

(Intro)

Mario O Thomas
Experimental Zoology / Université

2 Mars
Pierre Vasseur

TÉTHYS 11(3-4) 1985, pp. 214-229

LES GROTTES SOUS-MARINES OBSCURES : UN MILIEU EXTRÊME ET UN REMARQUABLE BIOTOPE REFUGE

Jean-Georges HARMELIN, Jean VACELET et Pierre VASSEUR

Station Marine d'Endoume, UA 41 / CNRS 13007 Marseille

Summary. — *Dark submarine caves: an extreme environment and a refuge-biotope.* The dark parts of submarine caves display a remarkable world-wide homogeneity in their community composition, structure and organization. In this habitat which is more or less isolated from the productive photic areas of the littoral zone, impoverishment of the fauna appears to be mainly related to the confinement level, i.e. to the food resources. This situation is partly similar to that found in the bathyal zone. The hard substrate communities of these two biota present obvious analogies in composition and life strategies. Both include relict forms, which are probably excluded from the photic zones by more recent competitors. Dark caves and, more generally, the cryptic environment, can be considered as prolongations of the deep aphotic system in the littoral zone. They represent a unique opportunity for *in situ* observations and experiments in an oligotrophic benthic community, owing to their shallow depth.

Résumé. — L'analyse des affinités faunistiques, de la structure et de l'organisation des peuplements des parties obscures des grottes sous-marines met en évidence une remarquable homogénéité au niveau mondial. Dans ce milieu en partie isolé des zones productives du littoral, les peuplements, dont la pauvreté s'accroît avec l'isolement ou le confinement, semblent limités par le manque de ressources alimentaires. Ces conditions sont en partie similaires à celles trouvées en profondeur dans l'étage bathyal et, dans ces deux milieux, les peuplements des substrats solides présentent d'évidentes analogies dans leur composition faunistique et les stratégies de vie. Tous deux comprennent des formes reliques, qui semblent y avoir trouvé un refuge contre les compétiteurs plus modernes des zones photiques. Les grottes obscures, et d'une façon plus générale, les microcavités, peuvent être considérées comme des enclaves des milieux marins aphotiques profonds dans la zone littorale. Elles représentent à ce titre un modèle d'étude particulièrement intéressant de peuplements benthiques en conditions d'oligotrophie, à des profondeurs qui les rendent facilement accessibles aux observations et aux recherches expérimentales *in situ*.

Le développement de la biospéologie dans le domaine continental s'est accompagné de la découverte d'une remarquable faune vagile cavernicole d'origine marine dans le domaine « anchialin » (Sket, 1981; Iliffe et al., 1984; etc.), qui correspond à des cavités remplies d'eaux marines mais presque complètement isolées du domaine marin et le plus souvent dépourvues de faune sessile.

Les études réalisées depuis 25 ans en Méditerranée et en mers tropicales sur la « biocénose des grottes obscures » ont révélé l'existence, à côté des milieux souterrains continentaux et anchialins, d'un milieu original, faisant transition entre le domaine marin littoral et le domaine anchialin. Refuge de certaines formes archaïques, et, d'une manière plus générale, des formes les plus vulnérables, ces grottes marines constituent un laboratoire naturel du plus haut intérêt pour l'évolution et l'écologie. Elles représentent en effet un milieu naturel en partie isolé des zones photiques productives, à l'écart de leurs sources d'énergie et de la forte compétition qui y règne. Cette situation ne se retrouve guère que dans le système profond (avec lequel les grottes sous-marines ont d'ailleurs quelques analogies de peuplement : Pérès, 1967), dont l'accès à l'exploration directe et à l'expérimentation *in situ* est incomparablement plus difficile. On peut s'attendre à ce que bien des mécanismes fondamentaux du fonctionnement et de l'évolution des peuplements littoraux soient plus abordables dans un tel milieu simplifié, où les apports énergétiques, certaines formes de compétition et les relations avec les milieux extérieurs sont remarquablement restreints.

Les cavités de grandes dimensions sont peu répandues, sauf dans des régions calcaires dont les réseaux karstiques anciens ont été ennoyés (fig. 1), ou dans certains récifs coralliens (fig. 2). Mais il existe un milieu cryptique plus répandu, sous forme de microhabitats représentés par des cavités, plus ou moins isolées, très nombreuses sous les pierres, dans les accumulations de débris organogènes grossiers et surtout dans les constructions biologiques, si importantes en milieu littoral (concrétionnement coralligène, récifs coralliens, etc.). Les problèmes qui se posent dans les grottes, qui pourraient apparaître liés à un milieu exceptionnel, sont à peu près identiques dans cet habitat cryptique parcellaire.

Ce type de milieu, qu'il s'agisse de grandes grottes ou de microcavités, est encore très mal connu. La plupart des travaux réalisés sur les grottes sous-marines depuis l'apparition du scaphandre autonome se sont adressés aux entrées de grottes

(Pérès et Picard, 1949; Laborel et Vacelet, 1958; etc.), qui reçoivent encore d'abondants apports énergétiques de l'extérieur, et où un remarquable foisonnement de la vie animale contraste avec les peuplements appauvris et à la limite de la survie trouvés dans les zones terminales.

Les grottes envisagées ici correspondent à la biocénose des Grottes Obscures (GO) (Pérès et Picard, 1964), qui fait suite à celle des Grottes Semi-Obscures (GSO) (fig. 1). Décrite en Méditerranée par Laborel et Vacelet (1959), elle a ensuite été étudiée dans cette mer par Bibiloni et Gili (1982), Cinelli et al. (1977), Harmelin (1969, 1980, 1983, sous presse a, b), Ledoyer (1965, 1966), Marcquart-Moulin et Patriiti (1966), Macquart-Moulin et Passelaigue (1982), Monteiro-Marques (1981), Panzini et Pronzato (1982), Pouliquen (1969, 1971), Riedl (1966), Vacelet (1964, 1976), Zibrowius (1971, 1976), etc. Les travaux de Vasseur (1964) ont montré qu'il en existait un équivalent dans les fronts externes des récifs coralliens de Madagascar et les GO ont été ensuite étudiées dans l'Indopacifique (Vacelet, 1967, 1981; Vasseur, 1974, 1981, 1984) et dans les Caraïbes (Garret, 1969; Hartman et Goreau, 1970, 1975; Jackson et al., 1971; Logan, 1981; Logan et al., 1984; MacIntyre et al., 1982; van Soest et Sass, 1981; etc.).

Ces travaux concernent le plus souvent la faunistique et la description des peuplements. On a peu de données précises sur les conditions physiques et les stratégies développées par les organismes; les bilans énergétiques et les flux d'énergie n'ont été abordés que d'une manière théorique (Ott et Svoboda, 1976; Bibiloni et al., 1984).

Dans cette revue, qui s'intéresse donc aux problèmes rencontrés dans les zones obscures des grottes en communication avec les milieux marins, nous présenterons les points communs des peuplements des GO dans les diverses régions où elles ont été étudiées, leurs particularités par rapport aux peuplements littoraux et profonds et ce que l'on connaît ou ce que l'on peut prédire de leur fonctionnement.

CARACTÈRES DE L'ENVIRONNEMENT PHYSIQUE

L'environnement physique, qui joue un rôle évident dans la composition et la zonation des peuplements des GO, se modifie très rapidement en fonction de la topographie. Mais très peu de mesures ont été réalisées et on ne dispose qu'exceptionnellement d'enregistrements sur des durées significatives, même dans le cas de facteurs aussi simples à mesurer que la température (Passelaigue et Bourdillon, sous presse a, b). D'autre part, des facteurs importants,

tels que la quantité de sels nutritifs et de matière organique particulaire ou dissoute, n'ont été abordés que de façon partielle et sommaire (Reiswig, 1981).

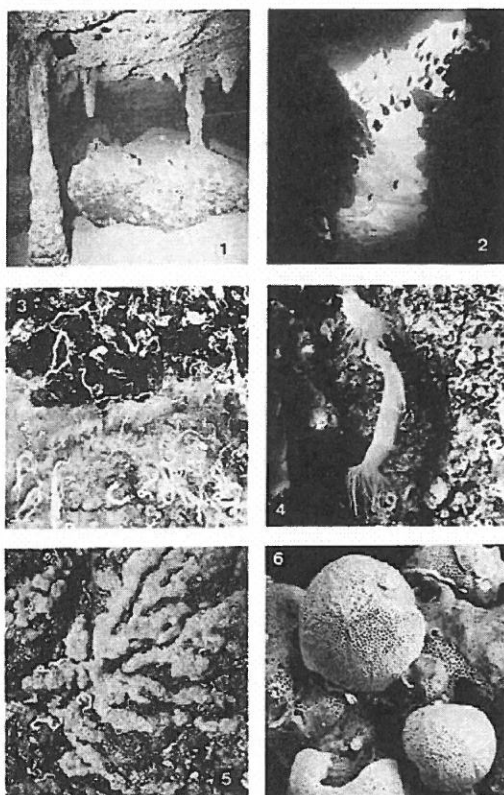
Lumière

L'atténuation de l'éclairement due à la topographie est augmentée par un dépôt noir d'oxydes de fer et de manganèse qui recouvre lentement tout substrat (Laborel et Vacelet, 1959; Vacelet, 1964; Vasseur, 1964).

Trois difficultés s'ajoutent à celles habituellement rencontrées dans la mesure de ce facteur dans le benthos littoral : a) le niveau extrêmement faible des valeurs à mesurer, auxquelles les organismes apparaissent sensibles; b) l'influence de l'architecture de la station sur les variations circadiennes d'éclairement, qui nécessite des bilans établis sur des journées complètes et à des saisons différentes; c) les aléas des mesures au niveau même de parois à microrelief très accentué. Aussi dispose-t-on de très peu de données sur le niveau d'éclairement auquel apparaît la biocénose des GO. En Méditerranée, il semble qu'elle apparaisse à des valeurs notablement inférieures au seuil de 0,01 % de l'éclairement de surface, qui est, d'après Jaubert (1971) et Weinberg (1975), celui de la disparition du faciès à *Corallium rubrum* (absent des GO). Dans les boyaux des récifs coralliens, Jaubert et Vasseur (1974), Vasseur (1981) et Logan (1981) ont trouvé des valeurs du même ordre. On peut donc admettre, en première approximation, que dans les grottes à faible circulation le passage des GSO aux GO coïncide avec cette valeur de l'éclairement. Le peuplement se poursuit jusqu'à l'obscurité complète.

Circulation et sédimentation

La circulation dans les grottes dépend évidemment de facteurs topographiques, bathymétriques et géographiques locaux et est très diversifiée. Les tunnels à plusieurs ouvertures exposées à la houle subissent des mouvements des masses d'eau d'une grande violence. Par exemple, certains tunnels de fronts externes de récifs, d'où l'eau rejaille à la surface du platier par des « trous-souffleurs », sont rarement accessibles (Vasseur, 1981). Leur plancher est souvent dépourvu de sédiments. Dans les vastes grottes à ouverture unique, la circulation est au contraire très atténuée dès la zone semi-obscurité et devient nulle dans les chambres terminales. Des indices de la stabilité hydrologique sont fournis par l'existence d'anomalies de température, et par la présence de sédiments très fins dont le taux d'argiles augmente vers le fond (Monteiro-Marques, 1981). Aucune mesure directe ne semble avoir été faite dans cet environnement, mais l'utilisation de fluorescéine



Figures 1-6. — 1. Vue générale d'un boyau de la grotte des Trémies à Cassis (Méditerranée). Noter la présence de stalagmites, témoins d'un passé aérien. 2. Tunnel du front récifal du Grand Récif de Tuléar (Madagascar). La partie claire correspond à la zone partiellement recolonisée. Le recouvrement biologique, à base de Serpules, est faible. 3. Le Scléractiniaire *Leptostannia prevoti* à colonne exagérément allongée, provenant d'une grotte méditerranéenne. 4. Constructions en crêtes parallèles par des Bryozoaires *Coronellina* et *Porella* (grotte de Jarre, Marseille). 5. Un survivant cavernicole des Chaetidiacés du Mésozoïque : l'éponge *Acunthochaetetes wellsi* (grotte des Philippines). $\times 2,5$.

(Harmelin, 1969; Logan, 1981) et la méthode indirecte basée sur la dissolution du plâtre (Panzini et Pronzato, 1982) ont apporté des indications sur les échanges avec le milieu extérieur. Dans les chambres confinées, des renouvellements sporadiques sont sans doute provoqués par de fortes tempêtes ou par des mouvements d'origine thermique. Dans les régions très fréquentées, l'impact de la visite de plongeurs, voire d'engins d'exploration (Vacelet,

1964), sur le renouvellement occasionnel du milieu hydrologique ne doit pas être négligé.

Température

Dans les salles terminales de certaines grottes méditerranéennes, les écarts de température sont amortis par piégeage des masses d'eau : l'eau réchauffée au cours de l'été stagne dans les parties

surélevées par rapport à l'entrée et ne se refroidit que lentement (Harmelin, 1969; Pouliquen, 1971). Ce phénomène est particulièrement accentué lorsqu'en été la température extérieure chute brutalement à la suite de la remontée des eaux intermédiaires engendrée par un vent de terre. La différence de température entre les chambres internes et le milieu extérieur peut alors atteindre 7° C. Ce phénomène vient d'être étudié par Passelaigue et Bourdillon (sous presse a).

Saillité

Les grottes marines d'origine karstique reçoivent souvent des apports d'eau douce, généralement faibles et sporadiques, mais parfois de grande importance (Corroy et al., 1958). Ils se traduisent par des zones où la roche, de couleur blanche, est dépourvue des dépôts habituels d'oxydes de fer et de manganèse. Ces surfaces n'ont en général pas de vie sessile; cependant, quelques organismes peuvent s'y fixer durant la saison sèche.

En conclusion, les GO, enclaves du domaine aphotique dans la zone littorale, présentent dans leurs parties reculées des conditions environnementales très originales. Les deux facteurs clés sont l'absence de lumière et le confinement, ce dernier provoquant hyperoligotrophie et isolement. Toutefois, le confinement est très variable, depuis les chambres terminales à taux de renouvellement très lent jusqu'aux tunnels parcourus par de violents mouvements de va-et-vient. L'intrication de ces facteurs, à l'échelle d'une grotte ou d'une zone d'une grotte, rend leurs effets respectifs difficiles à distinguer.

Ces particularités, fortement sélectives par leur caractère extrême, ont des répercussions évidentes sur le peuplement, sa composition, sa structure, sa dynamique, son organisation stratégique, son recrutement, points qui seront abordés ci-après. L'isolement de certains fonds de grottes amènera aussi à envisager les problèmes de la tendance à l'individualité de chaque site, leur effet « d'îles écologiques » et leur fonction de refuge.

STRUCTURE ET COMPOSITION DES PEUPELEMENTS

Recouvrement, biomasse et production

Le passage des GSO aux GO se traduit par une diminution spectaculaire du taux de recouvrement et de la biomasse (cette dernière n'a jamais été chiffrée en GO). Dans les GSO, la couverture du substrat est toujours égale à 100 %, ou même plus si

l'on tient compte des épibioses. En zone obscure, le recouvrement varie beaucoup avec le degré de confinement du milieu. Dans les GO à faible circulation, on distingue grossièrement, en Méditerranée comme en régions tropicales, une zone 1 où le recouvrement est de 50 à 80 %, et une zone 2 où il est réduit à 10-40 %. Dans le domaine anchialin, on peut distinguer deux zones supplémentaires : une zone 3 où ne subsistent que de petits individus épars de Spongiaires et de Serpulides, et une zone 4 où la faune sessile est totalement absente (T.M. Iliffe et J. Yager, comm.).

Dans les grottes pourvues d'une circulation, la relation entre la diminution de l'éclairement et celle du recouvrement est moins évidente, et le recouvrement peut rester égal ou supérieur à 100 % en obscurité totale (Harmelin, 1969). Parfois, au contraire, dans des tunnels très exposés, le recouvrement est très faible en raison d'actions hydrodynamiques trop brutales. On doit reconnaître que, dans l'état actuel des connaissances, fondées sur des comparaisons entre grottes de configuration et d'exposition très diverses mais toujours effectuées par temps calme, et en l'absence de mesures de l'éclairement et du temps de renouvellement de l'eau, il est difficile de faire la part des deux facteurs lumière et hydrodynamisme dans l'appauvrissement quantitatif des GO.

Des expériences de colonisation de substrats naturels calcaires (Harmelin, 1980) et l'observation du repeuplement à longue échéance de roches fracturées (fig. 3), indiquent que la production est très faible dans les GO et diminue considérablement avec le degré de confinement (fig. 7). Ainsi, après 9 ans de colonisation, le recouvrement est déjà supérieur à 100 % dans un tunnel obscur (Moyade), alors qu'il n'atteint que 11 % dans les zones 1 et 2 d'une grotte confinée (Trémies). Cette différence est due principalement aux Eponges, dominantes dans les peuplements matures de toutes les GO, mais qui, en zone confinée, n'acquièrent cette place dans la communauté qu'après bien plus que 9 ans de colonisation.

Sélection des groupes taxonomiques

Ce spectaculaire appauvrissement quantitatif observé lors du passage des GSO aux GO s'accompagne d'un changement de composition faunistique. Le peuplement des GO est exclusivement animal, sans aucune des algues calcifiées encore présentes dans les GSO. Dans les tunnels de Tuléar, l'algue *Pseudolithophyllum* sp., bien adaptée à de faibles éclaircissements, a déjà disparu à une valeur de 0,04 % de l'éclairement de surface (Vasseur, 1981), alors que les GO n'apparaissent qu'à moins de 0,01 %.

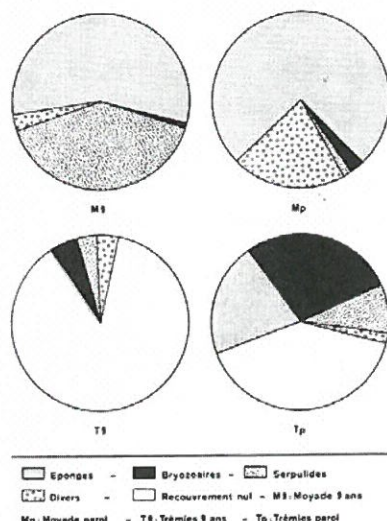


Figure 7. — Importance relative du recouvrement des 3 principaux groupes taxonomiques et de l'espace vacant dans un tunnel obscur (Marseille, Moyade, M₁, M₂) et dans la zone 1 d'une grotte obscure aveugle (Cassis, Trémies, T₁, T₂) à deux états d'évolution de la communauté :

— au bout de 9 ans de colonisation (M₁, T₁)

— au stade mature, sur les parois (M₂, T₂).

Résultats correspondant à la moyenne des données pour 5 répliques de 20 x 20 cm (carreaux de calcaire et éléments de paroi).

Valeurs de recouvrement obtenues :

(1) par mesures directes de la surface des individus coloniaux ou solitaires (Bryozoaires, Sclérotiniaux, assimilés à des formes géométriques élémentaires);

(2) par la méthode des micro-transects (Serpulides);

(3) par évaluation du pourcentage de recouvrement de certains éléments (Eponges, Octocoralliaires, etc.) dans 100 subdivisions de chaque réplique (carreaux M₁ ou macrophotographies *in situ* des éléments de paroi M₂) (Harmelin, 1980 et inédit).

Pour la faune animale sessile, les modifications de dominance des divers groupes suivent des règles générales valables dans toutes les régions. Certains groupes bien représentés dans les GSO se raréfient ou disparaissent. Ce sont les Cnidaires dressés, comme les Hydraires ou les Gorgonaires, la plupart des Ascidies ou des Lamellibranches. En revanche, d'autres groupes mieux adaptés deviennent dominants. Il s'agit en premier lieu des Spongiaires (Vacelet, 1976), dont la domination spatiale est remarquable et qui s'enrichissent de formes reliques à squelette rigide (Eponges calcifiées, Lithistides), des Bryozoaires, des Serpules et, dans une moindre mesure, des Cirripèdes, des Brachiopodes et des

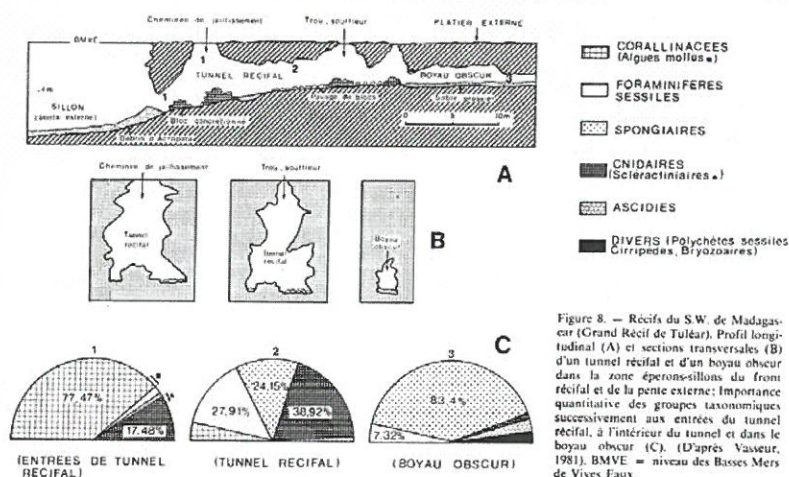
Foraminifères (fig. 8). Toutefois, la richesse spécifique diminue par rapport aux GSO, même dans ces groupes dominants. Ainsi, pour les Spongiaires, le rapport : nombre d'espèces des GO / nombre d'espèces des GSO s'établit à 0,8 pour trois grottes de Marseille selon les données de Pouliquen (1971) et 0,7 pour les tunnels récifaux de Tuléar (Vasseur, 1981). Pour les Bryozoaires, ce rapport est le même que pour les Eponges (0,8) en Méditerranée (Harmelin, inédit). Il n'est que de 0,2 pour les Sclérotiniaux en Méditerranée (Zibrowius, 1980) et de 0,4 pour les Cnidaires en général à Tuléar (Vasseur, 1981). Seuls les Serpulides sont peut-être représentés par davantage d'espèces dans les GO que dans les GSO, le rapport étant de 6 dans les tunnels de Tuléar.

Sélection des groupes trophiques

La sélection taxonomique qui se produit dans les GO correspond sans doute en grande partie à une sélection basée sur des aptitudes spécifiques à exploiter efficacement les faibles ressources trophiques disponibles et à s'en contenter. La remarque de Culver (1982) que la rareté de la nourriture dans les grottes terrestres est une force sélective dominante peut vraisemblablement s'appliquer aux parties recouvertes des grottes sous-marines.

La lenteur et le caractère sporadique des mouvements hydrologiques des salles terminales éliminent les filtreurs passifs comme les Gorgones et les grands Hydraires, dont l'alimentation dépend du passage d'importantes masses d'eau dans leurs ramifications (Riedl et Forstner, 1968). Certains types de filtreurs actifs, comme les Ascidies simples et les grands Bivalves, sont exclus, probablement en raison de la faible charge de l'eau en éléments nutritifs; exceptionnellement, ces organismes peuvent conserver une place importante dans la communauté, et même proliférer, lorsque les zones obscures sont voisines de masses d'eau polyhalines et sont alimentées par des courants « rentrants » chargés de matières organiques (exemple : grotte résurgence de Port-Miou, Marseille). Au contraire, d'autres filtreurs actifs, comme les Eponges, sont bien adaptés à un confinement accentué, probablement grâce à leur efficacité de rétention des très petites particules organiques (Reiswig, 1971). On ne sait rien des éventuelles particularités du régime et des modes de collecte de la nourriture des espèces adaptées à cet environnement et des recherches sur ces problèmes chez les Spongiaires et les Bryozoaires seraient nécessaires.

La part de la nourriture liée à la vase qui saupoudre les parois dans l'alimentation des organismes n'est pas connue. Chez les Polychètes, Bianchi (sous



presse) a montré que les limivores sont peu importants par rapport aux suspensivores, largement dominants, et aux carnivores.

Les carnivores sessiles paraissent peu favorisés dans les GO. Leur présence en des points bien délimités de certaines grottes méditerranéennes semble liée à l'existence de populations de Mysidacés (*Hemimysis speluncola*, *H. lamornae*) et à leur passage lors de migrations nyctémérales vers l'extérieur (Passelague et Bourdillon, sous presse b); c'est le cas du Cériante *Arachnanthus oligopodus* qui forme parfois des populations denses. Les Mysidacés, dont l'importance dans les transferts d'énergie a été signalée par Zibrowius (1971, 1976), conditionnent aussi sans doute en partie la présence de quelques petits carnivores sédentaires comme les Poissons *Thorogobius ephippiatus*, *Gammogobius steinitzi* et *Grammonus ater*. Beaucoup de grands carnivores rencontrés dans les parties reculées ne sont que des occupants occasionnels, ou au mieux des troglodytes (Racovitza, 1907) qui vont se nourrir à l'extérieur. Les brouteurs sont habituellement exclus des zones obscures. Toutefois, on note la présence assez régulière de quelques individus d'Echinodermes, transfuges des communautés extérieures; mais ils n'accèdent pas aux zones les plus confinées.

Une situation plus extrême est rencontrée dans les très vastes réseaux cavitaires du domaine anchialin des îles Bahamas, Canaries, Turks et Caïcos. La

faune sessile en est éliminée par l'absence de nourriture, mais une macrofaune mobile à base de petits Crustacés et une microfaune subsistent. Dans cet environnement, une chaîne alimentaire simple pourrait hypothétiquement comporter, à l'échelon supérieur des Poissons et des *Remipedia* (Yager, 1981), classe de Crustacés troglodytiques dotés d'appendices spécialisés qui suggèrent un mode de nutrition carnivore (J. Yager et F. Schram, comm.). Les échelons intermédiaires et inférieurs comprendraient successivement des Ostracodes (R. Maddocks et T. Iliffe, comm.), des Copépodes (A. Fosshagen, comm.), des Amphipodes, puis des Ciliés (E. Small et T. Iliffe, comm.) et enfin des Bactéries.

Dans les tunnels, il existe également une sélection de groupes trophiques, mais elle est généralement moins nette que dans les zones confinées. Il est possible qu'elle soit due en partie à un appauvrissement en nourriture particulière par les organismes filtreurs des GSO par lesquelles l'eau doit transiter. Un tel phénomène a été mis en évidence *in situ* dans des conduits expérimentaux (Buss et Jackson, 1981).

Sélection des groupes morphologiques

La forme des organismes sessiles est soumise à deux grandes pressions sélectives, l'environnement physique et les contraintes biotiques. Le gradient très contrasté existant entre l'extérieur et le fond des grottes se traduit par une sélection spectaculaire des

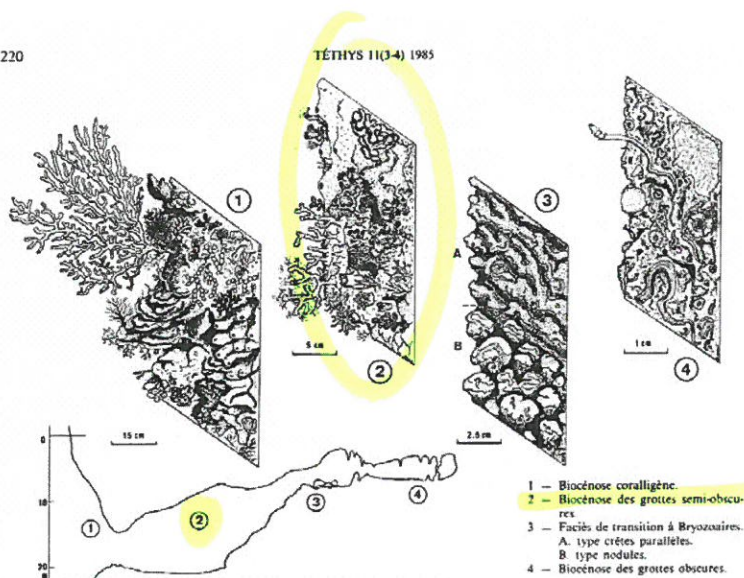


Figure 9. — Gradient biotique entre la communauté sciaphile de l'extérieur (Coralligène) et les chambres confinées et obscures des grottes sous-marines illustrant la diminution de l'extension verticale du peuplement, de sa biomasse et de son recouvrement, de la diversité en niches spatiales et en stratégies morphologiques, le passage des communautés saturées biologiquement contrôlées où dominent les organismes de type colonial à un assemblage contrôlé physiquement où les organismes solitaires ou équivalents deviennent prédominants.

stratégies morphologiques qui est d'autant plus accentuée que la taille individuelle est grande (fig. 9). La tendance générale est une réduction de la hauteur des organismes avec une élimination progressive des formes érigées au profit des encroûtantes. La disparition dès l'entrée des grottes des grands organismes rameux comme les grands Cnidaire (Gorgonaires, Antipathaires, certains Hydriaires) est l'exemple le plus évident et sans doute le plus simple par sa relation peu contestable avec la circulation hydrologique. Dans les GSO, ce sont généralement des organismes massifs qui dominent et présentent les tailles individuelles les plus grandes. Les formes érigées y sont nombreuses, mais de taille réduite; les plus grandes atteignent rarement une quinzaine de centimètres de hauteur (*Corallium* en Méditerranée, Stylastérides en milieu récifaux), et la taille diminue à mesure que l'on s'éloigne de l'entrée. Ainsi dans les tunnels récifaux en Océan Indien (Vasseur, 1981), les coraux ahermatypiques hauts de 2 à 5 cm à proximité de l'entrée (*Tubastrea*, *Dendrophyllia*) sont progressivement remplacés par

des formes plus petites ($h < 1$ cm) qui deviennent dominantes en situation plus typiquement cavernicole (*Culicia*, *Phyllangia*, *Balanophyllia*). Chez les Bryozoaires méditerranéens, la proportion des formes érigées (en nombre d'espèces) passe de 45,7 % dans le « Coralligène » à 5,6 % dans les GO confinées, tandis que les petites formes encroûtantes augmentent parallèlement de 9,8 % à 35,1 % (Harmelin, sous presse c). Toutefois, en obscurité totale et confinement accentué, certaines formes normalement courtes peuvent s'élever de manière inhabituelle au-dessus du substrat grâce à une très longue durée de vie et à la présence d'une base squelettique morte (fig. 4). Ce phénomène se rencontre chez des Eponges calcifiées et des Scléactiniaires solitaires (Zibrowius, 1976).

Dans les tunnels exposés comme ceux des fronts externes des récifs coralliens, les formes érigées sont également éliminées au profit des encroûtantes, mais ici sous l'influence de contraintes hydrodynamiques très violentes.

Sélection des stratégies démographiques

Un des problèmes intéressants qui se pose à propos du peuplement GO est le type de sélection auquel sont soumises les populations qui le composent. Les GO confinées sont à grande échelle un milieu très stable, prévisible et peu perturbé, où la production est limitée par la contrainte énergétique. Bien qu'une grande partie de l'espace soit vacant, on peut estimer que les populations y présentent leur densité de saturation. L'aptitude à accumuler des réserves, donc à mieux exploiter les ressources fluctuantes, et la très grande longévité de certaines espèces localisées dans les zones de transition relativement privilégiées sur le plan trophique correspondent assez bien à un profil de stratégie *K*. Ce sont des Bryozoaires à croissance non déterminée, qui forment des constructions nodulaires (Harmelin, 1983), comme *Onychoella marioni*, ou des Eponges calcifiées comme *Petrobiona massiliana*, *Merlia normani* et *Acanthochaetetes wellsi* qui accumulent des corps de réserves dans les cavités de leur squelette (Vacelet, 1964, 1980, 1981). Toutefois, avec l'accroissement du confinement, non seulement la contrainte énergétique augmente mais aussi les effets catastrophiques de ses fluctuations. Une période prolongée de pénurie ou au contraire un flux de nutriments plus riche que la normale sont des événements probables mais aléatoires qui doivent avoir des répercussions importantes sur les fluctuations de population, au moins dans une fraction opportuniste de peuplement. La multiplication des Serpulides observée au fond d'une GO après des bouleversements hydrologiques entraînés par la pénétration d'un engin sous-marin (Vacelet, 1964) va dans ce sens. En fait, la plupart des composants du peuplement GO, qui sont de petites espèces à faible taux de multiplication et à croissance lente sont vraisemblablement de bons exemples de « stress-tolerant species » du modèle tripolaire de sélection (*C-S-R*) de Grime (1977), plus général que le modèle classique *r-K* de stratégies démographiques (Pianka, 1970).

Organisation spatiale

Dans les grottes, l'élimination des algues calcifiées qui, en milieu ouvert ombragé, créent de multiples microhabitats, n'est pas compensée par une bioconstruction animale équivalente. La dominance des formes revêtantes plus ou moins massives, peu génératrices d'habitats secondaires, provoque un amoindrissement considérable de l'hétérogénéité spatiale, qui atteint son maximum dans les boyaux confinés (fig. 9). L'élimination quasi-totale des formes dressées, la faible activité des foreurs et l'espacement des individus font des GO un assemblage non stratifié verticalement dans son aspect le plus

commun. Son organisation spatiale bidimensionnelle est essentiellement régie par des facteurs historiques (hasards du recrutement) et par l'intensité à l'échelle du microhabitat des facteurs favorables (circulation) ou défavorables (saupoudrage sédimentaire).

Une situation intermédiaire est rencontrée dans la zone de transition GSO-GO des grottes méditerranéennes où se manifestent des faciès à Bryozoaires (Harmelin, 1983, sous-presses a). On y observe une microstratification verticale grâce aux constructions en crêtes parallèles ou en nodules des Bryozoaires encroûtants (fig. 5). Les recoins sont occupés par de petites espèces de rang secondaire qui forment l'essentiel du peuplement des portions les plus défavorisées des mêmes grottes.

D'autres exemples de ce phénomène ont été observés dans une grotte de Bêlize (Caraïbes) (MacIntyre et al., 1982), où les Serpulides réalisent des bioconstructions en forme de stalactites. Des Eponges calcifiées (« Sclérosponges ») sont également capables de créer, par leur activité constructive, une microstratification verticale (Hartman et Goreau, 1970).

Organisation cénotique

Dans les GO typiques, toutes ces sélections et la chute abrupte de la production et du recouvrement ont pour conséquence une simplification de la structure de la communauté sessile et un relâchement des liens interspécifiques. Dans la situation immédiate en amont, la communauté GSO se caractérise par une organisation spatiale bi- et tridimensionnelle relativement complexe, surtout lorsqu'il n'y a pas monopolisation du substrat par les grandes formes encroûtantes comme les Spongiaires. L'existence fréquente dans la communauté GSO de faciès organisés par des espèces climaciques pourrait indiquer que cet équilibre délicat est souvent rompu, en particulier au niveau des marges du biotope (Bibiloni et al., 1984; Harmelin, sous presse b) au profit de l'espèce ayant la plus forte prédilection pour certaines conditions locales.

Dans les GO confinées, l'assemblage sessile n'occupe plus qu'une petite fraction du substrat où les éléments sont dispersés sans stratification verticale ni hiérarchie apparente, bien qu'appartenant à des niveaux théoriquement très différents de stratégies démographique et morphologique (exemple : grandes Eponges et Serpulides). L'hypothèse la plus immédiate est que cet assemblage est contrôlé physiquement par les apports énergétiques et par certains paramètres adverses de l'environnement. L'inégalité de la répartition de ceux-ci en raison de l'hétérogénéité topographique entraîne là aussi une distribution en taches, qui paraît être une des

caractéristiques générales du domaine cavernicole, aussi bien terrestre (Culver, 1982) que marin (Balduzzi et al., sous presse). A l'intérieur de ces îlots de vie, la structure très lâche de l'assemblage sessile pourrait être considérée comme un des rares exemples du concept individualiste de Gleason (1926). Mais l'espace des individus n'implique pas l'absence d'interactions, en particulier sur le plan de l'exploitation des faibles ressources trophiques.

ANALOGIES AVEC D'AUTRES MILIEUX MARINS

Malgré les particularités individuelles de chaque grotte, les peuplements des GO montrent donc un certain nombre de caractères généraux, remarquablement constants dans toutes les régions étudiées. Il convient maintenant d'examiner quel est leur degré d'originalité. Les milieux marins avec lesquels il est le plus fructueux d'établir des comparaisons semblent être les microcavités, en particulier celles des constructions biogènes, et les systèmes profonds.

Analogies avec les microcavités

Deux types de constructions biologiques sont pourvues de petites anfractuosités offrant d'intéressantes analogies avec les GO : le concrétionnement coralligène, bien connu en Méditerranée, et les récifs coralliens. Un milieu comparable est représenté par les dessous de pierres et les accumulations de blocs stables.

Le concrétionnement coralligène est un « carrefour écologique » (Laubier, 1966; Hong, 1980), réunissant, grâce à l'extrême hétérogénéité structurale de l'habitat, un nombre important de compartiments écologiques allant de l'horizon inférieur de l'Infralittoral à la Vase profonde. La croissance des algues calcifiées, responsables primordiales de ce type de bioconstruction (Laborel, 1961) façonne des anfractuosités qui sont ensuite fractionnées par les constructeurs animaux plus ou moins sciaphiles. Il se forme ainsi un réseau de microcavités, plus ou moins colmatées ou remodelées par les foreurs.

Dans les récifs coralliens, l'importance du réseau cavitaire est considérable. Garret et al. (1971) ont estimé que 30 à 50 % du volume des récifs des Bermudes étaient représentés par des vides. Ces cavités, construites principalement par les Scléractiniaires hermatypiques et les algues calcaires, sont progressivement remplies par des sédiments et par les constructeurs secondaires sciaphiles (Foraminifères, Bryozoaires, etc.). Les Spongiaires et les Ascidiés sont les principaux utilisateurs sessiles de ces biotopes cavitaires, qui attirent également une

cryptofaune vagile (Amphipodes, crabes juvéniles, etc.) (Vasseur, 1981, 1984).

Les petites cavités que l'on trouve sous les pierres, dans les accumulations de blocs ou de débris organogènes, représentent un milieu analogue aux précédents, à condition que les blocs ne soient pas déplacés trop souvent par les forces hydrodynamiques (Rützler, 1965; Clausade, 1969). Il s'agit-là d'un milieu très répandu dans toutes les zones rocheuses littorales.

Dans ces trois cas, les cavités les plus profondes offrent des particularités environnementales rappelant celles des parties reculées des GO : obscurité, présence de sédiments vaseux, isolement du milieu ouvert, avec pour corollaire une certaine stagnation hydrologique. Les analogies faunistiques entre ces biotopes sont flagrantes. Par exemple, dans la région marseillaise, sur 54 espèces de Bryozoaires recensées dans deux GO, 46 sont présentes dans le concrétionnement coralligène (Harmelin, 1976 et inédit; Hong, 1980); le Cyclostome le plus fréquent dans les grottes, *Diaperoecia indistincta*, l'est aussi dans le concrétionnement. Toujours en Méditerranée, l'Eponge Pharétronide *Petrobiona massiliana*, caractéristique des GO, vit aussi sous des roches accumulées en éboulis (Vacelet, inédit). Dans les récifs, des Eponges à squelette renforcé (« Sclérosponges », Pharétronides, Lithistides) sont bien représentées à la fois dans les tunnels obscurs et dans les microcavités de la construction récifale des pentes externes. De nombreuses espèces d'Invertébrés sessiles (Serpulides, coraux ahermatypiques, Cirripèdes, etc.) des tunnels obscurs des récifs de Tuléar se retrouvent sous les blocs de la pente externe et même du plaiet récifal (Vasseur, 1977, 1981). Ces analogies se rencontrent aussi chez les espèces vagiles. Par exemple, la Mysidacée *Hemimysis speluncola*, très abondante dans les grottes méditerranéennes, vit aussi dans le concrétionnement coralligène (Hong, 1980).

On note cependant quelques différences, attribuables sans doute à la petite taille des cavités et à leur moins grande pérennité. On sait que la surface réduite des substrats limite le nombre de colonisateurs à l'équilibre (Jackson, 1977; Osman, 1978; Schoener et Schoener, 1981). Pour une espèce ayant réussi à s'établir, la probabilité d'être confrontée à un compétiteur de rang plus élevé est d'autant plus réduite que la surface disponible est petite. Cet effet refuge des petits substrats, facteur de diversité dans une communauté, peut être d'autant plus avantageux pour les espèces fugitives que celles-ci sont aptes à monopoliser l'espace, souvent en formant des agrégations. De plus, la faible accessibilité des petites cavités limite l'intervention de prédateurs. Ceci se traduit par des différences dans la composition des

peuplements et aussi dans leur structure, ce dernier point ayant encore été peu étudié.

On peut établir un certain parallèle entre cette fragmentation des grottes marines en de nombreux petits habitats largement répandus sur les plateaux continentaux et la fragmentation des cavernes continentales dans le domaine des endogés et les milieux interstitiels. Il s'agit ainsi d'un habitat bien plus universel qu'il n'apparaît de prime abord et cette fragmentation est susceptible de faciliter les communications et les échanges entre les grandes grottes.

Analogies avec le benthos bathyal

On trouve dans l'étage bathyal des conditions de milieu qui offrent d'intéressantes analogies avec celles des GO : fort affaiblissement ou disparition de l'éclaircissement, amortissement des variations de température, influence d'une sédimentation fine, apports trophiques faibles et irréguliers dus à l'isolement des zones photiques productives. Bien que les substrats durs bathyaux soient encore mal connus, il semble que ces analogies environnementales s'accompagnent de points communs entre les peuplements sur le plan faunistique et sur le plan structural.

Les identités faunistiques entre les GO et l'étage bathyal sont remarquables pour plusieurs groupes d'invertébrés sessiles. Les cas d'espèces connues à plusieurs centaines de mètres de profondeur et retrouvées à quelques mètres dans les GO sont nombreux. En Méditerranée, de nombreux exemples peuvent être trouvés chez les Scléractiniaires (Zibrowius, 1971, 1976), chez les Serpulides (Zibrowius, 1971), chez les Bryozoaires (Harmelin, 1976, 1979), chez les Spongiaires (Pouliquen, 1969; Vacelet, 1976). L'extension bathymétrique de ces espèces peut être remarquable. Ainsi, l'Eponge perforante *Cliona levispira* est connue de plus de 1000 m aux Açores et de 10 m dans une grotte méditerranéenne. Le même phénomène est signalé en Indopacifique, par exemple pour les Spongiaires des tunnels récifaux (Vasseur, 1974, 1981). L'extension bathymétrique apparaît en général un peu moins large qu'en Méditerranée, mais ceci est probablement dû à une connaissance insuffisante des substrats durs profonds dans ces régions. Il est intéressant de souligner que plusieurs de ces espèces vivent à la fois dans les grottes littorales et sur les falaises des marges continentales sont des formes reliques qui ont trouvé refuge dans ces milieux situés à l'écart de la compétition de la zone littorale.

On peut également donner quelques exemples, moins nombreux dans l'état actuel des connaissances, concernant la faune vagile et celle des sédiments. Ainsi, le Sipunculide *Onchosesoma steenstrupi*,

connu du bathyal jusque vers 600 m, vit aussi dans les sédiments sablo-vascux de deux grottes de Marseille (Monteiro-Marques, 1981). Parmi les Poissons, on peut citer dans les GO méditerranéennes *Grammonus ater*, un représentant de la famille des Bythidiidae, principalement bathyale et abyssale, dont quelques espèces se sont adaptées aux eaux souterraines (Riedl, 1966; Vandell, 1964), probablement par l'intermédiaire d'espèces comme *G. ater*. Des animaux vagiles modifiés par la vie cavernicole et ayant des affinités avec des organismes bathyaux, voire abyssaux, sont connus dans les grottes anchialines (Hiffé et al., 1984; H. Wilkens, comm.).

Ces affinités faunistiques indéniables ne vont pas jusqu'à une identité complète. Certaines espèces caractéristiques des grottes n'ont pas été trouvées en profondeur (par exemple l'Eponge hypercalcifiée *Petrabiona massiliensis*), et inversement, de nombreuses espèces profondes ne « remontent » pas dans les grottes (par exemple, les grands Scléractiniaires *Madrepora* et *Lophelia*). Il est vraisemblable que parmi les facteurs physiques responsables de ces différences, la température, plus basse et plus constante en profondeur, joue un rôle primordial. Des facteurs historiques peuvent aussi intervenir : les grottes constituent en effet un milieu moins stable au cours des périodes géologiques. La plupart ont dû être repeuplées après les périodes glaciaires, où elles étaient exondées et certaines espèces peuvent avoir eu des difficultés à les recoloniser à partir de l'étage bathyal, malgré les relais que constituent les micro-cavités aux profondeurs intermédiaires.

Les peuplements des substrats durs des GO et de l'étage bathyal semblent aussi avoir des points communs dans leur structure et leur organisation. D'après les observations faites en sous-marins d'exploration (Péres, 1967; Vacelet, 1969) sur des parois verticales non envasées, le taux de recouvrement diminue à mesure que la profondeur augmente, pour tomber à des valeurs comparables à celles des grottes obscures. Le peuplement est alors, ici aussi, dominé par les formes encroûtantes, surtout Spongiaires, Bryozoaires, Serpulides, tandis que les parties libres des roches sont couvertes d'une mince couche d'oxydes de fer et de manganèse. Il est vraisemblable que ces similitudes d'aspect et de composition des deux peuplements doivent correspondre à une organisation et à une dynamique de même type, et il s'agit là d'un point intéressant pour de futures recherches.

DISCUSSION

Les grottes obscures en tant qu'îles écologiques

Les théories de la biogéographie insulaire et de l'équilibre dynamique de MacArthur et Wilson (1967), en focalisant l'attention sur les problèmes d'immigration, d'extinction, de renouvellement, de diversité et de compétition, ont suscité un nombre considérable de travaux et demeurent une base fructueuse de réflexion (cf. Blondel, 1979).

Il est tentant de considérer les GO, en tant qu'entités bien délimitées et relativement isolées du monde extérieur, comme des îles écologiques, ainsi que l'a fait Culver (1970, 1971) pour les grottes terrestres avant de reconsidérer cette analogie avec plus de réticences (Culver, 1982). Mais si une grotte est une île, quel en est le continent, source de propagules ? L'environnement coelobiotique ayant un caractère extrême, la distance écologique avec les communautés voisines est très grande et le stock d'espèces colonisatrices potentielles (« habitat pool » : Graves et Gotelli, 1983) est nécessairement réduit. Compte tenu des affinités faunistiques déjà envisagées entre les GO et les biotopes voisins, la production de propagules peut se faire *a priori* à partir (1) d'autres grottes de la même région, (2) des microhabitats cryptiques enclavés dans les communautés extérieures, (3) des fonds circalittoraux inférieurs et bathyaux. Le recrutement à partir de ces sources se heurte au problème du temps de transfert, en particulier lorsqu'il s'agit de larves d'organismes sessiles qui ont souvent (Eponges, Bryozoaires) une durée de vie planctonique courte ou même nulle. La distance des sources, leur abondance locale, la circulation des masses d'eau et la topographie de la grotte seront donc des éléments déterminants d'une immigration potentielle. Un transfert par des microhabitats-relais est l'hypothèse la plus vraisemblable, l'ensemble du plateau continental de la région pouvant être alors considéré comme un archipel très fragmenté avec quelques îlots vastes (grottes, roches bathyales). Le peuplement immédiatement en amont de la GO jouerait un rôle majeur en offrant ou non des microhabitats convenables et en tant qu'agent de mortalité des larves immigrantes par l'activité des filtreurs à large spectre (Buss et Jackson, 1981). Il est probable que le taux d'immigration est très faible dans les grandes grottes. Une expérience de colonisation menée dans une vaste grotte méditerranéenne (Harmelin, 1980, sous presse c) semble indiquer que le recrutement se fait essentiellement à partir du peuplement en place. On pourrait s'attendre à ce que ce recrutement autochtone se traduise par une spéciation dans des grottes à fort confinement, en l'absence d'échange génique entre des populations voisines géographiquement. Un exemple supposé en

a été donné par Van Soest et Sass (1981) pour des Eponges d'une grotte anchialine des Bahamas, mais en réalité, les exemples d'espèces endémiques à une grotte sont peu nombreux et doivent le plus souvent s'expliquer par une insuffisante connaissance faunistique du domaine cryptique de la région. L'absence de cas certains d'une telle spéciation s'explique par la courte durée de l'isolement (au mieux de la dernière époque glaciaire à nos jours), par son caractère incomplet, et par la faible vitesse de spéciation des groupes zoologiques concernés, représentés souvent par des formes reliques.

La relation entre la richesse spécifique à l'équilibre et l'aire colonisable, très documentée dans le domaine terrestre et qui a été envisagée dans le domaine marin pour les substrats expérimentaux considérés comme des îlots (par exemple Osman, 1978; Schoener et Schoener, 1981), devra être testée pour les GO. Il sera cependant difficile d'éviter le biais des différences d'isolement des grottes comparées. Si la relation richesse/surface était vérifiée pour la faune sessile des GO (elle est contestée pour la faune des grottes terrestres : Culver, 1982), elle pourrait probablement être attribuée, comme dans la théorie de MacArthur et Wilson (1967), à la taille des populations, en raison des grands risques d'extinction dus à l'adversité de ce milieu extrême. Au contraire, la mise en cause de la diversité environnementale dans cette relation (théorie de Lack in Blondel, 1979) est sans doute contestable ici, la taille plus grande d'une GO n'impliquant pas une plus grande diversité en habitats. De même, la généralisation proposée par Wright (1983), richesse/énergie disponible, est discutable dans le cas des GO si l'on admet que l'essentiel des ressources énergétiques est allochtone. En effet, la spécificité même de ce peuplement et son isolement écologique tiennent à sa carence nutritionnelle. Un apport accru de nourriture dans cet assemblage peu organisé peut déclencher le succès d'espèces opportunistes sciaphiles et provoquer une chute de la diversité, comme cela tend à se produire au niveau de l'écotone GSO/GO des grottes méditerranéennes dans les faciès à Bryozoaires (Harmelin, sous presse a). Dans le cas d'apports importants (tunnels obscurs), les éléments GO peuvent même être refoulés par la communauté GSO (Harmelin, 1969).

Les grottes obscures en tant que milieu refuge

Plusieurs indices indiquent que les parties recouvertes des grottes sous-marines constituent un abri tant pour la faune vagile que pour la faune fixée. Cette fonction refuge peut être déterminée par plusieurs facteurs : (1) l'obscurité qui exclut les prédateurs recherchant visuellement leurs proies et les végétaux

monopolisateurs d'espace; (2) un effet de paroi qui peut repousser les nageurs actifs; (3) les faibles ressources qui limitent l'expansion des forts compétiteurs. Cet effet refuge se manifeste à des degrés divers dans le fonctionnement actuel de la communauté cavernicole et a pu se perpétuer sur de longues périodes géologiques. On peut classer très grossièrement les différentes manifestations de cette fonction refuge selon que l'abri cavernicole est occasionnel ou obligatoire.

Refuge occasionnel : Il concerne des transfuges plus ou moins temporaires des biotopes extérieurs, dont le lien avec le milieu cryptique n'est pas obligatoire. On peut citer en exemple pour les GO méditerranéennes la présence assez régulière de jeunes *Sciæna umbra* (Pisces) et celle plus anecdotique d'une petite population de *Psammochinus microtuberculatus* (Echinoidea) établie très loin de ses habitats d'élection. Un cas intéressant de refuge cryptique non obligatoire sur le plan spécifique mais permanent au niveau des populations est celui du Bryozoaire *Reptadeonella violacea* qui construit des nodules de concrétionnement dans certaines GO marseillaises alors que l'essentiel de sa distribution se situe à l'extérieur dans d'autres biotopes marginaux : petits substrats, et surtout parois peu profondes très éclairées et régulièrement broutées par les oursins.

Refuge obligatoire : Le caractère obligatoire du refuge cryptique peut être limité à une phase du rythme d'activité de l'espèce. C'est le cas en Méditerranée des Mysidacés *Hemimysis speluncola*. Leur cantonnement dans le fond des grottes pendant le jour en essais d'une densité parfois extraordinaire peut être interprété comme la conséquence d'un refoulement par les prédateurs si l'on considère que leur migration nocturne à l'extérieur (Passelaigne et Bourdillon, sous presse a, b) coïncide avec la phase de repos des poissons planctonophages littoraux (Harmelin-Vivien, comm.). La présence exclusive dans les GO et dans les microcavités de la zone littorale d'un lot d'espèces, souvent de très petites dimensions et très vulnérables dans la compétition pour l'espace, est une manifestation de cette fonction refuge. Celle-ci trouve son expression la plus spectaculaire dans la conservation d'espèces reliques, derniers représentants de groupes zoologiques ayant eu une grande importance durant de longues périodes géologiques. La faune vagile des grottes anchielines présente plusieurs exemples de telles formes archaïques, comme les *Remipedia*, classe de Crustacés récemment découverte (Yager, 1981), ou d'autres Crustacés (Vandel, 1964). Dans les GO marines, les exemples ne concernent, dans l'état actuel des connaissances, que la faune sessile. Il s'agit avant tout de Spongiaires (Vacelet, 1976) et, dans une moindre mesure, de Bryozoaires (Harme-

lin, sous presse c) et de Brachiopodes (Jackson et al., 1971; Logan, 1977, 1981). Dans le cas des Spongiaires, les formes cavernicoles archaïques sont remarquablement nombreuses et diversifiées en Méditerranée et surtout en mers tropicales. Elles présentent un point commun, le renforcement du squelette minéral, réalisé soit par soudure de spicules, soit par formation d'un squelette calcaire solide chez diverses Démosponges et Calcarca (parfois regroupées artificiellement dans une classe spéciale, les Sclérosponges ou les Ischyrosponges). Ces Eponges, en particulier les formes « hypercalcifiées », sont des survivantes des principaux constructeurs de récifs du Paléozoïque et d'une partie du Mésozoïque, tels que les Pharetrionides, les Sphinctozoaires, les Stromatopores, et les Chaetétidés. Avant leur découverte dans les grottes (Vacelet, 1964, 1979; Hartman et Goreau, 1970, 1975), ces groupes étaient considérés comme éteints depuis le Crétacé ou même le Jurassique et les deux derniers étaient placés à tort dans les Cnidaires jusqu'à ces dernières années. Les relations sont très étroites avec les formes fossiles pourtant très anciennes (fig. 6). Ainsi, la Sphinctozoaire actuelle, *Vaceletia crypta*, se place dans une famille triasique. Le renforcement du squelette minéral donne à ces Eponges actuellement cavernicoles la possibilité de se fossiliser. On doit envisager que la présence d'un squelette fossilisable accentue, peut-être artificiellement, leur caractère archaïque en mettant en évidence des relations avec les formes fossiles. Néanmoins, il apparaît que ces « fossiles vivants » sont relativement originaux parmi les Spongiaires et présentent, outre leur parenté avec des fossiles, d'autres caractères de formes panchroniques (Vacelet, 1983). Ce sont des espèces appartenant presque toutes à des taxons monotypiques, alors que leurs équivalents fossiles sont très diversifiés; leur stabilité évolutive est confirmée par une biogéographie de type « téthysien » et souvent discontinue.

Comment peut-on expliquer la conservation de ces remarquables « fossiles vivants » dans les GO, alors que leur squelette solide ne semble pas représenter une adaptation particulière à ce biotope ? Il convient d'abord de remarquer que la plupart de ces Eponges archaïques (ainsi d'ailleurs que des Bryozoaires et des Brachiopodes) ne sont pas uniquement cavernicoles au sens strict, mais vivent aussi dans les microcavités et sur les falaises de la marge continentale. Ce dernier milieu est connu pour abriter une forte proportion d'espèces reliques et les GO n'en sont peut-être, à ce point de vue, qu'une annexe. Aux Caraïbes, les Ceratoporellidae communs dans les grottes semblent avoir leur maximum de développement sur les falaises entre 100 et 200 m (Lang et al., 1975), qui sont aussi le biotope privilégié des Lithistidés.

On a proposé, toujours dans le cas des Eponges, l'hypothèse suivante (Vacelet, 1983 et sous presse) : le renforcement du squelette minéral serait un caractère archaïque, très répandu dans l'embranchement lorsque les Eponges étaient les principaux constructeurs de récifs. Lorsqu'elles ont été supplantées dans cette activité constructrice par les Sclérotiniales, à partir du Jurassique, ce type de squelette aurait disparu au profit du squelette en collagène, plus répandu de nos jours. Seules auraient survécu quelques formes à squelette solide, vivant déjà ou ayant pu se réfugier dans les milieux cryptiques et sur les substrats durs bathyaux, où elles ont été à l'abri de la concurrence de compétiteurs plus modernes, tels que les coraux hermatypiques.

CONCLUSIONS

Les grottes sous-marines obscures abritent des peuplements animaux qui présentent l'intérêt d'être un jalon entre la riche faune des milieux ouverts littoraux et la faune anchialine, restreinte à de rares organismes mobiles, véritables troglobies souvent très modifiés par rapport à leurs homologues extérieurs. Dans ces grottes, enclaves du milieu aphotique en zone littorale, la vie dépend entièrement d'apports trophiques d'origine externe, dont l'importance varie avec leur degré d'isolement vis-à-vis de l'extérieur. On est donc amené à expliquer les caractéristiques de leurs peuplements par les conditions d'oligotrophie, qui rendent aussi compte de certains points communs avec l'étage bathyal et les peuplements profonds en général. En entraînant une diminution de l'exubérance des peuplements, un ralentissement de la vie et de certaines formes de compétition, ce déficit trophique peut aussi expliquer que les grottes aient, comme certains peuplements profonds, joué un rôle de refuge vis-à-vis de formes archaïques.

Toutefois, il faut reconnaître que ces notions logiques restent hypothétiques et théoriques. On manque de données précises sur les caractères physiques de l'environnement, sur le renouvellement de l'eau, les effets respectifs de l'obscurité et du confinement, et surtout sur les bilans énergétiques globaux en diverses situations. Les grottes de ce type, facilement accessibles aux observations et à l'expérimentation *in situ* moyennant une élémentaire discipline de plongée, pourraient constituer un modèle pour l'étude de milieux aphotiques en situation d'oligotrophie.

RÉFÉRENCES

- Balduzzi A., Pansini M., Pronzato R., sous presse. Estimation par prélèvements photographiques de la distribution de Spongiaires et Bryozoaires dans une grotte sous-marine du golfe de Naples. *C.I.E.S.M.*, XXIX^e Congrès-Assemblée plénière, Lucerne, 11-19 oct. 1984, abstract of paper.
- Bianchi C.N., sous presse. Structure trophique du peuplement annélien dans quelques grottes sous-marines méditerranéennes. *C.I.E.S.M.*, XXIX^e Congrès-Assemblée plénière, Lucerne, 11-19 oct. 1984, abstract of paper.
- Bibiloni M.A., Gili J.M., 1982. Primera aportación al estudio de las cuevas submarinas de la isla de Mallorca. *Oecol. aquat.*, 6 : 227-234.
- Bibiloni M.A., Gili J.M., Ros J.D., 1984. Les coves submarines de les illes Medes. In : Ros J., Olivella I., Gili J.M. ed., *Els sistemes naturals de les illes Medes*. Institut d'Estudis catalans, 73 : 707-737.
- Blondel J., 1979. Biogéographie et écologie. Paris, Masson : 173 pp.
- Buss L.W., 1980. Competitive intransitivity and size-frequency distributions of interacting populations. *Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 77 : 5355-5359.
- Buss L.W., Jackson J.B.C., 1981. Planktonic food availability and suspension-feeder abundance : evidence of *in situ* depletion. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 49 : 151-161.
- Cinelli F., Fresi E., Mazzella P., Pansini M., Pronzato R., Svoboda A., 1977. Distribution of benthic phyto- and zoocenoses along a light gradient in a superficial marine cave, pp. 173-183, in : Keegan B.F., O'Ceidigh P., Boaden P.J.S., ed., *Biology of benthic organisms* (Proc. 11th european mar. biol. symp. 1976, Galway, Ireland). Pergamon Press : 1-XXXIII, 1-603.
- Clausade M., 1969. Peuplement animal sessile des petits substrats solides récoltés dans trois biocénoses des fonds détritiques des parages de Marseille. *Téthys*, 1 (3) : 719-750.
- Corroy G., Gouvernet C., Chouteau J., Sivriline A., Gilet R., Picard J., 1958. Les résurgences sous-marines de la région de Cassis. La Fontaine de Vaucluse. Résultats scientifiques des explorations de 1955 et 1956. *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, (1131) : 1-36.
- Culver D.C., 1970. Analysis of simple cave communities. I. Cave as islands. *Evolution*, 24 : 463-474.
- Culver D.C., 1971. Cave as archipelagoes. *Bull. nat. speleo. Soc.*, 33 : 97-100.

- Culver D.C., 1982. Cave Life: Evolution and Ecology. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.: 96-133.
- Garrett P., 1969. The geology and biology of large cavities in Bermuda reefs, pp. 77-85, in: Ginsburg R.N., Garrett P., ed., Reports of Research, The 1968 Seminar on organism — sediment interrelationships. *Bermuda biol. Sta. Res. Spec. Publ.* 2: 151 pp.
- Garrett P., Smith D.L., Wilson A.O., Patriquin D., 1971. Physiography, ecology and sediments of two Bermuda patch reefs. *J. Geol.*, 79 (6): 647-668.
- Gleason H.A., 1926. The individualistic concept of plant association. *Bull. Torrey bot. Club*, 53: 7-26.
- Graves G.R., Gotelli N.J., 1983. Neotropical land-bridge avifaunas: new approaches to null hypothesis in biogeography. *Oikos*, 41 (3): 322-333.
- Grime J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.*, 111: 1169-1194.
- Harmelin J.G., 1969. Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise. Faunistique et Ecologie. *Téthys*, 1 (3): 793-806.
- Harmelin J.G., 1976. Le sous-ordre des Tubuliporina (Bryozoaires Cyclostomes) en Méditerranée. Ecologie et Systématique. *Mém. Inst. océanogr.*, Monaco, 10: 1-326.
- Harmelin J.G., 1979. Aperçu de la faune bryozoologique bathyale du détroit Siculo-Tunisien. *Rapp. comm. int. Mer Médit.*, 25/26 (4): 171-172.
- Harmelin J.G., 1980. Etablissement des communautés de substrats durs en milieu obscur. Résultats préliminaires d'une expérience à long terme en Méditerranée. *Mém. Biol. mar. Oceanogr.*, Suppl. 10: 29-52.
- Harmelin J.G., 1983. Etablissement des faciès à Bryozoaires dans les milieux cryptiques méditerranéens. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (3): 259-261.
- Harmelin J.G., sous presse a. Bryozoan dominated assemblages in Mediterranean cryptic environments, in: Bryozoan, Ordovician to Recent.
- Harmelin J.G., sous presse b. Organisation spatiale des communautés sessiles des grottes sous-marines de Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*
- Harmelin J.G., sous presse c. Patterns in the distribution of bryozoans in the Mediterranean marine caves. *Stylogia*.
- Hartman W.D., Goreau T.F., 1970. Jamaican Coral-line Sponges: their morphology, ecology and fossil relatives. *Symp. zool. Soc. London*, 25: 205-243, 1 pl.
- Hartman W.D., Goreau T.F., 1975. A pacific tabulate sponge, living representative of a new Order of Sclerosponges. *Postilla*, Yale Peabody Mus., 167: 1-14.
- Hong J.S., 1980. Etude faunistique d'un fond de concrétionnement de type coralligène soumis à un gradient de pollution en Méditerranée nord-occidentale (Golfe de Fos). Thèse Doct. 3^e cycle Océanol., Univ. Aix-Marseille II: 137 pp. + annexes 1 et 2.
- Jackson J.B.C., 1977. Competition on marine hard substrate: the adaptative significance of solidarity and colonial strategies. *Amer. Nat.*, 111: 743-767.
- Jackson J.B.C., Goreau T.F., Hartman D., 1971. Recent brachiopod-coraline sponge communities and their paleoecological significance. *Science*, 173: 623-625.
- Jaubert J., 1971. Benthos: étude et mesure de l'éclaircissement. Etude et mesure d'un facteur écologique: l'éclaircissement. Réalisation d'un appareil enregistreur. *Téthys*, 3 (2): 205-246.
- Jaubert J., Vasseur P., 1974. Light measurements: duration aspect and the distribution of benthic organisms in an Indian Ocean coral reef, (Tuléar, Madagascar). *Proc. 2nd. int. Coral Reef Symp.* Brisbane, 2: 127-142.
- Bliffe T.M., Wilkens H., Parzefall J., Williams D., 1984. Marine lava cave fauna: composition, biogeography, and origins. *Science*, 225: 309-311.
- Laborel J., 1961. Le concrétionnement algal « coralligène » et son importance géomorphologique en Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, Marseille, 37 (Bull. 23): 37-60.
- Laborel J., Vacelet J., 1958. Etude des peuplements d'une grotte sous-marine du Golfe de Marseille. *Bull. Inst. Océanogr.*, Monaco, 55 (1120): 1-20.
- Laborel J., Vacelet J., 1959. Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, (Sér. D) 248: 2619-2621.
- Lang J.C., Hartman W.D., Land L.S., 1975. Sclerosponges: primary framework constructors on the Jamaican deep fore-reef. *J. mar. Res.* 33 (2): 223-231.
- Laubier L., 1966. Le Coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. océanogr.* Paris, 43 (2): 137-316, 6 pl.
- Ledoyer M., 1965. Note sur la faune vagile des grottes sous-marines obscures. *Comm. int. Explor. sci. Méditerranée*, 18 (2): 121-124.

- Ledoyer M., 1966. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. I. Introduction. Données analytiques sur les biotopes de substrat dur. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 56 (Bull. 40) : 103-149.
- Logan A., 1977. Reef-dwelling articulate brachiopods from Grand Cayman, B.W.I.; *Proc. 3rd. int. Coral Reef Symp.*, Miami, 1 : 87-93.
- Logan A., 1981. Sessile invertebrate coelobite communities from shallow reef tunnels, Grand Cayman, B.W.I., *Proc. 4th. int. Coral Reef Symp.*, Manila, 1 : 205-213.
- Logan A., Mathers S.M., Thomas M.L.H., 1984. Sessile invertebrate coelobite communities from reefs of Bermuda : species composition and distribution. *Coral Reefs*, 2 (4) : 205-213.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton, Princeton Univ. Press : 203 pp.
- MacIntyre I.G., Rützler K., Norris J.N., Fauchald K., 1982. A submarine cave near Columbus Cay, Belize : a bizarre cryptic habitat, pp. 127-141, in : Rützler K., MacIntyre I.G., ed., the Atlantic barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. 1 : Structure and Communities, *Smiths. Contrib. mar. Sci.*, 12 : 539 pp.
- Macquart-Moulin C., Passelaigue F., 1982. Mouvements nyctéméraux de *Hemimysis speluncola* Ledoyer, espèce cavernicole, et de *Leptomysis lingvura* G.O. Sars, espèce non cavernicole (Crustacea, Mysidacea). *Téthys*, 10 (3) : 221-228.
- Macquart-Moulin C., Patriti G., 1966. Remarques sur la biologie d'*Hemimysis speluncola* Ledoyer, Mysidacé sciaphile des grottes sous-marines obscures de la région de Marseille. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 56 (Bull. 40) : 253-258.
- Monteiro-Marques V., 1981. Peuplements des planchers envasés de trois grottes sous-marines de la région de Marseille. Etude préliminaire. *Téthys*, 10 (1) : 89-96.
- Osman R.W., 1978. The influence of seasonality and stability on the species equilibrium. *Ecology*, 59 (2) : 383-399.
- Ott J.A., Svoboda A., 1976. Sea caves as model systems for energy flow studies in primary hard bottom communities. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 40 : 478-485.
- Pansini M., Pronzato R., 1982. Distribuzione ed ecologia dei Poriferi nella grotta di Mitigliano (Penisola Sorrentina). *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, Suppl., 50 : 287-293.
- Passelaigue F., Bourdillon A., sous presse a. Thermographie de l'écosystème de quelques grottes sous-marines obscures. *C.I.E.S.M.*, XXIX^e Congrès-Assemblée plénière, Lucerne, 11-19 oct. 1984, abstract of paper.
- Passelaigue F., Bourdillon A., sous presse b. Ecophysiology of the cavernicolous Mysid *Hemimysis speluncola*. *Stygologia*.
- Passelaigue F., Bourdillon A., sous presse c. Les migrations nyctémérales du Mysidacé cavernicole *Hemimysis speluncola* Ledoyer. *C.I.E.S.M.*; XXIX^e Congrès-Assemblée plénière, Lucerne, 11-19 oct. 1984, abstract of paper.
- Péres J.M., 1967. The mediterranean benthos. *Oceanogr. mar. Biol., Annu. Rev.*, 5 : 449-533.
- Péres J.M., Picard J., 1949. Notes sommaires sur le peuplement des grottes sous-marines de la région de Marseille. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 227 : 42-45.
- Péres J.M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, 47 (Bull. 31) : 5-137.
- Pianka E.R., 1970. On r- and K- selection. *Amer. Nat.*, 104 (940) : 592-597.
- Pouliquen L., 1969. Remarques sur la présence d'éponges de l'étage bathyal dans les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *C.R. Acad. Sci., Paris, (Sér. D)* 268 : 1324-1326.
- Pouliquen L., 1972. Les Spongiaires des grottes sous-marines de la région de Marseille : écologie et systématique. *Téthys*, 3 (4), 1971 : 717-758.
- Racovitza E.G., 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Biospéologica*. I. *Arch. Zool. exp. gén.* (4) 6 : 371-488.
- Reiswig H.M., 1971. Particle feeding in natural populations of three marine Demosponges. *Biol. Bull.*, 141 : 568-591.
- Reiswig H.M., 1981. Particulate organic carbon of bottom boundary and submarine cavern waters of tropical corals reefs. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 5 : 129-133.
- Riedl H.M., 1966. Biologie der Meereshöhlen. Hamburg und Berlin, Verlag Paul Parey : 636 pp.
- Riedl H.M., Forstner H., 1968. Wasserbewegung im Mikrobereich des Benthos. *Sarsia*, 34 : 163-188.
- Rützler K., 1965. Systematik und Ökologie des Poriferen aus Litoral-Schattengebieten der Nordadria. *Z. morph. Ökol. Tiere*, 55 : 1-82.
- Schoener A., Schoener T.W., 1981. The dynamics of the species-area relation in marine fouling systems : I. biological correlates of changes in the species area slope. *Amer. Nat.*, 118 (3) : 339-360.
- Sket B., 1981. Fauna of anchialine (coastal) cave waters, its origin and importance. *Proc. 8th int. Congr. Speleol.*, U.S.A. : 645-647.

- Soest R.W.M. Van, Sass D.B., 1981. Marine Sponges from an island cave on San Salvador island, Bahamas. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 51 (2) : 332-344.
- Vacelet J., 1964. Etude monographique de l'Eponge calcaire Pharétronide de Méditerranée, *Petrobiona massiliana* Vacelet et Lévi. Les Pharétronides actuelles et fossiles. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 50 (Bull. 34) : 1-125.
- Vacelet J., 1967. Descriptions d'Eponges Pharétronides actuelles des tunnels obscurs sous-récifaux de Tuléar (Madagascar). *Ibid.* Fasc. hors sér., Suppl. 6 : 37-62.
- Vacelet J., 1969. Eponges de la Roche du Large et de l'Etage bathyal de Méditerranée. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (Sér. A) 49 (2) : 1-75.
- Vacelet J., 1976. Les Spongiaires des grottes sous-marines obscures de la Méditerranée et des régions tropicales. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 4
- Vacelet J., 1979. La place des Spongiaires dans les systèmes trophiques marins. In : Lévi C., Boury-Esnault N., ed., *Biologie des Spongiaires. Colloq. int. C.N.R.S.*, 291 : 259-270.
- Vacelet J., 1980. Squelette calcaire facultatif et corps de régénération dans le genre *Merlia*, éponges apparentées aux Chaetétidés fossiles. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, (Sér. D) 290 : 227-230.
- Vacelet J., 1981. Eponges hypercalcifiées (« Pharétronides », « Sclérosponges ») des cavités des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (sér. 4) 3 (2) : 313-351.
- Vacelet J., 1983. Les Eponges hypercalcifiées, reliques des organismes constructeurs de récifs du Paléozoïque et du Mésozoïque. *Bull. Soc. zool. France*, 108 (4) : 547-557.
- Vacelet J., sous presse. Coralline sponges and the evolution of Porifera. In : Conway S. et al., ed., *The origins and relationships of lower Invertebrates*. Oxford Univ. Press.
- Vandel A., 1964. *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Paris, Gauthier-Villars : 619 pp.
- Vasseur P., 1964. Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrats durs dans les récifs de Tuléar (Madagascar). *Rec. trav. Sta. mar. Endoume*, Fasc. hors sér., Suppl. 2 : 1-77.
- Vasseur P., 1974. The overhangs, tunnels and dark reef galleries of Tuléar (Madagascar) and their sessile invertebrate communities. *Proc. 2nd. int. Coral Reef Symp.*, Brisbane, 2 : 143-159.
- Vasseur P., 1977. Cryptic sessile communities in various coral formations on reef flats in the Tuléar vicinity (Madagascar). *Proc. 3rd. int. Coral Reef Symp.*, Miami, 1 : 95-100.
- Vasseur P., 1981. Recherches sur les peuplements sciaphiles des récifs coralliens de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). Thèse Doctorat Etat Sci., Univ. Aix-Marseille II : 348 pp. + Annexe (332 pp.).
- Vasseur P., 1984. Les peuplements sessiles sciaphiles des récifs coralliens de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Oceanis*, Paris, 10 (1) : 51-83.
- Weinberg S., 1975. Ecologie des Octocoralliaires communs de substrat dur dans la région de Banyuls-sur-Mer. Essai d'une méthode. *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 45 (1) : 50-70.
- Wright D.H., 1983. Species-energy theory : an extension of species-area theory. *Oikos*, 41 (3) : 496-506.
- Yager J., 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *J. crust. Biol.*, 1 (3) : 328-333.
- Zibrowius H., 1971. Remarques sur la faune sessile des grottes sous-marines et de l'étage bathyal en Méditerranée. *Rapp. Comm. int. mer Médit.*, 20 (3) : 243-245.
- Zibrowius H., 1976. Les Sclétractinières des grottes sous-marines en Méditerranée et dans l'Atlantique nord-oriental (Portugal, Madère, Canaries, Açores). *Publ. Staz. zool. Napoli*, 40 : 516-545.
- Zibrowius H., 1980. Les Sclétractinières de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mém. Inst. océanogr.*, Monaco, 11 : 284 p., 107 pl.

Reçu le 4 janvier 1985
 Accepté le 18 avril 1985