base d'éléments coquilliers : ces substrats durs peuvent être des roches, des gorgones, des coraux morts et même des végétaux (souche de posidonies en Méditerranée orientale). Le substrat sablo-coquillier fixé par un concrétionnement biologique domine souvent en Adriatique.

Les éponges, leurs épibiontes et leur endofaune constituent à elles seules une communauté : la biocénose des Fonds Spongi-fères (FS).

En Adriatique, *Spongia officinalis adriatica* est connue pour sa bonne qualité commerciale ; *Hippospongia communis* y est moins fréquente, alors qu'ailleurs (Golfe de Gabès) c'est cette dernière qui domine avec diverses *Euspongia*.

La biocénose FS comprend essentiellement trois groupes écologiques :

- Les épibiontes sessiles du substrat : en premier lieu les éponges commerciales déjà mentionnées (*Spongia* et *Hippospongia*), ensuite les éponges cornées du genre *Ircinia* et diverses autres espèces accompagnatrices, par exemple *Suberites carnosus*, des Bryozoaires et des Sínascidies
- Les épibiontes vagiles : *Dromia vulgaris*, *Pilumnus hirtellus*, *Pisanoidea* et d'autres Crustacés Décapodes, l'étoile *Echinaster sepositus*, etc
- Les endobiontes des éponges : Polychètes (surtout Sullidae et Terebellidae), Amphipodes (*Leucothoe*, *Colomaestix*), Décapodes (*Synalpheus*, *Coralliocaris*), Ophiures (*Ophiactis savignyi*).

Les fonds spongi-fères sont distribués principalement dans l'étage infralittoral mais passent quelquefois dans l'étage circalittoral (fonds de graviers précoraligènes). Comme cette dernière situation est beaucoup plus rare, on considère que la biocénose FS appartient à l'étage infralittoral.

4. Sables

Les étendues sableuses sont occupées essentiellement par quatre biocénoses caractéristiques :

a. Biocénose des Sables Fins Superficiels (SFS)

La biocénose SFS est située entre 0 et 3 mètres de profondeur environ, dans des zones où les sables fins sont soumis épisodiquement à une agitation par les vagues et la houle.

La biocénose est caractérisée par :

- les Polychètes *Nerinides cantabra* et *Glycera convoluta*
- les Mollusques Pélécypodes *Donax semistriatus*, *Donax trunculus*, *Tellina tenuis*, *Lentidium mediterraneum*
- le Gastéropode *Cyclonassa donovani*
- les Crustacés *Idotea baltica*, *Iphinoe inermis*
- l'Oursin *Echinocardium mediterraneum*

Dans l'étang de Berre et en Adriatique, on a pu observer le faciès à *Lentidium mediterraneum*.

b. Biocénose des Sables Vaseux en Mode Calme (SVMC)

La biocénose SVMC s'installe à des profondeurs semblables à la biocénose SFS mais en mode plus calme et avec un sable nettement mêlé de vase (baies abritées, lagunes situées en arrière des récifs, barrière de posidonies) ; elle est caractérisée par :

- les Mollusques Pélécypodes : *Loripes lacteus*, *Venerupis aureus*, *Venerupis decussata*
- le Mollusque Gastéropode *Conus mediterraneus*
- le Crustacé Décapode *Upogebbia littoralis*
- les vers *Phascolosoma vulgare* et *Paraonis lyra*

c. Biocénose des Sables Fins terrigènes Bien Calibrés (SFBC)

La biocénose des SFBC occupe souvent de vastes surfaces le long des côtes basses et dans le fond des larges baies, entre 2 et 25 mètres de profondeur. Elle est essentiellement caractérisée par les espèces suivantes :

- Mollusques Pélécypodes *Donax venustus*, *Venus gallina*, *Tellina pulchella*, *Tellina planata*, *Cardium tuberculatum*, *Pharus legumen*, *Ensis siliqua*
- Gastéropodes *Nassa mutabiles*, *Neverita josephina*
- Crustacés *Crangon crangon*, *Iphinoe trispinosa*
- Poissons *Gobius microps*, *Callionymus belenus*, *Solea solea*, *Arnoglossus laterna*, *Trachinus draco*

d. Biocénose des Sables Infralittoraux Mal Calibrés (SIMC)

La biocénose des SIMC s'installe en général sur un sable peu vaseux dont la fraction organogène l'emporte généralement sur la fraction terrigène. La SIMC occupe, par exemple, les intermattes sableuses de l'herbier de posidonies.

La biocénose SIMC est caractérisée par les Mollusques Pélécypodes *Donax politus*, *Venus verrucosa*, *Cardita trapezia*, *Venericardia antiquata*.

5. Vases

Les vases portuaires, les vases décantées au voisinage des égouts ou des estuaires pollués sont occupées par la biocénose des Vases Infra-littorales Polluées (VIP) caractérisée par l'abondance des Annélides dont les deux plus fréquentes sont : *Capitella capitata* et *Magelona papillicornis*, généralement accompagnées par *Scoelelepis ciliata*.

B. COMMUNAUTES AVEC VEGETATION BIEN DEVELOPPEE

Les peuplements sont soit à base de phanérogames marines, soit à base d'algues.

1. Peuplements à base de phanérogames marines

Ces peuplements sont essentiellement au nombre de cinq :

- biocénose de l'herbier à *Posidonia oceanica*
- biocénose des mattes mortes de posidonies
- biocénose de la prairie à *Cymodocea nodosa*
- biocénose de la pelouse à *Zostera noltii*
- biocénose de l'herbier à *Halophila stipulacea*

a. Biocénose à *Posidonia oceanica* ou *Posidonietum oceanicae*

La biocénose à *Posidonia oceanica*, plus connue sous le nom d'herbier de posidonies, occupe une part souvent importante de l'étage infralittoral et n'existe qu'en Méditerranée.

Les posidonies possèdent des rhizomes susceptibles de croître non seulement dans le plan horizontal pour coloniser de nouvelles surfaces, mais également dans le plan vertical. Cette propriété lui permet d'échapper à un ensevelissement par le sédiment qui se dépose sur les rhizomes. Ce phénomène conduit à un lent exhaussement du fond qui comprend une partie supérieure de posidonies contemporaines vivantes et, en dessous, dans le sédiment, un echevêtrement de rhizomes qui, dans la partie profonde, meurent progressivement. Les pêcheurs ont donné à ces formations le nom de mattes.

Dans les baies abritées, la matte continue à croître normalement et, lorsque la profondeur est peu importante, l'herbier finit un jour par atteindre un niveau tel que les extrémités des feuilles de posidonies viennent percer la surface de la mer à basses eaux, ce qui aboutit à la formation d'un récif-barrière parallèle à la côte. Le récif-barrière, qui isole vers l'arrière une lagune, est une formation caractéristique de la Méditerranée ; ils ont payé un lourd tribut à l'aménagement des ports et il n'en subsiste plus qu'un nombre réduit sur le littoral méditerranéen.

La biocénose de l'herbier de posidonies est caractérisée par le groupe écologique des espèces vivant sur les feuilles ; elle est également caractérisée par sa combinaison de groupes écologiques qui réunit le groupe des espèces photophiles des frondaisons, le groupe des espèces sciaphiles des rhizomes et le groupe des espèces endogées des mattes.

- Groupe des espèces photophiles de la frondaison. Il comporte quatre ensembles bien caractérisés :

- . Les algues épiphytes et la microfaune associée. Les algues épiphytes comprennent un nombre élevé d'espèces soit encroûtantes soit dressées dont les plus caractéristiques sont les suivantes : *Melobesia lejolisi*, *Ascocyclus orbicularis*, *Giraudya sphacelarioides*, *Chondria mairei*, *Castanea mediterranea*, *C. irregularis*, *C. cylindrica*. Cette flore algale a son maximum de développement dans les herbiers les plus superficiels : son importance décroît à mesure que la profondeur augmente.

Le "feutrage" constitué par les algues épiphytes, abrite une microfaune très riche : des Protistes, des Nématodes, des Annélides (*Polyophthalmus pictus*, *Pionosyllis pulligera*), des Rotifères (*Notammata naia*, *Colorus leptus*), des Copépodes (*Idyaea furcata*, *Laophonte stromi*), des Amphipodes (*Amphithoe rubricata*).

- . Les invertébrés épibiontes, représentés par cinq espèces caractéristiques qui, à elles seules, constituent, le plus souvent, 95% du peuplement animal sessile des feuilles. Ce sont les Bryozoaires *Electra posidoniae* et *Microporella johannae* et les Hydroides *Monotheca posidoniae*, *Sertularia perpusilla* et *Campularia asymetrica*. Parmi les espèces caractéristiques on range également l'Actinie *Parastephanange richardi* et les Foraminifères *Webbinella crassa*, *Iridia serialis* et *Rhizonabecula adhaerens*.

Les feuilles les plus jeunes qui occupent une position interne portent peu d'épiphytes (qui sont essentiellement des Bryozoaires). Les feuilles plus âgées en position externe sont surtout recouvertes par les Hydrozoaires.

Parmi les espèces accompagnatrices, on rencontre souvent l'Actinie *Parastephanange paxi*, l'Eponge *Leucosolenia botryoides*, le Polychète sédentaire *Spirorbis corrugatus* et le Tuniciers *Botryllus schlosseri*.

- . Les espèces animales sédentaires :

- . qui rampent grâce à un pied musculeux comme le Pélécypode *Propeamussium hyalinum* et les Gastéropodes *Aplysiella virescens*, *Glossodoris gracilis* et *Trapania fusca*
- . qui se déplacent au moyen de ventouses comme l'Astéride *Asterina pancerii* et l'Anthoméduse *Eleutheria dichotoma*
- . qui marchent au moyen de pattes articulées comme le Copépode *Porcellidium fimbriatum*, l'Amphipode *Siphonoecetes dellavallei*, les Isopodes *Idotea hectica*, *Synisoma appendiculatum*, *Astacilla mediterranea*, les Décapodes *Eupagurus anachoretus*, *Catapaguroides timidus*.

- . Les espèces animales nageuses à périodes de repos sur les feuilles :
 - . au moyen de griffes comme l'arachnide *Pontarachna punctulum* et les crustacés *Nototropis guttatus*, *Siriella clausi*, *Palaemon sciphias*, *Hyppolyte inermis*, *H. longirostris*, *Thorulus cranchi*
 - . au moyen de ventouses comme l'anthoméduse *Cladonema radiatum*, les limnoméduses *Oluidias phosphorica*, *Gonionemus vertens* et *Scolionema suvaense*, le chaetognathe *Spadella cephaloptera*, le céphalopode *Sepiola rondeletti* et le poisson *Lepadogaster microcephalus*
 - . par enroulement d'une partie de leur corps comme les poissons *Hippocampus brevirostris* et *H. guttulatus*.
- Groupe des espèces sciaphiles des rhizomes dont un grand nombre à affinités précoralligènes :
 - . Les algues : *Peyssonnelia squamaria*, *Udotea petiolata*, *Halopteris filicina*, *Dasyopsis plana*, *Dasyopsis spinella*, *Botryocladia boergesenii*, *Rhodymenia ardissoni*, *Apoglossum ruscifolium*, *Antithamnion plumula* var. *crispum*, etc.
 - . Les animaux : des ascidies *Halocynthia papillosa* et *Microcosmus sulcatus*, des éponges, etc.
- Groupe des espèces endogées des mattes qui comprend :
 - . des caractéristiques exclusives :
 - . les Mollusques : *Lima hians*, *Venus Verrucosa*, *Lima inflata*, *Lepton squamosum*, *Woodia digitaria* et *Galeomma turtoni*
 - . les Polychètes : *Pontogenia chrysocoma*, *Nereis irrorata*, *Lumbriconereis paradoxa*, *Clymene lumbricoides*, *Lumbriconereis latreilli*, *Pseudoleiocardia fauveli*, *Protocardia simplex*
 - . les Crustacés : *Upogebia deltaura*, *Callinassa minor*, *Processa edulis*, *Maera inaequipes*, *Apanthura sandalensis*, *Processa acutirostris*
 - . l'Echinoderme : *Cucumaria syracusana*
 - . des caractéristiques préférentielles :
 - . les Mollusques : *Cardita trapezia*, *Psammobia vespertina* et *Tapes pallustris* var. *geographicus*
 - . les Polychètes : *Nereis rava*, *Eulalia tripunctata*, *Ephesia peripatus*, *Goniada emerita*.

Le groupe des espèces endogées des mattes n'est pas nécessairement lié à la présence des posidonies vivantes, il est, en effet, particulièrement bien défini dans le cas des mattes mortes qui représentent paradoxalement le milieu type de la biocénose.

- Groupe des espèces vagiles nageant sous ou à proximité de la frondaison. On compte plus d'une centaine d'espèces vagiles se déplaçant à proximité de la frondaison dont la totalité ou une partie du cycle de vie s'y déroule. C'est justement une partie de ces espèces qui constitue une ressource économique dans la pêche côtière méditerranéenne. La composition des populations varie suivant les saisons, l'hiver étant une période de pauvreté relative.

Les espèces sont trop nombreuses pour toutes les mentionner. Citons les genres principaux :

. Poissons :

- . Serranidae : *Serranus* (*Serranus scriba* et *Serranus cabrilla*)
- . Labridae : *Labrus* (*Labrus bergylta*), *Crenilabrus*, *Coris julis*, *Thalassoma*
- . Mullidae : *Mullus*
- . Sarpidae : *Oblada* (Blade), *Diplodus* (notamment *D. sargus*), *Lithognathus*, *Boops* (notamment *B. boops*), *Sarpa* (notamment *Sarpa salpa*)
- . Pomacentridae : *Chromis* (*C. chromis*)
- . Mugilidae : *Mugil*
- . Scorpaenidae : *Scorpaena* (*S. porcus*)

. Céphalopodes : *Sepia* (*S. officinalis*), *Eledone*, *Octopus*

. Crustacés Décapodes : *Alpheus*, *Palaemon*, *Scyllarus*.

Signalons enfin que le grand Mollusque Polécypode *Pinna nobilis* vit souvent dans l'herbier des posidonies ou à proximité de sa limite inférieure. Cette espèce est devenue rare sur nos côtes car elle est l'objet de récoltes incontrôlées et massives de la part des collectionneurs plongeurs.

b. Biocénose des Mattes Mortes de Posidonies (MMP) ou
Thanato-Posidonietum oceanicae

Après la mort des posidonies, la disparition des feuilles modifie radicalement les facteurs écologiques au niveau des rhizomes qui restent en place. Le groupe des espèces sciaphiles qui colonisait les rhizomes des posidonies vivantes disparaît pour être remplacé par un peuplement photophile à large dominance algale. La mauvaise connaissance des peuplements photophiles de Méditerranée rend difficile, pour le moment, une appréciation précise de l'originalité du peuplement photophile des mattes mortes par rapport aux peuplements photophiles qui se développent sur roche : les algues rouges *Laurencia obtusa* et *Laigora viscida*, l'algue verte *Acetabularia acetabulum* et les algues brunes *Padina pavonica*, *Didophus fasciata* et *Stypocaulon scoparium*. Il est possible d'y rencontrer également *Cystoseira crinita* et un grand nombre d'espèces épiphytes : *Sphacelaria cirrosa*, *Jania rubens*, *Spyridia filamentosa*, *Chondria tenuissima*, *Stilophora rhizodes*, *Lithophyllum incrustans*, *Ceramium tenuissimum*, *Crouania attenuata*, etc.

Le groupe des espèces endogées des nattes n'est pas altéré et c'est même dans la biocénose THP qu'il est le plus complet. Le groupe des espèces endogées est caractérisé par :

- les Mollusques Pélécypodes : *Lima hians*, *Venus verrucosa*
- les Crustacés Décapodes : *Upogebia deltaura*, *Callinassa minor*.

Il convient de noter également, une augmentation importante du nombre de Plichètes, dont les espèces caractéristiques suivantes : *Pontogenia chrysocoma*, *Nereis irrorata*, *Lumbriconereis paradoxa*, *Clymene lumbricoides*.

Ainsi la biocénose THP se définit par le groupe des espèces endogées des mattes, à son optimum de développement, et par une combinaison originale de ce groupe et du groupe des espèces photophiles à dominance algale.

c. Biocénose à *Cymodocea nodosa* ou *Cymodocetum nodosae*

Sur les sables vaseux dont l'humification leur est propice, se développe en abondance la phanérogame marine *Cymodocea nodosa* dont les rhizomes à croissance horizontale s'entrelacent et s'entrecroisent pour constituer un véritable tapis au niveau du sable. Lorsque la prairie est bien développée, ce lacs de rhizomes est si dense qu'il élimine la plus grande partie de la macrofaune du sédiment. On note cependant assez fréquemment la présence de quelques Annélides, du Cnidaire *Cerianthus membranaceus* et de l'Echinoderme *Holothuria polii*.

Le groupe épiphyte des feuilles des Cymodocées est très différent de celui des feuilles de posidonies. Les espèces suivantes peuvent être considérées comme caractéristiques : l'Actinie *Bunodeopsis strumosa*, le Bryozoaire *Electra pilosa*, la Synascidie *Trididemnum fallax*.

On rencontre également un lot parfois abondant d'espèces accompagnatrices, notamment le Foraminifère *Orbitolites variabilis*, l'Hydroïde *Laomedea angulata*.

La flore algale de la biocénose à *Cymodocea nodosa* est encore mal connue.

Le *Cymodocetum nodosae* peut présenter deux faciès :

- Le faciès à *Caulerpa prolifera* qui résulte de l'envahissement de la prairie à Cymodocées par cette Chlorophycée siphonale dans les régions où la température de l'eau ne s'abaisse pas trop durant les mois hivernaux et où le sédiment est suffisamment chargé en matières organiques.
- Le faciès à *Halophila stipulacea* qui résulte de la surimposition de cette phanérogame marine qui peut aller jusqu'à l'élimination complète de la Cymodocée. Les *Halophila* ne se rencontrent qu'en Méditerranée orientale.

d. Biocénose à *Zostera noltii* ou *Giraudyo-Zosteretum noltii*

Comme le *Posidonietum oceanicae*, le *Giraudyo-Zosteretum noltii* est caractérisé par le groupe HP, mais il s'en distingue par l'absence des groupes sciaphiles de la sous-strate et par une endofaune du sédiment bien différente puisque relativement proche de celle de la biocénose SVMC.

La biocénose à *Zostera noltii* est caractérisée par :

- la phanérogame marine *Zostera noltii*
- l'algue *Gyraudya sphacelarioides*
- le Mollusque Pélécypode *Venerupis aureus*, caractérisé par sa fréquence.

Parmi les espèces accompagnatrices assez fréquentes mentionnons :

- les algues : *Fosliella lejolisii*, *Chondria mairei*, *Kuckuckia spinosa*, *Erythrotrichia carnea*, *Herposiphonia tenella*, *Colpomenia peregrina*
- le Mollusque Pélécypode *Loripes lacteus*
- le Sipunculide *Phascolosoma vulgare*

On y rencontre également deux espèces accompagnatrices déjà observées dans le *Cymodocetum nodosae* : l'Hydroïde *Laomedea angulata* et le Foraminifère *Orbitolites variabilis*.

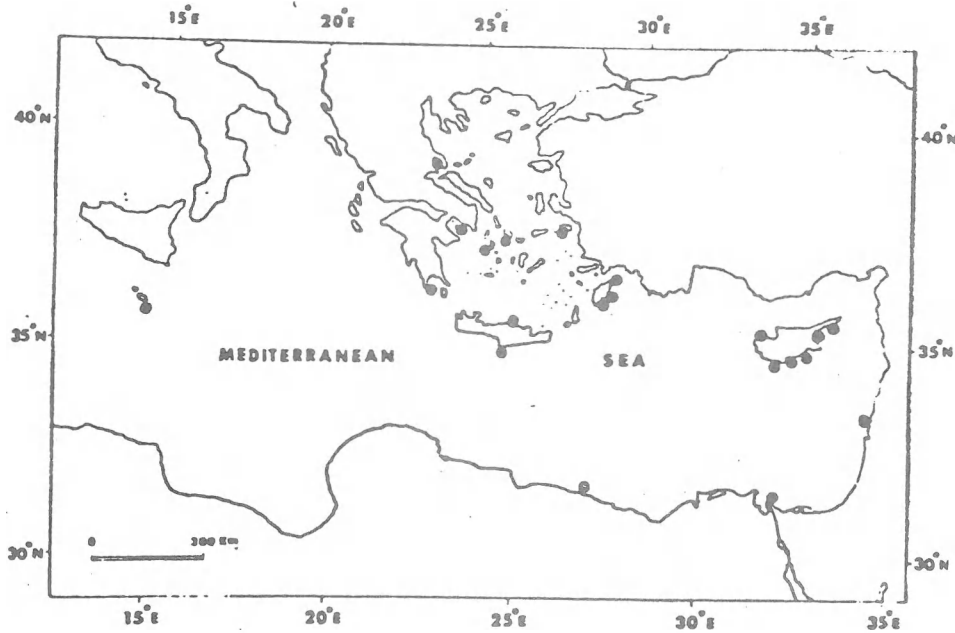
Le *Giraudyo-Zosteretum noltii* ne se trouve en mer libre que dans l'horizon superficiel de l'étage infralittoral et seulement en mode calme (il dépasse rarement deux mètres de profondeur). Cette biocénose peut également s'installer dans les étangs littoraux salés. A Golfe Juan, dans les Alpes Maritimes, le *Giraudyo-Zosteretum noltii* présente un faciès à *Caulerpa olivieri* et *Penicillus mediterraneus*, ces deux Chlorophycées présentant une tendance à l'envahissement et à l'élimination partielle de la prairie à *Zostera noltii*.

e. Biocénose à *Halophila stipulacea* ou *Halophiletum stipulacae*

La phanérogame marine *Halophila stipulacea* qui est très commune dans la partie occidentale de l'Océan Indien (Mer Rouge, Afrique de l'Est, Mer d'Arabie, Golfe Persique, etc) se rencontre également dans différents secteurs de Méditerranée orientale, notamment depuis l'ouverture du Canal de Suez en 1869.

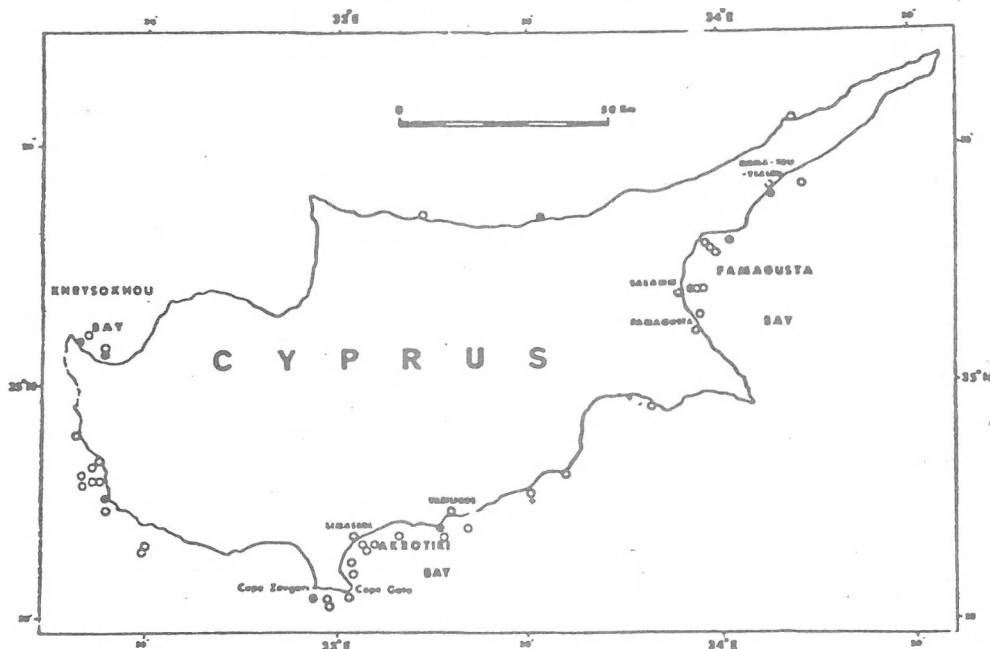
De nombreux auteurs suggèrent que cette plante originaire de l'Océan Indien, s'est répandue en Méditerranée soit en passant directement par le Canal de Suez grâce à sa capacité de supporter de grandes variations de salinité, soit par transport à bord des petits navires passant par le Canal et mêlée aux filets de pêche ou à des engins similaires. Elle doit certainement son implantation en Méditerranée orientale à ses affinités plus subtropicales que tropicales et c'est certainement ce qui explique qu'*Halophila stipulacea* est la seule angiosperme marine de Mer Rouge à avoir colonisé avec succès la Méditerranée ; les autres espèces présentent des exigences écologiques trop franchement tropicales.

Sa grande tolérance aux conditions écologiques ambiantes a permis à *Halophila stipulacea* de coloniser des fonds très variés au point de vue de la salinité, de l'éclairement et de la nature du substratum (sables, sables vaseux, vases) et également au point de vue bathymétrique puisque l'*Halophila* se rencontre de 0 à 65 , avec un record absolu de 147 m à Chypre. Il convient néanmoins de souligner que les peuplements à *Halophila stipulacea* ont été très généralement observés, en Méditerranée, au niveau des ports de petite ou moyenne importance ou dans leur voisinage.



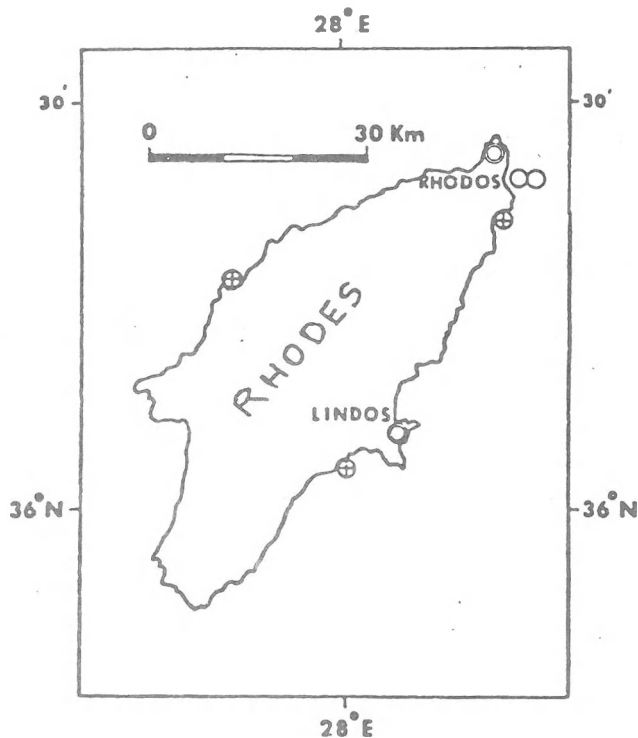
Distribution d'*Halophila stipulacea* en Méditerranée

Halophila stipulacea peut se trouver en mélange avec les autres phanérogames marines méditerranéennes, notamment avec *Cymodocea nodosa* et *Posidonia oceanica* et également avec l'algue verte *Caulerpa prolifera*. Il a été néanmoins observé que l'*Halophile* se localise aussi dans des secteurs où la compétition naturelle avec les autres phanérogames méditerranéennes est pratiquement inexistante, notamment les fonds vaseux à grande profondeur où elle forme des peuplements caractéristiques (*Cymodocea nodosa* s'installe préférentiellement sur fonds sableux peu profonds et *Posidonia oceanica* sur un substrat plus grossier et habituellement pauvre en vase). Aucune recherche biocénotique n'a été réalisée



Détail de la distribution d'*Halophila stipulacea* à Chypre

jusqu'ici sur le peuplement à *Halophila stipulacea*, mais il est probable que l'étude de la flore (et peut-être de la faune) accompagnatrice, notamment des algues épiphytes, conduira à une meilleure connaissance du peuplement. Sa localisation écologique originale suggère qu'elle constitue peut-être une biocénose caractéristique que nous proposons de nommer provisoirement *Halophyletum stipulacae*, à titre d'hypothèse de travail.



Détail de la localisation d'*Halophila stipulacea* en 1967-69 (.) et à des époques plus anciennes(x)

La répartition en Méditerranée orientale du peuplement à *Halophila stipulacea* a été synthétisée sur les cartes ci-dessus. L'examen de celles-ci montre l'abondance des prairies d'Halophile en Mer Egée et dans les îles de Chypre et de Rhodes. L'île de Malte constitue la limite la plus occidentale de sa répartition en Méditerranée, la plante révélant une sténothermie subtropicale qui l'empêche de coloniser le bassin occidental aux eaux trop froides, notamment en hiver.

2. Peuplements à base d'algues

Ces peuplements sont mal connus au point de vue biocénotique, aucun d'eux n'a pour l'instant été décrit comme une biocénose bien individualisée.

a. Peuplements à Caulerpes

Le peuplement type est représenté par la pelouse à *Caulerpa prolifera* (Chlorophycée Siphonale) qui peut s'installer aussi bien sur sables vaseux à quelques centimètres de profondeur que sur des sables ou des graviers plus profonds et même sur des vases molles terrigènes à plusieurs dizaines de mètres de profondeur (150 m, par exemple, au large d'Alexandrie).

Caulerpa prolifera se trouve souvent en mélange avec *Cymodocea nodosa*, ce qui a fait dire à certains auteurs que le peuplement à *C. prolifera* n'est qu'un simple faciès de *Cymodoceetum nodosae* qui se développerait dans les portions les plus chaudes du littoral. Sur substrat vaseux *Caulerpa prolifera* est souvent associée à la Chlorophycée *Cladophora prolifera*.

Sur les côtes françaises, la pelouse à *Caulerpa prolifera* se trouve à la limite de son aire de répartition, l'algue étant sensible aux basses températures hivernales ; elle est donc localisée dans quelques rares zones encore favorable à son développement. Elle est plus répandue au sud, notamment aux îles Baléares et en Afrique du nord.

Des peuplements à *Caulerpa prolifera* ont également été signalés en Espagne et notamment dans le Golfe de Rosas. Cette localisation à quelques kilomètres de la frontière franco-espagnole est intéressante à signaler car la Caulerpe n'a jamais été rencontrée de cette région jusqu'à l'embouchure du Rhône.

En Méditerranée orientale, les Caulerpes de diverses espèces y sont relativement abondantes. Au point de vue biocénotique ces peuplements semblent simplement se surimposer aux communautés de fonds meubles les plus diverses, sans rien ajouter, hors elles-mêmes, au peuplement de celles-ci. Il en est ainsi, par exemple, pour les fonds à *Caulerpa scalpelliformis* observés au large des côtes méditerranéennes d'Israël, et pour *Caulerpa racemosa* et *Caulerpa crassifolia*.



Carte de la répartition du *Caulerpa prolifera* (Forsk.)
Lamx. Exemple d'espèce méditerranééo-atlantique tropicale

Le peuplement à *Caulerpa olivieri* et *Penicillus capitatus* semble être cantonné seulement sur les côtes des Alpes Maritimes (France), les auteurs le considère comme un simple faciès du *Cymodoceetum nodosae* ou du *Giraudyo-Zosteretum noltii*. Le *Penicillus capitatus* existe seul dans le Sud tunisien, à l'est d'Alger, en Corse et en Italie près de Livorno.

b. Peuplement à *Arthrocladia villosa* et *Sporochnus pedunculatus*

Ce peuplement est caractérisé par ces deux Phéophycées annuelles à développement estival. Il se rencontre sur les fonds de graviers, petits cailloux et coquilles brisées entre -20 et -50 m de profondeur environ.

C. COMMUNAUTES LAGUNAIRES

Lorsque la salinité de l'eau de mer n'est pas trop modifiée (communication suffisante de la lagune avec la mer, apport négligeable d'eau douce), la lagune est colonisée par des peuplements franchement marins référables au *Cymodoctum nodosae* et au *Giraudyo-Zosteretum noltii*, ce dernier pouvant s'accommoder d'un léger apport d'eau douce. Ces deux peuplements, par exemple, se rencontrent fréquemment dans les lagunes en arrière des récifs-barrières de posidonies.

Par contre, lorsque les eaux subissent des variations plus accusées de salinité (étangs littoraux, zones estuariennes) les fonds sont occupés par un autre peuplement mieux adapté aux conditions d'euryhalinité et d'eurythermie : la biocénose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme (LEE).

La biocénose LEE est caractérisée par trois Mollusques Pélécypodes endogés : *Cardium lamareki*, *Abra ovata* et *Scrobicularia plana* (les deux premiers surtout dans les sables vaseux, le troisième dans les zones particulièrement envasées) et la présence assez générale de la phanérogame aquatique *Ruppia maritima*. Le peuplement des feuilles de *Ruppia* comprend un certain nombre d'espèces caractéristiques : l'Actinie *Anemonia contarenii*, le Bryozoaire *Conopeum senrati*, les Gastéropodes *Rissoa grossa*, *Rissoa fragilis*, le Pélécypode *Brachydontes marioni*, les Crustacés *Sphaeroma hookeri*, *Cyathura carinata*, *Idotea viridis*, *Gammarus locusta*, *Microdentopus gryllotalpa*.

Parmi les espèces accompagnatrices notons les Gastéropodes *Nassa reticulata* et *Cyclonassa neritea*, les Pélécypodes *Loripes lacteus* et *Gastrana fragilis* et le Crustacé *Carcinus mediterraneus*.

La biocénose LEE présente trois faciès principaux, les deux premiers correspondant à des faciès d'épiflore.

- Faciès à *Ruppia maritima*, dans les cas où la phanérogame prend une extension considérable
- Faciès à *Ruppia rostellata* à faune appauvrie et accompagnement d'algues Characées (petites collections d'eaux peu profondes)
- Faciès à *Mercierella enigmatica* : les tubes calcaires de cette Annélide Polychète sédentaire peuvent former de véritables récifs lorsque le développement de cet organisme est exubérant (par exemple dans la lagune au nord de Tunis).

ETAGE CIRCALITTORAL

I. PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS SOLIDES

Les substrats solides de l'étage circalittoral sont en grande majorité occupés par une biocénose dans laquelle la fraction algale est dominante : le biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme du Circalittoral. Dans les autres biotopes (Grottes et roches du large), où l'éclairement est plus faible, les algues ne jouent plus qu'un rôle effacé ou même manquent complètement.

1. Biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme du Circalittoral (ASCC) ou *Rodriguezellum strafforellii*

La biocénose ASCC présente une combinaison originale de groupes écologiques, en ce qui concerne sa flore :

- 2 groupes caractéristiques CC et CT
- 2 groupes représentés : SIC et SC

a. Groupes caractéristiques

- CC : Groupe écologique des espèces coralligènes circalittorales (CC) ou *Rodriguezellikon* comprend des espèces strictement inféodées aux substrats durs de l'étage circalittoral : *Zosterocarpus oedogonium*, *Elachista stellaris*, *Spermatocchnus paradoxus*, *Asperococcus bullosus* var. *profundus*, *Sphacelaria plumula*, *Blastophysa rhizopus*, *Codium coralloides*, *Halymenia latifolia*, *Rhodophyllis strafforellii*, *Chondrymenia lobata*, *Antithamnion cruciatum* var. *profundum*, *A. cladodermum*, *Ceramium bertholdii*, *C. diaphanum* var. *lophophorum*, *Spermothamnion johannis*, *Sphondylothamnion multifidum* var. *distichum*, *Griffithsia genovefae*, *Seirospora apiculata*, *Laurencia pelagosae*, *Rodriguezella pinnata*, *R. strafforellii*, *Polysiphonia elongata*, *P. subulifera*
- CT : Groupe écologique des espèces coralligènes tolérantes (CT) ou *Dasyopsidikon* assure la transition entre les groupes CC et SC. Il comprend des espèces qui sont à leur optimum dans l'étage circalittoral, mais qui sont susceptibles de remonter dans l'Infralittoral dans des cas mal élucidés ; elles ne s'approchent néanmoins que très rarement de la surface : *Cystoseira spinosa*, *Acrosymphyton purpuriferum*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *Acrodiscus vidovichii*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gloiocladia furcata*, *Antithamnion tenuissimum*, *Dasyopsis plana*, *D. spinella*, *Acrosorium venulosum*

b. Groupes représentés

- SIC : Groupe des espèces sciaphiles infralittorales et circalittorales (SIC) ou *Rhodymenikon* renferme des espèces dont la principale exigence écologique semble être la diminution de l'éclairement, et cela quelle que soit la qualité de l'éclairement, la profondeur, l'hydrodynamisme : "*Halicytis parvula*", *Pseudochlorodesmis furcellata*, *Palmophyllum crassum*, *Mesophyllum lichenoides*, *Lithothamnion philipii*, *Lithophyllum lobatum*, *Peyssonnelia polymorpha*, *Ethelia fissurata*, *Rhodymenia ardissoni*, *Aglaothamnion furcellariae*, *Apoglossum ruscifolium*, *Hypoglossum woodwardii*, *Dasya ocellata*.

- SC : Groupe écologique des espèces sciaphiles de mode relativement calme (SC) ou *Peyssonnelikon* est extrêmement vaste : *Giffordia sandriana*, "*Aglaozonia chilosa*", *Zanardinia prototypus*, *Dictyota linearis*, *Valonia macrophysa*, *Halimeda tuna*, *Amphiroa cryptarthrodia*, *Peyssonnelia rubra*, *P. harveyana*, *Contarinia squamariae*, *Kallymenia microphylla*, *K. reauvieni*, *Botryocladia boergeseni*, *Calosiphonia vermicularis*, "*Hymenioclonium serpens*", *Neurocaulon reniforme*, *Antithamnion plumula* var. *plumula*, *Ceramium codii*, *Ptilothamnion pluma*, *Aglaothamnion tenuissimum*, *Erythroglossum sandrianum*, *E. balearicum*, *Radicilingua thysanorhizans*, *Cryptonemia lomation*, *Botryocladia chiajeana*, *Chrysomenia ventricosa*, *Microcladia glandulosa*.

Le *Rodriguezellietum strafforellii* possède en commun avec l'*Udoteo-Aglaothamnetum tripimati* (Biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme de l'Infralittoral : ASCI), les espèces du groupe SC (espèces Sciaphiles de mode relativement Calme). Ces deux biocénoses sont réunies au sein de la même alliance : le *Peyssonnelion*. Le *Peyssonnelion* et le *Petroglossion*, caractérisés en commun par le groupe SIC (groupe des espèces Sciaphiles Infralittorales et Circalittorales), constituent enfin l'ordre des *Rhodymenietalia*.

La biocénose à Algues Sciaphiles de mode Calme du Circalittoral correspond, en gros, à la biocénose improprement appelée "coralligène". Parmi les éléments caractéristiques de la faune nous citerons particulièrement :

- des Spongiaires : *Axinella damicornis*, *Chondrilla nucula*, *Petrosia ficiformis*
- des Cnidaires : *Paramuricea chamaelon*, *Eunicella stricta*, *Eunicella cavolinii*, *Aleyonum acaule*, *Aleyonium coralloides*
- le Madrépore Astéroïdes *calycularis* (Méditerranée du sud-ouest)
- le Zoanthaire thermophile *Gerardia savaglia* (Adriatique méridionale)
- les Polychètes : *Serpula vermicularis*, *Eunice siciliensis*, *Eunice schizobranchia*
- le Brachiopode *Cistella cuneata*
- de nombreux Bryozoaires : *Porella cervicornis*, *Porella concinna*, *Hippodiplosia fascialis*, *Retepora cellulosa*, *Myriopora truncata*, *Adeonella calveti*
- les Mollusques *Chlamys pes-felis* et *Lima squamosa*
- le Crustacé Décapode *Lissa chiragra*
- les Astérides *Ophidiaster ophidianus* (bassin sud-occidental) et *Hacelia attenuata* (Méditerranée orientale)
- l'Ascidie *Rhodostoma verecundum*, etc.

La biocénose ASCC a son plein développement dans "l'horizon inférieur de la roche littorale" soit au pied des falaises sous-marines, soit sur des surfaces rocheuses émergeant du sédiment, soit encore à l'entrée des grottes sous-marines. Elle est susceptible de se développer en de nombreux faciès :

- Faciès des Algues concrétionnantes et des grands Bryozoaires ramifiés ; c'est ce que l'on appelle encore le "coralligène de plateau" dans lequel le substrat dur est obtenu par un concrétionnement biologique à partir d'un fond originellement meuble ; cette consolidation est le fait des algues calcaires et, à un moindre degré, des animaux.

- les Faciès de Gorgonaires en strate élevée :
 - . d'*Eunicella cavolinii* sur les pans verticaux à profondeur moyenne
 - . d'*Eunicella graminea* sur les replats inclinés et les blocs posés sur le sédiment
 - . de *Paramuricea chamaelon* sur les pans verticaux profonds.
- les Faciès à *Astroides calycularis* et *Ophidiaster ophidianus* du sud-ouest méditerranéen
- Faciès d'appauvrissement dû à un éclaircissement légèrement plus important qui provoque une diminution des Rhodophycées calcaires et une augmentation des algues molles (Faciès qualifié souvent de "pré-coralligène").

Dans le bassin oriental de la Méditerranée, la biocénose ASCC présente quelques particularités :

- les espèces à affinités subtropicales y sont plus abondantes, par exemple, l'Astérie *Hacelia attenuata*, l'Ascidie *Rhodosoma verecundum*, l'Oursin *Centrostephanus longispinus*, le Madrépore *Madracis pharensis*.

Les grands Bryozoaires calcifiés sont moins nombreux et les Alcyonnaires absents

- Elle atteint assez couramment, sous la forme du faciès des algues concrétionnantes, 120 m de fond et parfois 140 m (sous un aspect appauvri) alors qu'elle dépasse rarement 60 m en Méditerranée occidentale. Ce décalage résulterait de la grande transparence des eaux et d'une sédimentation plus restreinte.

2. Biocénose des Grottes Semi-Obscures (GSO)

La biocénose GSO est caractérisée par la disparition des algues (à l'exception des microphytes d'ailleurs non encore étudiés) et l'exubérance des peuplements sessiles animaux. Le corail rouge (*Corallium rubrum*) en est une espèce caractéristique exclusive et ne fait donc pas partie de la biocénose précédente anciennement et abusivement appelée "coralligène".

On peut citer comme autres espèces caractéristiques de la biocénose GSO :

- les Madréporaires *Dendrophyllia cornigera*, *Caryophyllia schmidtii*, *Hoplangia durotrix*, *Leptosammia pruvoti*, *Madracis pharensis* (Méditerranée orientale)
- le Zooxanthaire *Parazoanthus axinellae* (*Parazoanthus axinellae adriaticus* en Adriatique)
- des Eponges *Verongia cavernicola*, *Petrosia fisciformis*, *Oscarella lobularis*, *Ectyon oroides*, *Ircinia dendroides*
- des Bryozoaires *Costazia caminata*, *Adeonella calveti*, *Schismopora avicularis*
- l'Ascidie *Pyura vittata*

3. Biocénose des Grottes et Boyaux à Obscurité Totale (GBOT)

La biocénose GBOT est caractérisée par le taux de couverture de l'épifaune qui tombe aux environs de 20 à 30%, en même temps que la roche se couvre d'un enduit minéral noirâtre renfermant du fer et du manganèse.

Les espèces caractéristiques reconnues jusqu'ici sont les suivantes :

- l'Eponge *Petrobiona massiliana*
- les Crustacés *Hemimysis speluncola*, *H. larmornae*
- la Crevette *Stenopus scaber*
- le Brachyoure *Herbstia condyliata*
- l'Amphipode *Aristias tumidus*
- le Téléostéen *Apogon ruber*

Quelques espèces sont communes à cette biocénose GBOT et à la biocénose GSO comme par exemple : *Janira maculosa*, *Enalus occultus*, *Rissoa semistriata* qui caractérisent les grottes circalittorales en général .

4. Biocénose de la Roche du Large (RL)

Cette biocénose se localise dans la partie limitrophe du plateau continental sur les roches situées au voisinage de la rupture de pente. En raison de la profondeur, la végétation macroscopique est absente.

L'élément caractéristique et dominant de la biocénose RL est représenté essentiellement par de grandes éponges souvent dressées : *Poecillastra compressa*, *Phakellia ventilabrum*, *Rhizaxinella pyrifera*, *Tylodesma inornata*, *Ircinia muscarum*, *I. oros*, le Madréporaire jaune *Dendrophyllia cornigera*, l'Antipathaire *Antipathes fragilis*, le Brachiopode *Cistella cuneata*.

On y rencontre également d'autres espèces relativement nombreuses, caractéristiques de l'étage circalittoral : les Eponges *Tylodesma inornata*, *Acanthella acuta*, *Axinella polypoides*, *A. damicornis*, *A. verrucosa*, *Petrosia ficiformis*, *Petrosia dura*, *Suberites carnosus*, les Cnidaire *Corallium rubrum*, *Alcyonium acaule* et *Paralcyonium elegans*, le Bryozoaire *Porella cervicornis*, . Il existe également quelques espèces intruses de l'étage bathyal tel l'Oursin *Cidaris cidaris*.

Dans la faune vagile on trouve un grand nombre d'Echinodermes : *Ophiacantha setosa*, *Echinaster sepositus*, *Echinus melo*, *Holothuria forskali*, *Antedon mediterranea* ; le Crustacé Décapode *Munida bamffia* et (fréquent en Adriatique) la langouste *Palinurus elephas*.

II. PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES

Les fonds meubles de la marge continentale correspondant à l'étage circalittoral sont constitués :

- soit d'apports terrigènes (essentiellement fraction fine des sédiments)
- soit de matériel organogène, formé essentiellement à partir d'organismes benthiques actuels ou quaternaires (fraction grossière des sédiments surtout)
- soit par le mélange de matériaux des deux origines

Ainsi la taille des particules sédimentées revêt une importance capitale pour la définition des biotopes dans l'étage circalittoral et la répartition des biocénoses :

- Sables grossiers et fins graviers : biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fond (SGCF)
- Graviers, sables, débris coquilliers, débris de Mélobésiées, débris de Bryozoaires : biocénose du Détritique Côtier (DC)
- Graviers, sables, débris coquilliers, vases, à dominance de vases, biocénose du Détritique Envasé (DE) et biocénose des fonds Détritiques du Large (DL). Les fonds DL représentent un détritique ancien formé en grande partie des débris de thanatocénoses, tandis que le DC représente le détritique essentiellement actuel. Par ailleurs les fonds DL sont situés sur le rebord extrême du plateau continental avant la rupture de pente tandis que les fonds DC sont immédiatement suite à l'étage infralittoral
- Vases : biocénose de la Vase Terrigène Côtière (VTC).

1. Biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fond (SGCF)

La biocénose SGCF s'installe aussi bien dans l'étage circalittoral que dans l'étage infralittoral sur le parcours des courants de fond. Elle a été décrite en détail dans un chapitre de l'étage infralittoral.

2. Biocénose des fonds Détritiques Côtiers (DC)

La nature du substratum est d'une extrême variété et dépend en grande partie de la nature de la côte voisine et des formations infralittorales proches. Tantôt ce sont des graviers et des sables issus des roches en place qui dominent, tantôt des débris coquilliers de Mollusques divers, tantôt encore (quand d'importantes formations coralligènes se trouvent à proximité) des débris de Bryozoaires rameux (*Myriozum*, *Pentapora*, *Porella*, *Sertella*), tantôt enfin (si des formations importantes d'algues calcaires existent dans les parages) des débris de Mélobésiées mortes et plus ou moins corrodées. Les interstices entre ces différents composants sont partiellement colmatés par une fraction sablo-vaseuse plus ou moins abondante. Dans certains cas, le sédiment renferme aussi des fibres rouies de posidonies issues des peuplements infralittoraux voisins.

La biocénose du DC occupe une grande partie du plateau continental, depuis la limite profonde de l'herbier de posidonies jusqu'à 90 à 100 m de profondeur environ. Elle comporte un nombre très élevé d'espèces.

a. La faune

Parmi les espèces caractéristiques mentionnons :

- les Spongiaires : *Suberites domuncula* (Orange de mer), *Bubaris vermiculata*
- le Cnidaire : *Sarcodycton catenatum*
- les Echinodermes : *Anseropoda placenta*, *Astropecten irregularis*, *Ophiocoris forbesi*, *Ophiura grubei*, *Genocidaris maculata*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Paracucumaria hyndmanni*, *Stereoderma kisschbergi*

- les Mollusques Pélécypodes : *Pecten jacobaeus*, *Modiolus phaseolinus*, *Lima loscombei*, *Lima elliptica*, *Chlamys flexuosa*, *Laevicardium oblongum*, *Cardium deshaesi*, *Tellina donacina*, *Abra prismatica*, *Pandora obtusa*, *Neaero costellata*, *Psammobia feroense*
- les Mollusques Gastéropodes : *Turritella triplicata*, *Eulime polita*, *Drillia maravignae*
- les Polychètes : *Hermione hystrix*, *Harmothoe reticulata*, *Petta pusilla*, *Vermiliopsis infundibulum*, *Ditrupa arietina*
- les Crustacés : *Comilera cylindracea*, *Paguriste oculatus*, *Anapagurus laevis*, *Anapagurus chiroacanthus*, *Ebalia tuberosa*, *Ebalia edwardsi*.
- les Ascidies : *Molgula oculata*, *Ctenicella appendiculata*, *Microcosmus vulgaris*, *Polycarpa pomaria*, *Polycarpa gracilis*.

Quatre espèces sont caractéristiques préférentielles :

- l'Echinoderme *Ophiura albida*
- les Pélécypodes *Cardium papillosum*, *Pitaria rudis*
- la Polychète *Hyalinocia tubicola*.

b. La flore

L'épiflore du détritique côtier est important : plus de 100 espèces en général.

L'examen des affinités écologiques de ces espèces a permis de dégager un certain nombre de caractéristiques du *Phymatolitho-Mesophylletum coralloides* appartenant aux groupes suivants :

- Groupe des espèces Sciaphiles Infralittorales et Circalittorales (SIC) : *Mesophyllum lichenoides*, *Peyssonnelia polymorpha*, *Palmyrphyllum crassum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Rhodomenia ardissoni*.
- Groupe des espèces sciaphiles des Substrats Meubles (SM) : *Phymatolithon calcareum*, *Mesophyllum coralloides*, *Cryptonemia tunaeformis*, *Peyssonnelia rosa maris* fa. *rosa marina*, *Sebdenia dichotoma*, *Kallymenia spathulata*, *Lithothamnium fruticulosum*, *Sphaerococcus rhizophylloides*.
- Groupe des espèces Sciaphiles de mode alme (SC) : *Halimeda tuna*, *Valonia macrophysa*, *Aglaozonia chilosa*, *Dictyota linearis*, *Zanardinia prototypus*, *Botryocladia boergesenii*, *Cryptonemia lomation*, *Peyssonnelia rubra*.

Il convient néanmoins de noter qu'à côté de ces trois groupes caractéristiques de la biocénose du DC (SIC, SM et SC), il existe de nombreuses espèces caractéristiques d'autres phytocénoses et appartenant pour la plus large part :

- aux autres groupes circalittoraux :
 - . Groupe des espèces du Concrétionnement Circalittoral (CC)
 - . Groupe des espèces du Concrétionnement Circalittoral Tolérantes (CCT)
 - . Groupe des espèces Sciaphiles Rhéophiles (SRh).
- aux groupes infralittoraux :
 - . Groupe des espèces Sciaphiles de mode Calme Infralittorale Tolérantes (SCIT)
 - . Groupe des espèces Sciaphiles de mode Calme Infralittorales (SCI)
 - . Groupe des espèces Sciaphiles Infralittorales (SI).

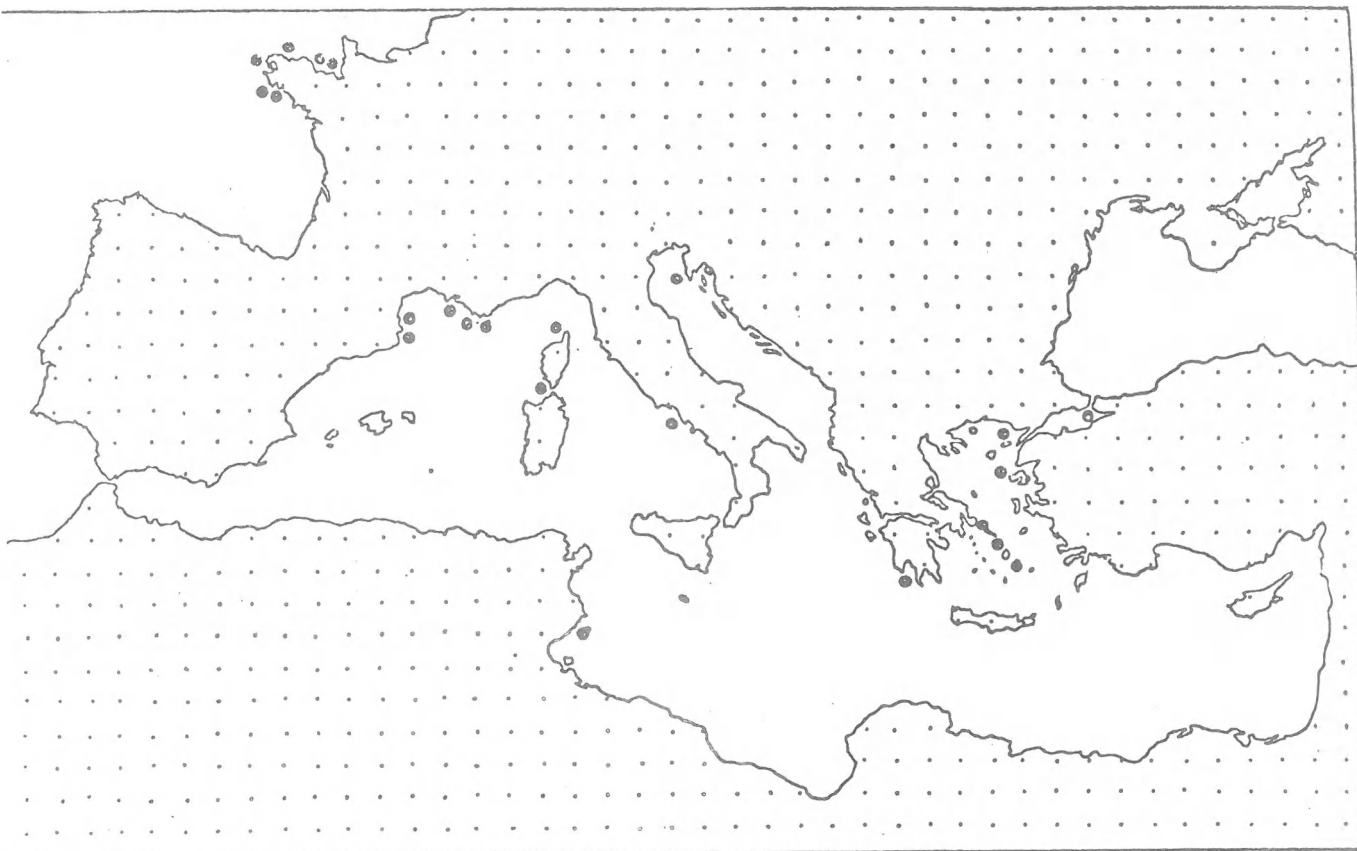
La biocénose du DC présente de nombreux faciès :

- le Faciès des "pralines", caractérisé par la présence de nodules bosselés constitués de couches successives de Corallinacées (algues rouges calcaires) associées au Mollusque Pélécy-pode *Venus casina* et souvent à la Phéophycée sciaphile *Laminaria rodriguezii*. Ce faciès, appauvri qualitativement et quantitativement par rapport à la biocénose du DC typique, est lié à un régime de courants de fond assez vifs et constants. Il s'établit ordinairement sur un sédiment constitué de fins graviers coquilliers, dans lequel la fraction vaseuse est toujours faible (Majorques, Corse, Tunisie, etc).

Les "pralines" constituent, à certains endroits, un support favorable au développement de *Laminaria rodriguezii*, Phéophycée endémique de la Méditerranée. Cette grande laminaire forme, dans un nombre très limité de régions, des prairies sous-marines profondes plus ou moins vastes, situées en général sur des bancs assez isolés, l'algue paraissant éviter la trop grande proximité des rivages. Ces champs de laminaires se rencontrent en quelques points très limités du littoral méditerranéen : Banc du Magaud, en France (-80 à -110 m), banc de Centuri, en Corse (-40 à -100 m), sud Sardaigne, est de Majorques, banc Hecate au seuil Siculo-Tunisien, Iles Ustica, Stromboli, Pianosa et Montecristo en Italie (environ -90 m).

- le Faciès à *Kallymenia spathulata* et à *Haliclona simulans*. Les éléments essentiels de ce peuplement sont la Rhodophycée libre *Kallymenia spathulata* et l'éponge *Haliclona simulans*. On y trouve par ailleurs un grand nombre d'espèces caractéristiques du DC et de nombreux épiphytes sur le thalle de *Kallymenia* (Foraminifères, Hydroïdes, Bryozoaires, Ascidies, etc).
- le Faciès à *Rhodymenia corallicola* qui couvre de vastes surfaces dans certaines localités de l'Adriatique
- le Faciès à *Ophiura texturata*. Ce faciès se rencontre surtout au voisinage immédiat des fonds occupés par la biocénose infralittorale des Sables Fins Terrigènes. La densité de l'ophiure peut dépasser 10 individus au m² (Adriatique).
- le Faciès du Maerl. Le faciès du Maerl est constitué par des peuplements denses de certaines espèces de Mélobésiées libres et ramifiées que l'on appelle "gravelle grosse" en Méditerranée. Ces Mélobésiées libres appartiennent essentiellement à deux espèces : *Phymatolithon calcarum* et *Mesophyllum coralloides*.

Le faciès du Maerl se rencontre dans de nombreux secteurs de la Méditerranée occidentale (France, Italie, Corse, Sardaigne, Tunisie, etc.) et en Adriatique jusque vers 60 m de profondeur en moyenne. En Méditerranée orientale, ces Mélobésiées ont été trouvées encore plus profondément jusque vers 180 m de profondeur (mer Egée, Crête). Dans ces régions, à partir de 60 m environ, on note l'abondance de la Chlorophycée *Palmophyllum crassum* qui donne un aspect particulier au Maerl profond de la Méditerranée orientale.



Localisation des fonds de maerl sur les côtes de France et en Méditerranée (d'après Jacquotte)

- Le faciès à *Lithothamnium valens*. Cette Rhodophycée branchue est souvent accompagnée du Pélécy-pode *Chlamys commutata* (Corse, Iles Baléares)
- Le faciès à *Distoma adriaticum*, ascidie endémique en Adriatique
- Le faciès à *Geodia cydonium*, éponge relativement fréquente dans certains fonds DC de l'Adriatique
- Le faciès à *Vidalia volubilis*. Cette Rhodophycée est souvent associée à une autre algue rouge, le *Rytidhlaea tinctoria* (Iles d'Hyères, Adriatique, Méditerranée orientale)
- Le faciès à Peyssonnaliacées libres. Ce faciès se rencontre sur des fonds où le sédiment est formé d'une vase très fluide et mobile, à la surface de laquelle les thalles calcaires de ces algues Peyssonnaliacées sont disposés sur une seule couche généralement. Ces Peyssonnelles sont presque exclusivement référables à *Peyssonnelia rosa-marina*, longtemps confondue avec *Peyssonnelia polymorpha* (Méditerranée occidentale, Adriatique).

3. Biocénose des fonds Détritiques Envasés (DE)

Cette biocénose se développe dans les zones d'envasement des fonds détritiques sous l'influence d'apports terrigènes provenant des fleuves. Le sédiment est un sable très vaseux ou une vase sableuse ou même une vase assez compacte, riche en débris coquilliers et scories ; la sédimentation

y est suffisamment lente pour permettre le développement d'une épifaune sessile. Gravier, sable et vase sont mélangés en quantités variables, mais la vase prédomine toujours.

La biocénose DE comporte 12 espèces caractéristiques exclusives :

- le Spongiaire *Raspailia viminalis*
- les Cnidaire *Alcyonium palmatum*, *Eloactis mazeli* et *Anemonactis mazeli*
- l'Holothurie *Pseudothyone raphanus*
- le Mollusque Pélécypode *Tellina serrata*
- le Vers Sipunculide *Golfingia elongata*
- les Vers Polychètes *Aphrodita aculeata*, *Polyodontes maxillosus*, *Eupanthalis kinbergi*, *Leiocapitella dollfusi*, *Clymene palermitana*
- le Crustacé Isopode *Cirolana neglecta*

La biocénose du DE présente un faciès original à *Ophiothrix quinque-maculata*, espèce qui forme par endroit des peuplements extrêmement denses où l'Ophiure représente près de 90% du peuplement.

4. Biocénose des fonds Détritiques du Large (DL)

La biocénose des fonds Détritiques du Large (DL) se développe sur un sédiment mixte à gravier, sable et vase, la fraction fine y étant plus importante que dans les sédiments supportant la biocénose du DC. La fraction gravier, essentiellement organogène, est en grande partie constituée par des débris calcaires de Thanatocénoses quaternaires. Les fonds détritiques du large constituent l'horizon le plus profond, en général, de l'étage circalittoral.

La biocénose DL comprend 11 espèces caractéristiques exclusives :

- les Mollusques Pélécypodes *Pinna rudis*, *Astarte sulcata*, *Chlamys clavata*
- le Scaphopode *Dentalium panormitanum*
- les Crustacés *Haploops dellavallei*, *Lophogaster typicus*, *Ebalia granulosa*
- les Echinodermes *Leptometra phalangium*, *Ophiura carnea*, *Thyone gadeana*, *Neocucumis marioni*

Ces espèces sont mêlées à un nombre important de formes communes à tout l'étage circalittoral, et aussi à quelques espèces des fonds détritiques côtiers. On y observe aussi parfois des espèces indicatrices de courants au voisinage du fond, comme le Mollusque Pélécypode *Venus casina* et l'Oursin *Spatangus purpureus*.

La biocénose du DL a moins tendance que la biocénose du DC à se diversifier en faciès, ce qui est certainement dû à la plus grande uniformité du milieu. Il est possible, néanmoins, de rencontrer les trois faciès suivants :

- **Faciès des grands Hydroides.** Ce faciès se rencontre lorsque le sédiment présente une fraction vaseuse importante ; il est alors presque entièrement consolidé par les réseaux de rhizoïdes des deux grands Hydroides *Lytocarpia myriophyllum* et *Nemertesia antennina*. Sur ces grands Hydroides se trouve généralement une importante épifaune d'Hydroides plus petits, d'Actinies, de Gastéropodes, etc.

- Faciès à *Neolampas rostellata*. C'est le petit Echinide *Neolampas rostellata* qui caractérise ce faciès toujours développé sur de fins graviers coquilliers peu envasés. Les espèces du DL y sont très appauvries quantitativement.
- Faciès à *Ophiacantha setosa*. Cette Ophiuride extrêmement abondante se rencontre assez souvent avec le Pélécypode *Chlamys clavatus* (mer Egée).

Dans le bassin oriental de la Méditerranée, les fonds détritiques du large sont très peu développés et la biocénose DL peu représentative. Du fait de l'extension importante vers la profondeur du coralligène de plateau parfois supplanté, et le plus souvent suivi, vers le fond, par un coralligène larvé avec encore des Mélobésiées et *Palmophyllum crassum*, l'espace qui serait dévolu normalement aux Fonds Détritiques du Large se trouve, soit soumis aux ingérences du faciès sablo-vaseux à *Cidaris cidaris* et *Terebratula vitrea* des vases bathyales, soit envahi par des vases argileuses banales de l'étage bathyal. Il convient également de noter que *Leptometra phalangium* semble manquer dans l'extrême est du bassin.

5. Biocénose des Vases Terrigènes Côtiers (VTC)

Le sédiment est toujours de vase pure, plus ou moins argileuse, presque toujours d'origine fluviatile. Les débris grossiers qui pourraient y être amenés y sont rapidement enfouis en sorte qu'il n'y a pas d'épifaune développée.

La biocénose VTC comprend essentiellement les espèces caractéristiques strictes suivantes :

- le Cidaire *Virgularia mirabilis*
- l'Echinoderme Holothuride *Lapidoplax digitata*
- les Mollusques Pélécypodes *Thyasira croulinensis*, *Misella bidentata*, *Abra nitida*, *Thracia convexa*
- de nombreux vers Polychètes, notamment *Lepidasthenia maculata*, *Phyllodoce lineata*, *Nereis longissima*, *Nephtys hystericis*, *Goniada maculata*, *Sternaspis scutata*, *Pectinaria belgica*
- les Crustacés *Callinassa truncata*, *Gonoplax rhomboides*
- les Poissons *Coecula imberbis*, *Gobius lesueurii*

Parmi les caractéristiques préférentielles, on peut citer

- le Gastéropode *Turritella tricarinata* f. *communis*
- les Polychètes *Maldane glebifex*, *Ampharete grubei*
- l'Holothurie *Trachythone tergestina*.

Il s'y ajoute également des espèces accompagnatrices essentiellement vasicoles comme par exemple le *Lumbriconereis fragilis* et l'*Amphiura filiformis*.

La biocénose VTC présente quatre faciès qui peuvent être groupés deux à deux :

- les faciès de vases molles
 - le faciès à *Turritella tricarinata* f. *communis* qui comprend presque essentiellement des Mollusques dont *Turritella* qui représente couramment 95% de la totalité du peuplement

- le faciès à *Labidoplax digitata* Holothuride qui prospère notamment au voisinage des estuaires sur des fonds de vase très fluide.
- les faciès à vases gluantes :
 - le faciès des formes pivotantes à *Virgularia mirabilis*, *Pennatula phosphorea* et *Veretillum cynomorium*
 - le faciès des formes sessiles à *Alcyonium palmatum*, (*Alcyonium palmatum adriaticum* en Adriatique), *Pteria hirundo*, *Diazona violacea*, *Stichopus regalis*.

6. Biocénose à *Nephrops norvegicus* et *Thenia muricata*

Sur le vaste biotope des fonds vaseux très profonds de l'Adriatique moyenne (-100 à -270 environ) se développe une biocénose particulière, à caractères transitoires, où certains éléments de la biocénose des vases bathyales voisinent avec les éléments de la biocénose VTC : la biocénose à *Nephrops norvegicus* et *Thenia muricata*.

La langoustine *Nephrops norvegicus* constitue la seule espèce caractéristique exclusive de cette biocénose, l'enteropneuste *Glandiceps talaboti* une espèce préférentielle.

Parmi les éléments bathyaux qui y sont distribués, on trouve l'éponge *Thenia muricata*, le Cnidaire *Funiculina quadrangularis*, les Crustacés *Parapenaeus longirostris* et *Chlorotocus crassicornis*.

De la biocénose VTC, on rencontre assez fréquemment : *Alcyonium palmatum adriaticum*, *Pennatula phosphorea*, *Diazona violacea*, *Stichopus regalis*.

Il convient de souligner l'importance économique de cette biocénose à cause de la pêche au chalut de la langoustine *Nephrops norvegicus*, de divers poissons notamment de *Merluccius merluccius*, ainsi que de divers Céphalopodes.

PEUPELEMENTS DES GRANDS FONDS

Les grands fonds constituent ce que l'on appelle le système profond ou système aphytal caractérisé par l'absence de lumière, donc de végétation chlorophyllienne et aussi par des pressions élevées.

Le système profond comprend trois étages :

- le bathyal qui correspond aux peuplements occupant le talus continental et la portion des fonds à pente adoucie qui se trouve immédiatement au pied de ce talus.
- l'abyssal qui comprend les peuplements de la grande plaine à pente très faible qui s'étend depuis la pente adoucie du pied du talus jusqu'aux grands ravins et fosses de l'étage suivant.
- l'hadal qui englobe les fonds de ravin et les fosses profondes.

Au point de vue topographique, il est indéniable que ces trois étages existent en Méditerranée. Par contre, au point de vue bionomique l'étage hadal n'existe pas puisqu'il n'est occupé par aucune espèce caractéristique ; l'existence même de peuplements véritablement abyssaux en Méditerranée pose un problème qui n'est pas encore résolu. Cette dualité contradictoire repose en fait sur des particularités de la mer Méditerranée.

Les Méditerranées sont en effet des mers profondément engagées dans l'intérieur des continents qui communiquent avec l'Océan mondial par un détroit d'étendue restreinte et dont la profondeur est moindre que celle de la mer elle-même. Par rapport à l'océan, les Méditerranées présentent ainsi les anomalies suivantes :

- une circulation déficiente des eaux profondes
- des salinités plus élevées (3.5% en moyenne pour l'océan, 3,64 à 3,95% pour la Méditerranée)
- une température uniforme. Dans les océans la température décroît avec la profondeur. Au contraire, en Méditerranée, la température est voisine de celle qu'a la mer ouverte à la profondeur du seuil de communication et ceci jusqu'aux plus grandes profondeurs : 13° depuis 350 m (profondeur du seuil de Gibraltar) jusqu'à ses plus grandes profondeurs (environ 5100 m dans une des fosses de Matapan).

La faune profonde de l'Océan Atlantique qui tente de pénétrer et de s'acclimater en Méditerranée se trouve donc aux prises avec deux obstacles : l'obstacle topographique constitué par le seuil lui-même et l'obstacle thermique constitué par la température des eaux. Il en résulte que la faune benthique profonde de la Méditerranée est une faune atlantique très appauvrie à cause de l'homothermie de profondeur aux environs de 13° qui élimine toutes les espèces sténothermes pour des températures inférieures à ce chiffre, et à cause de la profondeur du seuil qui empêche le passage des espèces vivant à des profondeurs supérieures à 300 m en Atlantique. Cette faune bathyale très appauvrie qui peuple les grands fonds de la Méditerranée et à laquelle s'ajoutent quelques espèces de la marge continentale qui descendent plus profond à cause de l'homothermie dépasse les limites qui sont celles de l'étage bathyal en mer ouverte, et va jusqu'aux plus grandes profondeurs de la Méditerranée.

Dans les grands fonds ce sont évidemment les substrats meubles qui dominent très largement mais il existe cependant ça et là quelques substrats rocheux. On considère, pour l'instant, que quatre biocénoses d'inégale importance se partagent ces fonds mais l'inventaire biocénotique est loin d'être exhaustif, nos connaissances à ce sujet étant notoirement insuffisantes.

I. SUBSTRATS SOLIDES

Les substrats solides (Roches ou supports organogènes ports ou fossilisés) ne représentent qu'un pourcentage très faible du fond. Ils sont occupés essentiellement par deux biocénoses caractéristiques.

1. Biocénose des Coraux Jaunes (CJ)

Cette biocénose ne descend guère au-delà de 300 m de profondeur. Elle est caractérisée par le Madrépore jaune *Dendrophylla cornigera*. On y note assez souvent l'abondance du Mollusque Pélécyopode *Pycnodonta cochlear* sans qu'il soit vraiment caractéristique de la biocénose JC puisqu'il se trouve aussi dans la biocénose suivante à Coraux Blancs.

2. Biocénose des Coraux Blancs (CB)

Cette biocénose qui n'existe qu'à partir d'une profondeur d'environ 400 m est caractérisée par les coraux blancs : *Lophelia prolifera*, *Madrepora oculata*, *Caryophyllia arcuata*, *Desmophyllum cristagalli*

La faune d'accompagnement est assez pauvre. Elle comprend quelques éponges non caractéristiques (*Poecillastra compressa*, *Quasillina brevis*, etc), la petite gorgone *Muricea bebricoides*, les Pélécyopodes *Arca nodulosa*, *Arca obliqua*, *Spondylus gussoni*, *Chlamys bruei*, le Polyplacophore *Hanleya hanleyi*, les Polychètes *Harmothoe longisetis*, *Phyllodoce madeirensis*, *Vermiliopsis multiseriata*, *Lagisca extemata* var. *abyssorum*, *Leocrates atlanticus*, *Pholoe dorsipapillata*, la Crevette *Pandalina profunda*, l'Ophiure *Amphiura chiapei*.

II. SUBSTRATS MEUBLES

Les substrats meubles des horizons supérieurs et moyens des grands fonds sont occupés par deux biocénoses d'importance territoriale tout à fait différente.

1. Biocénose des Gravieres de l'étage Bathyal (GB)

Les courants assez vifs qui règnent au voisinage de la rupture de pente de la marge continentale sont souvent suffisants pour empêcher toute sédimentation fine, ce qui donne naissance à des fonds de graviers plus ou moins coquilliers mêlés ou non de sable grossier. Ces graviers paraissent être le plus souvent issus de la fragmentation de thanotocoénoses.

La biocénose des GB est caractérisée essentiellement par les Brachiopodes *Terebratulina vitrea* et *Terebratulina caput-serpentis* et l'Oursin *Cidaris cidaris*. Le reste du peuplement, d'ailleurs clairsemé, est formé d'espèces intruses des biotopes voisins.

2. Biocénose des Vases Profondes (VP)

La majorité des substrats meubles des grands fonds sont constitués par une vase argileuse jaunâtre ou gris bleuté, relativement consistante et dont le peuplement est extrêmement clairsemé d'après les observations réalisées à partir du Bathyschappe FNRS III.

Néanmoins, la biocénose VP paraît être une des plus riches en espèces caractéristiques parmi lesquelles quatre sont nettement dominantes : les Scaphopodes *Dentalium agile* et *Siphonodentalium quinquangulare*, le Pélécypode *Abra longicallus* et le Décapode *Callocaris macandreae*.

La biocénose VP comprend trois lots différents d'espèces :

a. Espèces caractéristiques ⁽¹⁾

- Foraminifères : *Bathysiphon filiformis*, *Cribragoella robusta*, *Cyclammina cancellata*, *Dentalina communis*, *Gyroidina soldanii*, *Hyperammina elongata*, *Hyperammina friabilis*, *Lingulina carinata seminuda*, *Margulina costata*, *Nodosoria albatrossi*, *Planulina ariminensis*, *Rhabdammina abyssorum*, *Saccorhiza ramosa*, *Saracenaria italica*, *Sigmoilina schlumbergeri*, *Sigmoilina sigmoidea*, *Tolypammina vagans*, *Triloculina fischeri*, *Trochammina globigeriniformis*, *Uvigerina mediterranea*.
- Spongiaires : *Asconema setubalense**, *Cladorhiza abyssicola*, *Pheronema grayi*, *Radiella sol*, *Thenea muricata*
- Cnidaire : *Actinauge richardi*, *Funiculina quadrangularis*, *Hormathia coronata*, *Isidella coronata*, *Lovenella (= Campanulina) paniculata*, *Parazoanthus marioni*, *Rosalinda incrustans*, *Stephanoscyphus simplex*, *Thamnostoma cidaritis*
- Bryozoaires : *Triticellopsis tissieri***
- Mollusques : *Abra longicallus*, *Addisonia excentrica*, *Aporrhais serresianus*, *Bathypolypus sponsalis*, *Calliostoma suturale**, *Chlamys septemradiata**, *Chlamys vitreus*, *Cochlodesma tenerum*, *Dentalium agile*, *Entalina quinquangularis*, *Lima subauriculata*, *Limea sarsii*, *Modiolus politus**, *Nassa semistriata*, *Nucula tenuis*, *Propeamussium vitreum*, *Pteroctopus tetracirrhus*, *Platydoridura***, *Ranella gigantea*, *Rossia caroli*, *Scaevargus unicolorrhus*, *Sepietta oweniana*, *Sipho torus**, *Siphonodentalium quinquangulare*, *Thyasira ferruginosa*, *Xenophora mediterranea***
- Sipunculien : *Golfingia minuta*, *Onchnesoma steenstrupii*, *Sipunculus norvegicus*
- Echiuriens : *Echiurus abyssalis*

./.

(1) Les espèces concernant le bassin oriental sont soulignées d'un trait discontinu, celles communes aux deux bassins d'un trait continu. Les espèces du bassin occidental ne sont pas soulignées.

* = espèces en provenance de l'Océan Atlantique entrées par le détroit de Gibraltar

** = espèces endémiques méditerranéennes

- Polychètes : *Acanthiclepis asperrima*, *Ancistrostylis groenlandica*, *Aphrodite pallida***, *Aricia kupfferi*, *Aricidea monicae*, *Harmathoe impar*, *Harmathoe johnstoni*, *Heterospio mediterranea*, *Laetmatonice filicornis*, *Leanira tetragona*, *Leocrates atlanticus*, *Nephthys paradoxo*, *Onuphis quadricuspis*, *Panthalis oerstedii*, *Pholoe dorsipapillata*, *Phyllochaetopterus solitarius*, *Pseudocapitella incerta*, *Spiophanes incerta*, *Spiophanes kroeyeri reyssei*
- Crustacés : *Anamathia rissoana*, *Apseudes graciloides***, *Apseudes grossimanus*, *Apseudes retusifrons*, *Aristeomorpha foliacea*, *Aristeus antennatus*, *Bathynectes superbus*, *Calocaris macandreae*, *Campylastris vitrea**, *Chlorotocus crassicornis*, *Cyclaspis longicauda**, *Desmosoma chelatum*, *Dorhynchus thomsoni*, *Ebalia nux*, *Ergasticus clouei*, *Eriopisa elongata*, *Geryon longipes*, *Geryon tridens*, *Gnathia oxycyraea*, *Hippomedon bidentatus*, *Lembo angularis*, *Leucon longirostris*, *Leucon macrorhinus*, *Ligur ensiferus*, *Maera schmidtii*, *Makrocyllndrus longipes*, *Makrocyllndrus stebbingi*, *Munida intermedia*, *Munida iris* ssp *rutland**, *Munida perarmata*, *Nicippe tumida*, *Pagurus variabilis*, *Palinurus mauritanicus**, *Paranarthura subtilis*, *Parapenaeus longirostris*, *Paromola cuvieri*, *Philocheras echinulatus*, *Phylomedes macandrei*, *Plesionika acanthonotus*, *Plesionika antigai**, *P. edwardsi*, *P. gigliolii*, *P. heterocarpus*, *P. martia*, *Polycheles typhlops*, *Pontophilus echinulatus*, *Rochina carpenteri**, *Strongylura cylindrata*, *Tanaella unguicillata*, *Urothoe corsica***
- Echinodermes : *Amphilepis norvegica*, *Brisingella coronata*, *Ceramaster hystericis***, *Echinocucumis typica*, *Leptometra celtica*, *Mesothuria intestinalis*, *Odontaster mediterraneus*, *Ophiocten abyssicolum*.
- Enteropneustes : *Glandiceps talaboti*
- Pogonophores : *Siboglinum carpinei*
- Poissons : *Argentina sphyraena*, *Gadiculus argenteus*, *Lepidorhombus bosci*, dans l'horizon supérieur ; *Chalinura mediterranea***, *Coelorrhynchus coelorrhynchus*, *Phycis blennoides*, plus bas.

Comme on pouvait le supposer à priori, la majorité de ces espèces des vases profondes (environ 40% du total) est connue depuis la région Norvège-Féroé jusqu'à la Mauritanie ; un pourcentage encore important est constitué d'espèces dont la distribution s'étend un peu moins loin vers le nord. En revanche, les espèces connues seulement du Maroc et de la Méditerranée sont très peu nombreuses (environ 7% du total).

b. Espèces pélophiles eurybathes

Les espèces pélophiles eurybathes sont des espèces qui sont très liées aux fonds vaseux quelle qu'en soit la profondeur. Plus simplement on peut dire aussi que ce sont des formes qui se rencontrent à la fois dans les vases circalittorales et dans les bathyales. On peut citer dans ce groupe :

- Cnidaires : *Pennatula phosphorea*, *Veretillum cynomorium*
- Polychète : *Aphrodite aculeata*
- Echiurides : *Thalassemma gigas*

- Crustacés : *Pontophilus spinosus*, *Pontocaris cataphracta*, *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea*, *Processa canaliculata*, *P. mediterranea*, *Nephrops norvegicus*, *Goneplax angulata*, *Dorippe lanata*
- Mollusques : *Triton nodifer*, *Cassis saburon*, *Morio rugosa*, *Scaphander lignarius*, *Doris tuberculata*
- Echinodermes : *Amphiura chiajei*, *Brissopsis lyrifera*, *Stichopus regalis*, *Molpadia musculus*, *Oerstergrenia digitata*
- Enteropneuste : *Glandiceps talaboti*
- Ascidié : *Diazona violacea*.

c. Espèces ubiquistes eurybathes

Nous avons dit précédemment que l'homothermie profonde de la Méditerranée favorise l'eury bathie de bon nombre d'espèces. Les espèces eurybathes "descendent de plus ou moins haut" sans doute en fonction de leur eurythermie plus ou moins accentuée.

Les Crabes *Medaeus couchi* et *Macropipus tuberculatus* n'existent que dans le Détritique du Large ainsi que les Echinodermes *Luidia sarsi* et *Spatangus inermis*.

Les espèces les plus nombreuses s'étendent depuis les Fonds Détritiques Côtiers jusqu'aux vases profondes. On peut citer dans ce cas :

- les Cnidaire : *Caryophyllia clavus* *Lytocarpia myriophyllum*
- les Crustacés : *Squilla mantis*, *Pandalina brevirostris*, *Pontocaris lacazei*, *Macropipus depurator*, *Cymopolia caroni*, *Pagurus prideauxi*, *Dardanus arrosor*, *Anapagurus laevis*.
- les Mollusques : *Ovula adriatica*, *Xylophaga dorsalis*
- les Echinodermes : *Ceramaster placenta*, *Astropecten irregularis pentacanthus*, *Anseropoda membranacea*, *Tethyaster subinermis*, *Echinus acutus*
- l'Ascidié : *Polycarpa fibrosa*

Enfin, quelques espèces très eurythermes se trouvent depuis les fonds meubles infralittoraux jusqu'aux vases bathyales :

- le Cnidaire : *Cerianthus membranaceus*
- les Crustacés : *Calappa granulata* et *Macropodia longirostris*
- les Mollusques : *Marionia blainvillei* et *Pleurobranchon meckeli*
- l'Echinoderme : *Holothuria tubulosa*

La distribution de la faune des vases profondes paraît présenter quelques différences dans le sens vertical. Sans porter atteinte à l'unité de l'étage bathyal qui résulte de l'existence d'un fond faunistique assez homogène et constant, il semble cependant qu'on puisse y distinguer de haut en bas trois horizons :

- l'horizon supérieur présente, avec la plupart des espèces caractéristiques (et notamment les quatre espèces principales), un maximum de formes eurybathes, ce qui confère à cet horizon un net aspect de transition avec l'étage circalittoral
- l'horizon moyen est celui où la biocénose des vases connaît son maximum de développement

- l'horizon inférieur, enfin, assez mal connu d'ailleurs, est remarquable à la fois par l'appauvrissement de la biocénose caractéristique de l'étage bathyal, et par l'apparition de quelques espèces très rares ou absentes dans les deux horizons supérieurs ; on peut citer par exemple les Crustacés *Nematocarcinus ensifer* et *Polycheles sculptus*, l'Astéroïde *Plutonaster bifrons*. Il semble que cet horizon présente quelques espèces de poissons qui lui sont propres, notamment les *Haloporphyrus* et les *Benthosaurus*, que les plongées du bathyscaphe n'ont jamais permis d'apercevoir au-dessus de 1 500 m environ.

d. Les faciès de la biocénose des Vases Profondes

Les faciès de la biocénose des Vases Profondes dépendent essentiellement de la consistance et de la compacité du sédiment ; ils peuvent pour des sédiments comparables, différer dans l'horizon supérieur et dans l'horizon moyen. L'insuffisance de nos connaissances sur l'horizon inférieur ne permet pas pour l'instant, de préciser s'il présente ou non des faciès.

- Faciès à vases fluides

Sur les vases fluides le peuplement est caractérisé par l'abondance de l'Echinoïde *Brissopsis lyrifera*, surtout dans les vallées sous-marines. Dans l'horizon moyen, sur les replats, on peut observer un faciès, très local (région d'Arzew), caractérisé par le grand Cnidaire *Brachiocerianthus norvegicus*.

- Faciès à vases molles à pellicule superficielle fluide

Dans l'horizon supérieur jusque vers 300-350 m, on observe très fréquemment, lorsque le fond a une pente suffisante, un faciès caractérisé par l'abondance du grand Alcyonnaire *Funiculina quadrangularis* qui peut dépasser 80 cm de long et dont les débris d'axe squelettique sont très abondants dans les sédiments. C'est dans ce faciès, d'ailleurs le plus répandu dans cet horizon, qu'on trouve le maximum d'abondance de *Parapenaeus longirostris* et *Nephrops norvegicus*.

Dans l'horizon supérieur également mais sur des plateaux peu inclinés, on connaît un faciès à *Kophobelemmon leuckarti* (Alcyonnaire).

Dans l'horizon moyen les mêmes vases molles à pellicule superficielle fluide supportent le faciès de *Mesothuria intestinalis*, accompagnée ou non par *Odontaster mediterraneus*.

- Faciès à vases compactes

Dans l'horizon supérieur les vases compactes sont caractérisées, et quel que soit leur état de surface, par le faciès de *Actinauge richardi*, accompagnée ou non de *Calliostoma suturale*.

Dans l'horizon moyen, le faciès le plus répandu correspond à des vases compactes mais dont la pellicule superficielle est molle, et caractérisées par le faciès du Grand Gorgonaire articulé *Isidella elongata*, accompagné ou non de l'Astéroïde *Odontaster mediterraneus*.

Sur ces Gorgonaires, se trouvent quelques épibiotés (*Serpulidae*, *Scalpellum vulgare*, la petite Actinie *Gephyra dohrni*, etc) dont aucun d'ailleurs ne paraît caractéristique. Ces fonds d'*Isidella* semblent être

le biotope optimal des grandes Crevettes, et notamment des *Aristeus* et *Aristeomorpha* qui y dominent largement, mais aussi de divers Céphalopodes et Poissons (*Hymenocephalus italicus*, notamment).

Il semble que les Crevettes soient, pour la plupart, au voisinage immédiat du fond et qu'elles se nourrissent de petites particules vivantes ou mortes prélevées, soit dans l'eau qui surmonte immédiatement le sédiment, soit dans la pellicule superficielle de celui-ci. C'est sans doute principalement ces Crevettes (aux divers âges) qui servent de nourriture aux Céphalopodes (*Rossia macrosoma*, *Bathypolypus sponsalis*, *Sepietta oweniana*, *Pteroctopus tetracirrus* notamment) et surtout aux Poissons.

Ceux-ci sont relativement variés. Nous ne citerons, dans la liste ci-après, que ceux qui nous paraissent véritablement benthiques et non les formes pélagiques (*Myctophum*, *Lampanyctus*, *Stomias*, *Centrolophus*, *Hoplosthetus*, etc) qui sont souvent ramenés par le chalut. Ces formes peuvent être capturées au cours de la remontée de celui-ci, mais aussi non loin du fond lui-même ; en effet, d'assez nombreuses observations en bathyscaphe permettent de dire que divers *Myctophidae*, notamment, plus ou moins fréquents à partir de 300 m environ, peuvent être très abondants entre 2 et 5 m au-dessus du fond mais absents ou très rares dans le dernier mètre d'eau qui précède le fond.

Parmi les Poissons les plus caractéristiques dans le faciès d'*Isidella elongata* on peut ranger : *Squalus fernandinus*, *Centrophorus uyatus*, *Notacanthus bonaparti*, *Macrurus aequalis*, *Hymenocephalus italicus*, *Chlorophthalmus agassizi*, etc. Diverses espèces y connaissent leur maximum d'abondance, quoiqu'on les retrouve jusque dans les horizons les plus profonds de l'étage circalittoral ; on peut citer dans ce cas par exemple : *Etmopterus spinax*, *Coelorhynchus coelorhynchus*, *Phycis blennoides*, *Gadus poutassou*, *Gadiculus argenteus*, *Molva elongata*, *Merluccius merluccius*, *Macrorhamphosus scolopax*, *Capros aper*, *Lophius budegassa*, *Lophius piscatorius*, *Lepidorhombus bosci*, etc et même deux espèces eurybathiques qui paraissent préférer les vases profondes quoiqu'elles puissent remonter jusque dans les peuplements profonds de l'étage infralittoral : *Pristiurus melanostomus* et *Sebastes dactylopterus*.

D'après les chalutages, il apparaît que les "prairies" méditerranéennes d'*Isidella elongata* sont beaucoup moins denses que celles de l'Atlantique ; dans le bassin occidental, il semble même que cette espèce soit en régression, notamment dans les aires où la pratique du chalutage amène l'arrachement trop fréquent des individus. La raréfaction des *Isidella* ne semble pas nuire à la densité des peuplements de grandes Crevettes, et il est probable que cette espèce ne joue qu'un rôle assez accessoire dans l'économie alimentaire du fond.

Lorsque, dans l'horizon moyen, la compacité de la vase est suffisante même en surface, on trouve un faciès caractérisé par l'abondance de la grande Astéroïde *Brisingella coronata*, il semble que cette forme soit sestonophage.

- Faciès à vases sableuses

Dans l'horizon supérieur les vases sableuses portent le plus souvent le faciès de la petite Eponge *Thenea muricata*, dressée sur deux ou trois "pilotis" formés de faisceaux de spicules, accompagnée parfois d'une autre Eponge : *Rodiella tissieri*. Dans la partie orientale de la côte d'Afrique mineure il s'y substitue un autre faciès caractérisé par l'Anomoure *Munida iris* ssp. *rutlandi*. Dans l'horizon moyen, les vases sableuses supportent le faciès de l'*Aporrhais serresianus*.

PROBLEME DE L'EXISTENCE D'UNE VERITABLE FAUNE ABYSSALE EN MEDITERRANEE

Au cours des 10 à 15 dernières années, des observations à l'aide d'engins submersibles (soucoupes, bathyscaphes, etc) et des dragages profonds, notamment dans le bassin occidental (2000 - 3000 m), en mer Egée (230 - 1300 m), dans la plaine abyssale de Messine (3000 - 4000 m) et sur les flancs de la fosse de Matapan (1 600 - 5 000 m) ont permis de réaliser quelques observations intéressantes sur la faune profonde de la Méditerranée. Cependant, ces quelques études dont le dépouillement n'est pas encore complètement achevé et le nombre trop limité de travaux, en général, ne permettent pas encore de répondre avec certitude à la question de l'existence d'une véritable faune abyssale en Méditerranée.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il apparaît que les grands fonds méditerranéens sont occupés par des peuplements où cohabitent un lot très important d'espèces de la biocénose des Vases Profondes (VP) référables, en grande partie, à l'étage bathyal et un lot beaucoup plus restreint d'espèces plus ou moins ubiquistes, eurybathes et eurythermes. Il convient de souligner la très nette dominance des Polychètes, suivie des Cumacées, puis des Nématodes et des Bivalves.

Quelques rares espèces typiquement abyssales ont néanmoins été trouvées, comme, par exemple, le Polychète *Macellicephalo annae* (dans le bassin occidental entre 2000 et 3000 m et dans les mers Egée et Ionienne), ainsi que d'autres Polychètes (récoltés dans la fosse de Matapan), actuellement à l'étude, et appartenant à des genres strictement abyssaux comme *Elabelligella*, *Lacydonia* et *Trichobranchus*. Enfin, dans les dragages profonds en mer Egée, des espèces nouvelles, actuellement à l'étude, ont été trouvées, qui pourraient être des endémiques nord-égéennes profondes.

2ème P A R T I E

COMMENTAIRES ET PRINCIPAUX ENSEIGNEMENTS ET CONCLUSIONS TIRES
DE L'INVENTAIRE ET DE LA CLASSIFICATION DES BIOCENOSES MARINES
BENTHIQUES DE LA MEDITERRANEE

I. BILAN DES CONNAISSANCES SUR LE BENTHOS MEDITERRANEEN

L'ampleur des études bionomiques des vingt dernières années a permis de réaliser des progrès considérables dans la connaissance et la répartition du benthos méditerranéen tel qu'il ressort de l'inventaire réalisé, notamment dans le système phytal.

Cependant, malgré l'effort accompli, le recensement des biocénoses est encore loin d'être exhaustif, et de nombreuses études restent donc à poursuivre et même à entreprendre, notamment à l'aide de méthodes plus appropriées et plus dynamiques.

1. Un inventaire inachevé et une connaissance inégale des biocénoses méditerranéennes

Les travaux biocénotiques les plus nombreux et les plus complets ont été réalisés jusqu'ici dans le bassin occidental de la Méditerranée (notamment sur les côtes françaises et italiennes) et en Adriatique. De nombreux secteurs sont encore insuffisamment connus comme la mer Tyrrhénienne, la mer Ionienne, la Méditerranée centrale, la mer Egée, d'autres très mal connus comme les côtes turques, chypriotes, syriennes, libanaises, israéliennes, égyptiennes et libyennes. Dans les années à venir, un effort important devrait donc être accompli en Méditerranée centrale et en Méditerranée orientale pour rattraper ce retard.

Par ailleurs, si les biocénoses du système littoral sont assez bien connues, celles du système profond le sont beaucoup moins, même dans les régions les plus prospectées. La nouvelle génération d'engins submersibles (sous-marins de poche, soucoupes plongeantes, etc) devrait permettre, dans les années à venir, de combler une partie de ce retard pour les zones profondes. Un des grands problèmes en suspens demeure à ce sujet celui de l'existence hypothétique d'une véritable faune abyssale en Méditerranée.

Enfin, la modernisation des méthodes sociologiques et la multiplication des mesures des facteurs écologiques permettront certainement, dans quelques années d'y voir plus clair dans la distinction de certaines biocénoses pour lesquelles des doutes subsistent, comme par exemple pour la vaste biocénose des Algues Photophiles Infralittorales de mode relativement Calme (APIC) qui renferme peut-être les éléments de plusieurs biocénoses distinctes

2. Nécessité de recherches plus dynamiques

Au plan global, il n'est pas exagéré de dire que la bionomie benthique en est encore à l'ère analytique. Il serait maintenant opportun que les recherches s'orientent également vers l'étude de la dynamique des peuplements en faisant une large part aux méthodes modernes de cartographie, de transects écologiques et d'indicateurs biologiques. Cette méthodologie permet, en effet, de réaliser non seulement des études très fiables sur l'état initial du milieu mais également - grâce au renouvellement périodique des observations et des mesures - d'apprécier avec précision et objectivité le sens de l'évolution pour en dégager éventuellement les mesures de sauvegarde les mieux appropriées à chaque cas.

II. CARTOGRAPHIE DES BIOCENOSSES

1. Définition des unités biocénotiques cartographiables

Dans la majorité des cas, il n'est guère possible de prendre en compte toutes les biocénoses précédemment décrites pour la réalisation des cartes et une simplification est donc presque toujours nécessaire dans la définition des unités biocénotiques cartographiables. Cette simplification passe nécessairement par deux démarches distinctes : soit opérer un choix parmi les biocénoses les plus représentatives et les plus répandues, soit fusionner certaines d'entre elles à particularités communes.

Il va de soi que le degré de simplification et le choix des biocénoses sont fonction de l'échelle de la carte. Pour les échelles comprises entre 1/100 000e et 1/20 000e, la simplification sera évidemment très importante ; elle le sera beaucoup moins pour la cartographie de détails au 1/5 000e et à plus forte raison pour celle au 1/1 000e ou en dessous.

A partir d'expériences personnelles, j'ai réuni, dans le tableau suivant, quelques conseils de sélection des biocénoses en fonction de 5 échelles différentes comprises entre le 1/1 000e et le 1/100 000e. Ces différents cas de simplification des unités biocénotiques cartographiables ne doivent pas être pris à la lettre. Dans de nombreux cas ils devront être réadaptés aux problèmes locaux de la région cartographiée et en fonction de la plus ou moins grande uniformité des fonds.

2. Applications pratiques des cartes biocénotiques

Les cartes biocénotiques constituent des documents de base très précieux qui peuvent rendre des services importants en science pure comme en science appliquée et notamment pour aider à résoudre un certain nombre de problèmes contemporains concernant l'exploitation, la protection et la gestion du milieu marin. Cette question sera traitée en détail dans une prochaine étude consacrée exclusivement à la cartographie ; il me paraît cependant opportun de mentionner, dès à présent, quelques-unes des utilisations principales qui pourront servir d'argumentation pour la mise en oeuvre d'un programme de cartographie sous-marine, au plan européen. Ces utilisations concernent essentiellement les domaines suivants :

- Inventaire des biocénoses et des principales espèces d'une région donnée, comparaison de leur répartition avec celles d'autres secteurs géographiques.
- Localisation précise des peuplements et des espèces qu'il sera plus facile de trouver "sur le terrain" (pour les espèces, avec l'aide, évidemment, des tableaux sociologiques).
- Evaluation des richesses sous-marines en vue d'une meilleure exploitation et notamment : délimitation des meilleurs secteurs de pêche et de culture sous-marine.
- Evaluation du sens de l'évolution des biocénoses par comparaison de "clichés cartographiques" dans le temps.

de l'échelle de la carte.

Légende :

Supralittoral = SUPRA :

RS = Biocénoses de la Roche Supralittorale

LDR et LDL = Biocénoses des Laises à Dessiccation Rapide et à Dessiccation Lente.

Médiolittoral = MEDIO :

Cht = *Chthamaleetus stellatus*

Rina = *Memalia-hispidulum verrucosum*

Enter = *Enteromorpha compressa*

RMI = Biocénose de la Roche Médiolittorale Inférieure

SVLEM = Biocénose des Sables Vaseux et Vases des Lagunes et Estuaires Médiolittoraux

SM = Biocénose des Sables Médiolittoraux

FM = Biocénose de la Frange Médiolittorale.

Infra-littoral = INFRA :

RIPB = Biocénose de la Roche Infra-littorale Photophile de mode Battu

LT = *Lithophyllo-Tenaxetum undulosa*

VC = *Vermatum nigratum*

PPSM = Peuplements Photophiles de mode Semi-Battu

APIC = Biocénose des Algues Photophiles Infra-littorales de mode Calme

RCEO = Biocénose à Rhodophycées Calcaires Encroûtantes et Oursins

APTI = Biocénose des Algues Photophiles et Thermophiles Infra-littorales

MOUL = Moulière

CT = Biocénose à Chlorophycées Tolérantes

PP = Peuplements des Ports

RSBT = Biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu Tyrrhénième

RSMB = Biocénose de la Roche Sciaphile en mode Battu Méditerranéo-boréale

ASCI = Biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme de l'Infra-littoral

GI = Biocénose des Galets Infra-littoraux

SGVP = Biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fond

FS = Fonds Spongières

SFS = Biocénose des Sables Fins Superficiels

SVMC = Biocénose des Sables Vaseux en Mode Calme

SFBC = Biocénose des Sables Fins Terrigènes Bien Calibrés

SIMC = Biocénose des Sables Infra-littoraux Mal Calibrés

VIP = Biocénose des Vases Infra-littoraux Pollués

Posid = *Posidonia oceanica*

MMP = Biocénose des Mattes Mortes de Posidonies

Cymod = *Cymodocea nodosa*

Zost = *Zostera-testerum noltii*

Halo = *Halophileum stipulaceae*

LEE = Biocénose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme

Circa-littoral = CIRCA :

ASCC = Biocénose des Algues Sciaphiles de mode Calme du Circa-littoral

RL = Biocénose de la Roche du Large

SGCF = Biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous l'influence des Courants de Fond

DC = Biocénose des fonds Détritiques Côtiers

DE = Biocénose des fonds Détritiques Envasés

DL = Biocénose des fonds Détritiques du Large

VTC = Biocénose des Vases Terrigènes Côtiers

Peuplements des grands fonds :

CB = Biocénose des Coraux Blancs

CJ = Biocénose des Coraux Jaunes

VP = Biocénose de la Vase Profonde

- Estimations du degré de perturbation du milieu marin par la pollution et les autres nuisances (présence de peuplements nitrophiles, thionitrophiles, régression des peuplements, indicateurs biologiques, etc).
- Choix et délimitation précise des zones à protéger et à conserver
- Guide aux options d'aménagement et de gestion du littoral, notamment à l'aide de la méthode de planification écologique (document déposé aux archives du Conseil de l'Europe) intégrant et complétant la cartographie biocénotique.

III. ORIGINALITE ET VULNERABILITE DES BIOCENOSES MARINES BENTHIQUES DE MEDITERRANEE

1. Affinités et origine du peuplement de la Méditerranée

La flore et la faune benthiques de Méditerranée sont caractérisées par un indice de diversité élevé et par l'hétérogénéité des peuplements qu'elles forment au point de vue biogéographique. Cette richesse spécifique résulte en grande partie du passé de la Méditerranée actuelle.

Formée par l'effondrement du continent nord-africain de la Tyrrhénide, la Méditerranée ne représente plus que les restes de l'ancienne Téthys, mer plus vaste ayant séparé au cours des temps géologiques le continent nord-européen du continent africain.

La Méditerranée a conservé quelques espèces relictées, à la vérité assez peu nombreuses, de l'ancienne Téthys (espèces qualifiées assez souvent de pantropicales). Mais c'est principalement au cours des alternances climatiques de l'ère quaternaire, et des variations concomitantes du niveau de la mer, que la Méditerranée a été soumise à des apports successifs de peuplements à affinités froides et de peuplements à affinités chaudes. Aussi, à part un fond très réduit d'espèces caractéristiques de la Méditerranée (élément endémique méditerranéen) et d'un lot habituel d'espèces ubiquistes, eurythermes et euryhalines (élément cosmopolite), dans sa grande majorité, le peuplement de la Méditerranée n'est qu'un mélange d'espèces de différentes origines témoins irréfutables des vicissitudes hydrologiques et climatiques passées. On y rencontre notamment des espèces communes avec le complexe mer Rouge - océan Indien - océan Pacifique (élément indo-pacifique) et avec l'Atlantique nord (élément atlantique boréal), l'Atlantique centrale (éléments subtropicaux des deux rivages de l'Atlantique) et l'Atlantique sud (élément sénégalien).

2. Biogéographie du benthos méditerranéen

Si la Méditerranée apparaît comme une mer floristiquement et faunistiquement riche et hétérogène, ses peuplements benthiques présentent cependant une relative homogénéité sur l'ensemble de son territoire. Les biocénoses sont en effet presque partout les mêmes et seuls les faciès ou des modifications de la composition quantitative ou qualitative des peuplements permettent de distinguer des unités biogéographiques de détail.

a. Mer d'Alboran

Elle est caractérisée par la raréfaction ou l'absence de certaines endémiques méditerranéennes (exemple: *Eunicella cavolini*, *Antedon mediterranea*) mais, en revanche, par l'intrusion d'espèces atlantiques qu'on ne rencontre pas dans le reste de la Méditerranée (exemple: *Eunicella verrucosa*, *Diphasia pinaster*).

b. Méditerranée occidentale

La Méditerranée occidentale est séparée de la Méditerranée orientale par le seuil sous-marin qui relie la Tunisie à la Sicile. On peut y distinguer trois secteurs principaux :

- Les côtes d'Afrique mineure qui s'étendent de la frontière algéro-marocaine jusqu'au Cap Bon. Les biocénoses sont caractérisées par la présence de la plupart des espèces typiquement méditerranéennes auxquelles s'ajoute un lot important d'espèces d'origine atlantique aussi bien sénégalienne que nord-atlantique.
- Le secteur central comprenant les îles Baléares, la Corse et la Sardaigne, les côtes d'Espagne nord-orientales, les côtes d'Italie et la Sicile. C'est dans ce secteur que la faune et la flore méditerranéennes sont les plus caractéristiques avec la plupart des endémiques et des éléments atlanto-méditerranéens et aussi un pourcentage relativement élevé d'espèces à affinités subtropicales (exemple : *Caulerpa prolifera*, *Vermetus cristatus*).
- Le secteur septentrional comprenant la mer catalane, le golfe du Lion, la côte provençale et la côte ligure. Ce secteur est caractérisé par un affaiblissement très net de l'élément subtropical (sauf dans certaines enclaves géographiques) et par la présence de quelques espèces d'eaux tempérées froides qui paraissent manquer ailleurs.

c. Adriatique

L'Adriatique se présente comme une unité biogéographique bien marquée puisqu'elle possède en propre un lot relativement important d'espèces endémiques. Elle se caractérise également :

- au nord (haute Adriatique) par un stock appauvri d'espèces typiquement méditerranéennes et la présence de formes apparentées au peuplement de l'Atlantique tempéré froid (exemple : *Fucus virsoides*, *Catagnella opuntia*, etc.)
- au centre (Adriatique moyenne) par un peuplement comparable à celui du secteur septentrional du bassin occidental, localement appauvri
- au sud (basse Adriatique) par un mélange d'espèces peuplant l'Adriatique moyenne avec celles de la Méditerranée centrale et orientale.

d. Méditerranée orientale

La Méditerranée orientale est caractérisée par un pourcentage plus élevé d'espèces atlantiques subtropicales (sénégalien) et d'espèces indo-pacifiques et par la diminution du stock des espèces à affinités plus froides.

- Le secteur méridional qui s'étend de la Tunisie à la Syrie se distingue par l'installation de plus en plus importante depuis les trois dernières décennies d'espèces indo-pacifiques entrées par le Canal de Suez. Ce phénomène s'est trouvé accentué par la diminution de la salinité des lacs amers qui faisaient autrefois obstacles aux migrations d'espèces, notamment après la mise en eau du barrage d'Assouan.
- Le secteur central (côtes turques d'Asie, archipel grec et côtes de la Grèce) est caractérisé par la relative abondance d'espèces à affinités tropicales ou subtropicales, la présence d'un lot relativement important d'endémiques méditerranéennes et enfin la rareté ou l'élimination de divers espèces (exemple : *Corallium rubrum* et divers *Eunicella*).
- Le secteur septentrional (mer Egée) dont les affinités sont comparables à celles du secteur septentrional de la Méditerranée occidentale avec des différences locales soit d'appauvrissement, soit d'apport d'éléments du secteur central.

3. Particularités hydrologiques et écologiques de la mer Méditerranée

La Méditerranée de l'Ancien Monde est une "méditerranée" au sens que les océanographes donnent à ce terme, c'est-à-dire une mer profondément engagée dans l'intérieur du continent et qui ne communique avec l'océan mondial que par un ou plusieurs détroits d'étendue restreinte et de faible profondeur. Dans le cas de la Méditerranée, dont la profondeur maximale est de l'ordre de 5 100 m dans la fosse de Matapan et dont les deux grands bassins ont une profondeur moyenne comprise entre 2 500 et 3 000 m, ces communications sont le détroit de Gibraltar avec l'Atlantique et le Canal de Suez avec la mer Rouge.

Malgré les quantités assez importantes d'eaux de faible salinité qu'elle reçoit de la mer Noire et les apports fluviaux d'eau douce, notamment du Nil et du Rhône, la Méditerranée souffre d'un déficit en eau qui est aggravé par l'évaporation intense entretenue par les conditions climatiques souvent chaudes et sèches. Ce déficit est compensé par un courant superficiel d'eau atlantique pénétrant par le détroit de Gibraltar

($1.10^6 \text{ m}^3/\text{sec.}$), courant qui surmonte un contre courant de sortie d'eau ($0.95.10^6 \text{ m}^3/\text{sec.}$) ; ce bilan négatif de $50\,000 \text{ m}^3/\text{sec}$ a sans doute été aggravé par la mise en service du barrage d'Assouan qui réduit l'apport d'eau douce du Nil. Le courant d'eau atlantique décrit un circuit cyclonique dans le bassin occidental, tandis que son influence, dans le bassin oriental, est très atténuée.

La Méditerranée se singularise également par une circulation profonde déficiente qui favorise la stratification des eaux. Elle présente aussi des anomalies de salinité et surtout de la température en profondeur.

Dans les océans, la température décroît en fonction de la bathymétrie ; en Méditerranée ce phénomène s'arrête à 350 m (profondeur du seuil de Gibraltar), profondeur à partir de laquelle la température est sensiblement voisine de 13° jusqu'aux plus grands fonds (ce qui est à l'origine de l'absence ou de la rareté des organismes typiquement abyssaux). Par ailleurs, la Méditerranée est une mer relativement chaude puisque la température de surface des eaux peut dépasser 23° dans le bassin occidental et 29° dans le bassin oriental. L'amplitude thermique annuelle est souvent importante dans les eaux superficielles notamment dans les régions septentrionales aux hivers assez rigoureux.

Enfin, les marées astronomiques sont pratiquement absentes à l'exception de l'extrême nord de l'Adriatique, du golfe de Gabès et du détroit de l'Euripe où l'amplitude en vives eaux est respectivement de l'ordre de 1,5, 2,2 et 6 à 7 m.

4. Fragilité des peuplements méditerranéens et menace d'aggravation de leur déséquilibre écologique

D'un point de vue général, on a constaté que les écosystèmes benthiques sont plus vulnérables à la pollution que les écosystèmes pélagiques puisque les premiers réalisent une véritable intégration à long terme des agents perturbateurs, alors que la brièveté du cycle biologique du plancton et la mobilité du necton permettent à un écosystème pélagique altéré dans une aire donnée de se reconstituer à partir d'aires voisines indemnes. Mais la vulnérabilité des écosystèmes méditerranéens benthiques a aussi d'autres causes propres à cette mer.

On a vu qu'au point de vue écologique, les peuplements méditerranéens sont caractérisés par un indice de diversité élevé et par l'hétérogénéité de l'origine de la faune et de la flore. Le mélange d'espèces à tendance thermophile et à tendance psychrophile conduit à d'importants changements saisonniers de nombreuses biocénoses ; les organismes se trouvent ainsi - en été pour les psychrophiles et en hiver pour les thermophiles - au voisinage de leur seuil extrême de tolérance thermique, ce qui les rend plus vulnérables à l'action des altérages. Ce comportement se vérifie également dans le cas des écosystèmes dégradés par la pollution qui ne se reconstituent que lentement et incomplètement lorsque la pollution a été supprimée.

Le cas de la biocénose à *Posidonia oceanica* est riche en enseignement à cet égard. Cette phanérogame marine, relict de la flore mésogéenne, et dont la floraison n'intervient qu'irrégulièrement sur les côtes nord du bassin occidental, occupe normalement de vastes surfaces de l'étage infralittoral de 2 à 3 m à 30 à 40 m de profondeur environ. Outre la part importante qu'il prend dans la production primaire et l'alimentation en oxygène de la province néritique, l'herbier de posidonies constitue une des biocénoses les plus riches du domaine benthique au triple point de vue biologique, écologique et économique. Or l'influence néfaste de la pollution urbaine et industrielle sur l'herbier est très nette. Ainsi, dans le golfe de Marseille, les herbiers qui s'étendaient entre 4 et 35 m de profondeur en 1947 n'existent plus actuellement au-dessus de 10 m et en-dessous de 25 m de profondeur et ce qui en subsiste, dans cette peau de chagrin, se trouve dans un état de profonde dégradation. La remontée de la limite profonde provient indiscutablement d'une diminution de l'éclairement par augmentation générale de la turbidité liée à la teneur accrue en matières en suspension et à des blooms planctoniques périodiques. Quant à leur disparition dans les dix premiers mètres, elle résulte directement de l'intoxication par les agents polluants très concentrés à ce niveau.

Le cas de l'herbier de posidonies illustre bien aussi un autre aspect de la vulnérabilité des écosystèmes méditerranéens, la sensibilité aux agressions étant d'autant plus grande que l'indice de diversité est élevé. On pourrait donner une démonstration semblable pour d'autres biocénoses méditerranéennes et notamment pour le peuplement du "corall gène" et le *Cystoseira strictae*.

En Méditerranée, les conséquences des nuisances marines se trouvent ainsi considérablement aggravées par cette grande fragilité des peuplements benthiques et également par les conditions hydrologiques défavorables. L'absence quasi-totale de marées astronomiques diminue l'importance des processus de dilution et de diffusion et, par ailleurs, les aménagements hydroélectriques de plus en plus nombreux sur les fleuves suppriment les crues et avec elles l'effet de chasse périodique vers les grands fonds des nappes polluantes. Pour ces deux raisons et également pour une troisième qui résulte de la charge sans cesse croissante de l'eau en polluants, les aires proches des rivages souffrent d'un taux de pollution particulièrement élevé.

L'importance territoriale de ces aires polluées est directement liée aux dimensions des grands centres urbains, industriels et portuaires, nombreux surtout sur les rivages nord (Valencia, Barcelona, Marseille, Fos, Toulon, Genova-Savona, Napoli, Venezia-Trieste, Athènes-Le Pirée, Istanbul, etc). L'apport de polluants par les fleuves est également très important. Un certain nombre de polluants (hydrocarbures, tensio-actifs, biocides, etc) dépassent d'ailleurs largement ces aires de pollution chronique et le danger de leur extension à l'ensemble de la surface des eaux méditerranéennes est préoccupant. Enfin, les écosystèmes méditerranéens sont particulièrement sensibles aux rejets thermiques, notamment en été, saison pendant laquelle de nombreuses espèces se trouvent, dans les conditions naturelles, à la limite du seuil de tolérance.

5. Menaces de raréfaction ou de disparition de peuplements et d'espèces végétales et animales

a. Peuplements

- Peuplements des estuaires et des deltas pas ou peu pollués en nombre de plus en plus réduit
- Peuplements de lagunes littorales et des milieux saumâtres en général qui ont payé un lourd tribut aux aménagements portuaires, industriels, urbains et balnéaires
- Prairies de phanérogames marines dans certains secteurs : herbier à *Posidonia oceanica* et notamment les récifs barrières de posidonies, prairies à *Zostera marina* et *Zostera noltii* (en France notamment), les prairies à *Ruppia maritima*
- Biocénose du coralligène
- Biocénose à Vermets et notamment les corniches à Vermets
- Sables à *Amphioxus* (menacés dans l'Adriatique du nord)
- Peuplement à *Cladocora caespitosa*
- Champs de *Pinna nobilis*
- Trottoir à *Lithophyllum tortuosum*
- Peuplements de certaines grottes sous-marines remarquables

b. Espèces

Flore

- Phanérogames marines : *Zostera noltii*, *Zostera marina*, *Ruppia maritima* (eaux saumâtres), *Cymodocea nodosa* (en Adriatique), *Posidonia oceanica* (dans certains secteurs menacés)
- Algues :
 - Vertes : *Caulerpa olivieri*, *Caulerpa prolifera*, *Penicillus mediterraneus*
 - Brunes : *Fucus virsoïdes* (Adriatique), *Cystoseira adriatica*, *Sargassum hornschi*
 - Rouges : espèces surexploitées pour la fabrication de l'agar agar : *Gelidium sesquipedale*, *Gelidium crinale*, *Pterocladia capillacea*, *Gracilaria compressa*

Faune :

- Mammifères marins : phoque moine (*Monachus monachus*), *Monachus albiventer* (en Yougoslavie), Dauphin (*Delphinus delphis*).
- Tortues : Tortue-Luth ou tortue-cuir (*Dermochelys coriacea*), tortue verte (*Chelone mydas*), tortue caret (*Caretta caretta*).
- Poissons : Mérou (*Epinephelus gigas*), *Euscarus cretensis*, beaucoup de poissons endémiques, comme par exemple aux îles Baléares *Eleotrys privotis*, *E. balearica*, *Pseudophya ferreri*, etc.
- Crustacés : Crabe *Uca tangeri*, grande cigale (*Scyllarides latus*), petite cigale (*Scyllarus arctus*), langouste (*Palinurus elephas*) surexploité dans de nombreux secteurs
- Mollusques : Triton (*Charonia lampas*), nacres (*Pinna nobilis*), *Conus mediterraneus*
- Autres : le "pouce-pied" (*Pollicipes cornucopia*), *Cladocora caespitosa*, corail (*Corallium rubrum*)

CONCLUSION

BASES D'UNE STRATEGIE POUR LA SAUVEGARDE DU BENTHOS MEDITERRANEEN

Comme on l'a vu, le benthos méditerranéen est caractérisé par un indice de diversité élevé qui tient en grande partie à l'hétérogénéité de sa flore et de sa faune au point de vue biogéographique. Cette particularité lui confère malheureusement une grande vulnérabilité aux agents altérageurs dont l'influence est, par ailleurs, aggravée par les conditions thermiques, hydrodynamiques et écologiques particulièrement défavorables à la dispersion, à la dilution et à l'élimination des polluants

De nombreux maillons de la vaste chaîne biologique qui relie entre eux les écosystèmes méditerranéens sont ainsi à la veille d'une rupture d'équilibre dont il est difficile même d'en apprécier toutes les conséquences tant les rapports des organismes entre eux et des organismes avec le milieu sont complexes et variés. Déjà des espèces végétales et animales et même des peuplements entiers disparaissent ou se raréfient.

Il est donc d'une extrême urgence de prendre des mesures de sauvegarde de caractère local, national et international car, sous sa parure étincillante de beauté, la Méditerranée cache, en réalité, comme on l'a vu, une santé fragile qui pourrait être gravement compromise d'ici l'an 2000. Les préoccupations actuelles des Nations Unies, les concertations au niveau européen et au niveau méditerranéen, de même que la mise en place du "Plan Bleu" sont là pour en attester.

Dans ce contexte, nous espérons que la présente étude pourra être utile à la mise en place d'une stratégie efficace pour la sauvegarde du benthos méditerranéen. Cette stratégie passe obligatoirement par une étude cartographique de base du benthos méditerranéen et par une estimation précise et fiable du degré de pollution basée sur l'analyse chimique mais également sur une méthode d'indicateurs biologiques telle que nous la préconisons depuis plusieurs années. L'intégration de ces données dans un système dérivé de la méthode de planification écologique définie dans un essai préliminaire peut rapidement conduire à la mise en oeuvre de mesures de sauvegarde les plus urgentes. Ces mesures viseront, en priorité, la mise en place de réserves naturelles dans les sites les plus remarquables et notamment pour les espèces et les peuplements en voie de disparition ou de raréfaction, d'un système de surveillance et de protection assouplie dans les autres secteurs intéressants et enfin la mise en action concomitante d'un plan antipollution échelonné dans le temps et généralisé à l'ensemble des pays concernés.

A une période où l'expansion démographique, industrielle et commerciale contribue à étendre rapidement les aires où les écosystèmes sont déjà profondément perturbés, ce n'est qu'à ce prix qu'on jugulera le danger et encore à condition que le plan d'action préconisé soit opérationnel dans les plus brefs délais.

Car ... cette mer ... ne mérite pas un tel destin, elle qui a vu éclore et se succéder les premières et les plus brillantes civilisations maritimes de l'Antiquité et qui fut pendant si longtemps le véhicule de l'esprit et de la pensée du monde.

AGENTS DE VENTE DES PUBLICATIONS

DU

CONSEIL DE L'EUROPE

AUTRICHE

Gerold & Co.
Graben 31
A-1011 VIENNE 1

BELGIQUE

La Librairie européenne S.A.
244, rue de la Loi
B-1040 BRUXELLES

DANEMARK

Munksgaard Export
and Subscription Service
35, Nørre Søgade
DK-1370 COPENHAGUE K

ESPAGNE

Mundi-Prensa Libros S.A.
Castelló 37
E-MADRID 1

ÉTATS-UNIS et CANADA

Manhattan Publishing Company
80 Brook St. P. O. Box 650
CROTON, N.Y. 10520

GRÈCE

Librairie Kauffmann
28, rue Stadiou
GR-ATHÈNES 132

IRLANDE

Stationery Office
St Martins House
Waterloo Road
IRL-DUBLIN 4

ISLANDE

Snaebjörn Jonsson & Co. A.F.
The English Bookshop
Hafnarstroeti 9
IS-REYKJAVIK 101

ITALIE

Libreria Commissionaria Sansoni
Via Lamarmora, 45
Casella Postale 552
I-FLORENCE 50121

NOUVELLE-ZÉLANDE

Government Printing Office
Mulgrave Street
(Private Bag)
WELLINGTON

RÉPUBLIQUE FÉDÉRALE

D'ALLEMAGNE
Verlag Dr. Hans Heger
Herderstraße 56, Postfach 20 08 21
D-5300 BONN 2

ROYAUME-UNI

H. M. Stationery Office
P.O. Box 569
GB-LONDRES, S.E.1

SUÈDE

Aktiebolaget C. E. Fritze
Regeringsgatan 12
Box 163 56
S-10327 STOCKHOLM

SUISSE

Buchhandl. Heinemann & Co.
Kirchgasse 17
CH-8001 ZURICH

Librairie Payot

6, rue Grenus
CH-1211 GENÈVE 11

TURQUIE

Librairie Haset Kitapevi A.S.
469, Istiklâl Caddesi
Beyoglu
TR-ISTANBUL

STRASBOURG

Librairie Berger-Levrault
Place Broglie
F-67081 STRASBOURG Cedex

1er PARTIE

INVENTAIRE ET CLASSIFICATION DES BIOCENOSES MARINES BENTHIQUES DE LA MEDITERRANEE

OBJET

L'objet essentiel de ce travail d'inventaire est de réaliser un recensement aussi complet que possible des biocénoses benthiques de la Méditerranée de façon à définir, par simplification, des unités cartographiques utilisables par l'ensemble des pays méditerranéens, puis d'en dégager une stratégie efficace et adaptée de sauvegarde du benthos méditerranéen dont la mise en oeuvre est d'une extrême urgence.

o

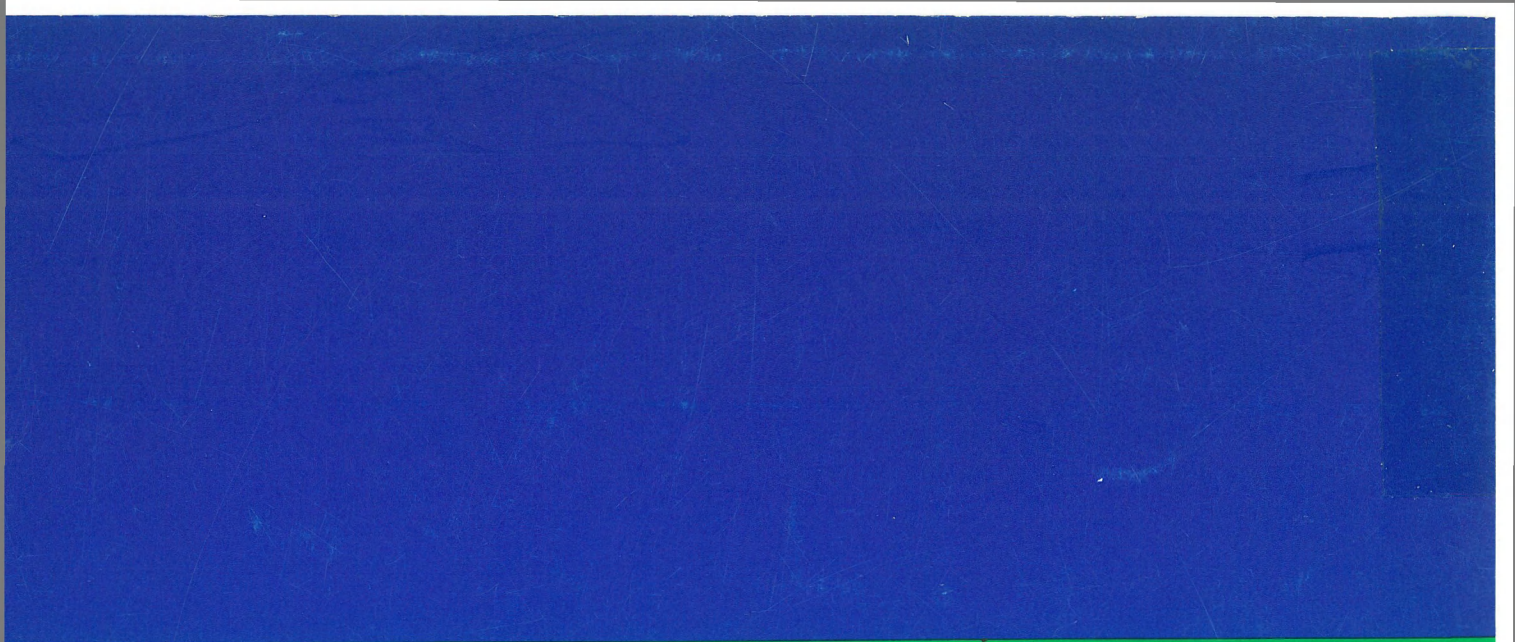
o

o

PREAMBULE

"L'inventaire et la classification des biocénoses marines benthiques de la Méditerranée" ne comporte ni bibliographie, ni citation d'auteurs, de façon à ne pas allonger et alourdir inutilement le texte dont l'objectif essentiel est d'être directement opérationnel.

Je tiens cependant à préciser que ce travail a été réalisé, en grande partie, grâce aux éléments tirés des travaux très nombreux et très fournis des biologistes marins méditerranéens parmi lesquels il convient de citer particulièrement les études de synthèse de PERES et PICARD, MOLINIER et PICARD, et AUGIER et BOUDOURESQUE, et les mises au points et travaux de : ERCEGOVIC, GAMULIN-BRIDA, GIACCONE, VANVAKAS, ZALOKAR, SARA, LOVRIC, BOMBACE, VATOVA, MAURIN, BACESCU, MARION, CARPINE, VAISSIERES, FREDJ, LABOREL, VACELET, GAUTIER, BELLAN, BLANC, HUVE, FELDMANN, JACQUOTTE, MASSE, CHARDY, LAUBIER, REYSS, SIBUET, CINELLI, ZARKANELLAS, LIPKIN, DEN HARTOG, DIANNELIDIS, PIGNATTI, etc.



I 19 012

ISBN 92-871-0051-9

