



SECRETARIAT DE LA FAUNE ET DE LA FLORE



LES BIOCÉNOSES MARINES ET LITTORALES DE MÉDITERRANÉE, SYNTHÈSE, MENACES ET PERSPECTIVES

D. BELLAN-SANTINI J.-C. LACAZE C. POIZAT



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

PARIS, 1994



LES BIOCÉNOSES MARINES ET LITTORALES DE MÉDITERRANÉE
SYNTHÈSE, MENACES ET PERSPECTIVES



Edité par le SECRETARIAT DE LA FAUNE ET DE LA FLORE

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Service scientifique national associé par convention permanente au

MINISTERE DE L'ENVIRONNEMENT

CETTE PUBLICATION CONSTITUE LE VOLUME 19 DE LA
COLLECTION PATRIMOINES NATURELS,
Série Patrimoine écologique.

Directeur du Secrétariat de la Faune et de la Flore, responsable des publications :
Hervé MAURIN

Coordination technique : D. Bellan-Santini, P. Keith, J.-Cl. Dauvin

Saisie du texte et mise en page : G. Procida
Maquettisme et PAO : L. Dauvin, P. Keith et H. Maurin

Photo de couverture : Coralligène à grandes gorgones Paramuricea (Ph. J. G. Harmelin)

Les figures 10 et 11 (ainsi que les médaillons placés en fin de texte) sont reproduites
avec l'aimable autorisation de l'Institut d'Estudis Catalans
et tirées de l'ouvrage "Els sistemes de illes Lledes" (Ros, Olivella, Gili, 1984).

Copyright © 1994 by Secrétariat de la Faune et de la Flore
Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier - 75231 PARIS CEDEX 05

ISSN 1158 - 4203- X
ISBN 2 - 86 515 - 091 -7

Dépot légal 1994 - XII

SOMMAIRE

LES BIOCÉNOSES MARINES ET LITTORALES DES CÔTES FRANCAISES DE MÉDITERRANÉE : SYNTHÈSE, MENACES ET PERSPECTIVES

Editeurs scientifiques : D. BELLAN-SANTINI, J. C. LACAZE, C. POIZAT

PREFACE : J. M. PÉRÈS, <i>Membre de l'Institut</i>	p. 5
AVANT PROPOS : H. MAURIN, P. KEITH.....	p. 7
INTRODUCTION	p. 9
I. LES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES LITTORAUX ET MARINS : FONDEMENTS CONCEPTUELS POUR UNE GESTION INTÉGRÉE : P. BLANDIN, G. BELLAN	p. 10
II. LES CONDITIONS GÉNÉRALES EN MER MÉDITERRANÉE : D. BELLAN -SANTINI, C. POIZAT.....	p. 20
1. Particularités topographiques.....	p. 20
2. Particularités hydrologiques.....	p. 20
3. Particularités historiques.....	p. 24
4. Particularités biologiques et écologiques	p. 24
5. Menaces particulières sur les écosystèmes méditerranéens	p. 25
LES BIOCÉNOSES PLANCTONIQUES	p. 27
I. GÉNÉRALITÉS : M. TRAVERS	p. 28
II. LE PHYTOPLANCTON : M. TRAVERS.....	p. 30
1. Phytoplancton et autres microphytes.....	p. 30
2. Problèmes liés aux méthodes d'étude.....	p. 30
3. Comparaisons d'inventaires.....	p. 32
4. Influence des pollutions et autres atteintes à l'environnement marin	p. 32
5. Eutrophie et dystrophie	p. 33
6. "Eaux colorées".....	p. 34
7. Effets d'autres perturbations	p. 36
III. LE ZOOPLANCTON : J. GOY	p. 39
A. Les méthodes d'étude du milieu pélagique	p. 39
1. Les prélèvements ponctuels	p. 39
2. Les prélèvements en continu	p. 40
3. Les méthodes d'avenir.....	p. 40
4. Les méthodes indirectes	p. 40
B. La vie pélagique en Méditerranée	p. 41
C. Les types d'accumulation du plancton	p. 42

Edité en Décembre 1994

LES BIOCÉNOSES BENTHIQUES : coordonnateurs D. BELLAN-SANTINI, C. POIZAT	p. 47
I. DÉFINITION DES PRINCIPAUX CONCEPTS UTILISÉS D. BELLAN-SANTINI	p. 48
1. Etagement, limite du domaine marin et terrestre.....	p. 48
2. Paysage.....	p. 49
3. Dénaturation des biocénoses.....	p. 49
II. SUBSTRATS MEUBLES : D. BELLAN-SANTINI, L. BIGOT, M. BOURCIER, H. MASSÉ, J. PICARD, C. POIZAT, M. L. ROMAN	p. 52
A. Caractéristiques principales des substrats meubles : M. BOURCIER, H. MASSÉ, C. POIZAT	p. 51
1. Etages Supralittoral et Médiolittoral.....	p. 51
2. Etage Infralittoral.....	p. 52
3. Etage Circalittoral.....	p. 52
4. Etages Bathyal et Abyssal.....	p. 53
B. Action de la sédimentation sur les organismes : M. BOURCIER, H. MASSÉ, C. POIZAT	p. 53
C. Particularités faunistiques (macrofaune, méiofaune) : H. MASSÉ, C. POIZAT	p. 55
1. Macrofaune.....	p. 55
2. Méiofaune, faune interstitielle.....	p. 56
D. Biocénoses benthiques de substrat meuble basées sur la macrofaune	p. 56
1. Biocénose Adlittorale : L. BIGOT, J. PICARD, M. L. ROMAN.....	p. 56
2. Biocénose Supralittorale : L. BIGOT, J. PICARD, M. L. ROMAN.....	p. 57
3. Biocénoses Médiolittorales : D. BELLAN-SANTINI.....	p. 59
4. Biocénoses Infralittorales : H. MASSÉ.....	p. 59
5. Biocénose Infralittorale et Circalittorale : M. BOURCIER.....	p. 62
6. Biocénoses Circalittorales : M. BOURCIER.....	p. 62
7. Biocénoses Bathyale et Abyssale : D. BELLAN-SANTINI.....	p. 64
E. Méiofaune. Faune interstitielle : C. POIZAT	p. 66
F. Les différentes activités menaçant les biocénoses et leurs effets	p. 68
1. Menaces sur les biocénoses : D. BELLAN-SANTINI.....	p. 68
2. Effets sur les biocénoses.....	p. 69
2. 1. La biocénose Adlittorale : L. BIGOT, J. PICARD, M. L. ROMAN.....	p. 69
2. 2. La biocénose Supralittorale : L. BIGOT, J. PICARD, M. L. ROMAN.....	p. 69
2. 3. L'ensemble des biocénoses Supralittorale et Adlittorale : L. BIGOT, J. PICARD, M. L. ROMAN.....	p. 69
2. 4. Les biocénoses Médiolittorales : D. BELLAN-SANTINI.....	p. 70
2. 5. Les biocénoses Infralittorales : H. MASSÉ.....	p. 70
2. 6. Les biocénoses Circalittorales : M. BOURCIER.....	p. 72
2. 7. Les biocénoses Bathyales et Abyssales : D. BELLAN-SANTINI.....	p. 74
2. 8. La faune interstitielle et le meiobenthos : C. POIZAT.....	p. 75
III. SUBSTRATS DURS : D. BELLAN-SANTINI	p. 77
A. Caractéristiques des substrats durs	p. 77
B. Facteurs abiotiques dominants	p. 78
C. Caractéristiques des peuplements	p. 78
D. Biocénoses et associations	p. 79
1. Supralittoral.....	p. 79
2. Médiolittoral.....	p. 79
3. Infralittoral.....	p. 82

4. Circalittoral.....	p. 83
5. Bathyal.....	p. 84
E. Menaces sur les biocénoses de substrat dur	p. 85
F. Effets sur les biocénoses	p. 86
1. Biocénose de la roche supralittorale.....	p. 86
2. Biocénose de la roche médiolittorale.....	p. 86
3. Biocénose Infralittorale.....	p. 87
4. Biocénose Circalittorale.....	p. 87
5. Biocénose des coraux profonds.....	p. 87
IV. BIOCÉNOSES REMARQUABLES	p. 88
A. Les bioconcrétionnements marins littoraux : J. LABOREL, C-F. BOUDOURESQUE, F. LABOREL-DEGUEN	p. 88
1. Notion de bioconstruction.....	p. 88
2. Différents types de bioconstructions littorales.....	p. 89
3. Protection des concrétionnements littoraux.....	p. 96
4. Menaces sur les concrétionnements littoraux.....	p. 96
5. Mesures de protection.....	p. 97
B. Les herbiers à phanérogames marines : C-F BOUDOURESQUE, A. MEINESZ, M. LEDOYER, P. VITIELLO	p. 98
1. L'herbier à Posidonia oceanica.....	p. 99
2. L'herbier à Cymodocea nodosa.....	p. 114
3. L'herbier à Zostera marina.....	p. 117
C. Les peuplements des substrats durs circalittoraux : J. G. HARMELIN	p. 118
1. Le coralligène.....	p. 119
2. Les grottes sous-marines.....	p. 121
3. Menaces.....	p. 125
4. Mesures préconisées.....	p. 126
V. UNE NOUVELLE MENACE POUR LES BIOCÉNOSES LITTORALES DE MÉDITERRANÉE, L'EXPANSION DE L'ALGUE INTRODITE CAULERPA TAXIFOLIA : C-F BOUDOURESQUE, A. MEINESZ	p. 127
A. Répartition géographique et cinétique d'expansion	p. 127
B. Ecologie et phénologie	p. 128
C. Impacts sur les communautés et les espèces indigènes	p. 130
D. Conclusion	p. 132
VI. LES BIOCÉNOSES DU DOMAINE PARALIQUE : O. GUELORGET, J. P. PERTHUISOT	p. 133
A. Les différentes aires paraliques du littoral méditerranéen	p. 133
B. L'organisation biologique du domaine paralique	p. 135
C. Les menaces sur les écosystèmes paraliques méditerranéens	p. 138
1. L'évolution naturelle des écosystèmes paraliques.....	p. 139
2. Les agressions et les menaces à l'encontre des écosystèmes paraliques.....	p. 139
3. Conclusions.....	p. 145

LES PHYTOCÉNOSES PHANÉROGAMIQUES DU LITTORAL MÉDITERRANÉEN FRANÇAIS, FACTEURS ET DEGRÉS DE MENACE DE DISPARITION : R. LOISEL..... p. 147

A. LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES	p. 148
B. CARACTÉRISTIQUES MORPHO-PHYSIOLOGIQUES DES VÉGÉTAUX LITTORAUX TERRESTRES	p. 150
C. LES PHYTOCÉNOSES	p. 151
D. CONCLUSION	p. 159

LA CONSERVATION DES ÉCOSYSTEMES CÔTIERS ET MARINS MÉDITERRANÉENS : F. RAMADE, N. VICENTE..... p. 161

A. LES CAUSES DE DÉGRADATION DES BIOCÉNOSES MARINES ET LITTORALES MÉDITERRANÉENNES.....	p. 163
1. La pression démographique	p. 163
2. L'urbanisation.....	p. 163
3. L'industrialisation	p. 165
4. Conséquences de la pollution des eaux côtières et marines.....	p. 167
B. PLANIFICATION ÉCOLOGIQUE DU MILIEU LITTORAL MÉDITERRANÉEN	p. 168
C. L'ÉTAT DE LA CONSERVATION DES BIOCÉNOSES CÔTIÈRES ET MARINES MÉDITERRANÉENNES.....	p. 170
D. INVENTAIRE ET BILAN DES AIRES MÉDITERRANÉENNES PROTÉGÉES	p. 171
E. PROPOSITIONS POUR AMÉLIORER LA CONSERVATION DES BIOCÉNOSES CÔTIÈRES ET MARINES MÉDITERRANÉENNES.....	p. 177
1. Création de nouvelles zones protégées.....	p. 177
2. Amélioration de la gestion des parcs nationaux et réserves analogues littorales.....	p. 177
F. CONCLUSION.....	p. 177

LE BILAN : J. C. LACAZE..... p. 179

A. LES PRINCIPAUX TYPES DE DÉGRADATION DU MILIEU CÔTIER MÉDITERRANÉEN.....	p. 180
1. Causes directes.....	p. 181
2. Causes indirectes	p. 185
B. CONCLUSION	p. 190

BIBLIOGRAPHIE..... p. 193

GLOSSAIRE..... p. 237

Liste et adresse des auteurs..... p. 243

ANNEXE..... p. 246

PRÉFACE

par Jean-Marie PÉRÈS
Membre de l'Institut

Après deux lectures très approfondies de l'imposant manuscrit consacré aux Biocénoses Marines et Littorales des côtes françaises de la Méditerranée co-signé par vingt-sept auteurs, j'estime qu'il est tout à fait remarquable.

A priori, on pourrait s'étonner de voir paraître un ouvrage aussi fondamental à partir de l'étude d'une portion infime des systèmes biologiques littoraux et marins de notre planète. En fait, je considère que ce livre arrive à point nommé pour faire réfléchir le lecteur - écologiste ou décideur - sur l'état actuel du patrimoine naturel vivant dans ces milieux. Ce patrimoine est constitué par des systèmes écologiques dont l'organisation et le fonctionnement assurent le maintien des espèces. De ce point de vue, le littoral a une importance particulière, essentiellement parce qu'il est le plus accessible à l'homme, mais aussi, hélas, par les dégradations qu'il y peut commettre.

Le choix de la Méditerranée pour analyser un tel type d'écosystème est justifié par son extrême richesse spécifique et relève de quatre facteurs : - son statut de mer semi-fermée, à plateau continental étroit et sans marées appréciables ; - son bilan hydrologique négatif ; - son peuplement actuel où prédominent des espèces atlantiques, mais avec un pourcentage élevé d'espèces endémiques (en partie issues de reliques de la Téthys) ou d'espèces qui ont été véhiculées par le trafic maritime ; - sa faible productivité apparente.

Le titre même choisi par les éditeurs pour ce livre, les obligeait à tenir compte aussi bien du domaine pélagique que du domaine benthique.

Les espèces planctoniques sont incapables de résister aux mouvements des eaux qui les portent et à leur dynamique, de sorte qu'elles ne peuvent y développer une structure très organisée. Néanmoins, on y observe, parfois, des changements du peuplement pélagique d'un site, par exemple, la disparition de certaines espèces, parfois remplacées par d'autres. Ces changements correspondent à des modifications de la dynamique hydrologique, notamment en fonction des saisons, mais aussi à plus long terme. Ainsi peut-on admettre qu'un nombre non négligeable des espèces pélagiques montre des poussées d'abondance tous les 5-6 ans, 10-12 ans, 30-35 ans et à l'échelle du siècle (et parfois davantage).

Les difficultés que les scientifiques avaient éprouvées en tentant de cerner les modifications spatio-temporelles au sein de la vie pélagique ne pouvaient que les inciter à se tourner vers la vie benthique et tout spécialement en ce qui concerne le patrimoine vivant dans les aires littorales, lesquelles lui étaient les plus accessibles. Ce patrimoine tel que les auteurs l'ont interprété n'est pas seulement un ensemble d'espèces sélectionnées sur des critères divers, mais sur des systèmes écologiques à renouvellement, d'autant plus que ceux-ci ont une diversité élevée, notamment en Méditerranée, se traduisant par des différences de fonctionnement et du degré de pérennité d'une population d'une espèce donnée, laquelle est beaucoup plus brève en Méditerranée qu'en Atlantique.

La partie de ce volume consacrée aux biocénoses benthiques est le type même du "massacre" d'un écosystème par l'homme sur une trentaine de kilomètres en direction de l'ouest à partir du Golfe de Marseille et en y incluant l'Étang de Berre. L'homme y exécuta une véritable "marche à la Mer" à partir de 1945 au cours de laquelle se développèrent de nombreuses activités industrielles assez focalisées sur le traitement des hydrocarbures, et plus tard des aciéries et bien d'autres activités secondaires.

Bien entendu il fallait loger tous ces gens, d'où sur le territoire de plusieurs communes, une urbanisation intense, allant des cités ouvrières jusqu'aux villas fleuries des cadres.

Face à cette démographie galopante des populations humaines dont 50% s'entassaient sur la côte, celle-ci devenait de plus en plus polluée par des rejets liquides d'eaux usées domestiques auxquelles s'ajoutaient ceux d'origines industrielles. Par ailleurs, il ne faut pas oublier les rejets solides obtenus par dragage, par exemple ceux consistant à lutter contre l'envasement des ports, d'où des rejets à la mer de vases fines qui sont très préjudiciables à la vie marine des eaux côtières. D'autres fois, il s'agit de rejets solides, par exemple lors de la construction d'un port de plaisance bien abrité, avec des blocs de roche.

La dénaturation des biocénoses découle de trois causes principales : - l'altération des habitats ; - les pollutions de toutes sortes ; - la surexploitation des ressources marines qui a débouché sur un effondrement de la pêche côtière, parce qu'elle est devenue outrancière car utilisant des méthodes et des engins trop performants. En plus l'homme s'attaque même aux caractéristiques topographiques du milieu par empiètement sur le domaine maritime : rectification du rivage pour édifier une route côtière, édification de digues, aménagements de nouveaux ports de plaisance etc,...au grand dam des fonds occupés par l'étage infralittoral.

Espérons encore qu'il ne soit pas trop tard.

8 décembre 1993

AVANT PROPOS

Les biocénoses marines de Méditerranée, éléments fragiles du patrimoine naturel français

— O —

Le milieu marin, que ce soit le domaine pélagique ou le domaine benthique, subit des agressions permanentes, pernicieuses ou violentes. Il est essentiel de réaffirmer sans cesse aux pouvoirs publics et décideurs l'urgence de sa conservation. La réalisation et la diffusion d'ouvrages d'évaluation et de sensibilisation constitue, pour le Secrétariat de la Faune et de la Flore (SFF) du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), un moyen d'action dans ce domaine. C'est ainsi qu'après un premier livre rouge sur les Vertébrés terrestres (de Beaufort *et al.*, 1983), le SFF publiait en 1987 un livre rouge des espèces marines et littorales (de Beaufort *et al.*, 1987). Un panorama des espèces, ou groupes d'espèces, les plus menacés chez les vertébrés, invertébrés et la flore y était présenté, soit sous forme de fiches descriptives, soit sous forme de synthèses. Plus récemment, le MNHN a co-édité avec les éditions Nathan un "Inventaire de la faune de France" (Duquet et Maurin (dir), 1992) et avec le WWF-France un "Inventaire de la faune menacée en France" (Maurin et Keith (dir), 1994) qui abordent également la faune marine. Le second ouvrage reprend, en les mettant à jour sous une forme vulgarisée, tous les livres rouges publiés antérieurement par le SFF.

Mais l'approche par espèce, développée dans ces divers travaux, est assez peu adaptée au milieu marin, même si elle a l'avantage de focaliser l'attention des gestionnaires et administrations de l'environnement sur la nécessité de conserver, et parfois même de protéger de façon stricte, tel ou tel taxon dont les populations sont particulièrement menacées. En milieu marin, les systèmes biologiques sont en effet complexes et le plus souvent interdépendants les uns des autres. De ce fait, leur conservation doit, encore plus qu'en milieu terrestre, être envisagée selon une approche biocénétique voire écosystémique.

Ce constat a fait naître l'idée d'un ouvrage faisant le bilan des connaissances, mais aussi des menaces et des mesures à prendre pour la conservation de la biodiversité marine. L'ambition première était de réaliser un travail couvrant l'ensemble des côtes françaises. Cette ambition a dû être réduite, compte-tenu de sa trop forte spécificité, au littoral méditerranéen. Le bilan présenté ici ne concerne donc que la Mer Méditerranée, ce qui représente déjà un effort de synthèse important et original.

Ses concepteurs l'ont voulu d'un abord aisé par les non-spécialistes. Il se compose de textes de synthèse rédigés par grand type de système :

- les biocénoses planctoniques ;
- les biocénoses benthiques ;
- les phytocénoses phanérogamiques du littoral.

Les textes sont complétés par un chapitre sur la conservation des écosystèmes côtiers et marin. Un glossaire des termes spécialisés termine l'ouvrage.

Un projet équivalent a vu le jour en 1994 pour les côtes de l'Océan Atlantique, de la Manche et de la Mer du Nord. Il est placé sous la direction scientifique de Jean-Claude Dauvin (MNHN), qui assure également la coordination du groupe de pilotage de l'Inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique en milieu marin, ou inventaire "ZNIEFF-Mer" (Dauvin *et al.*, 1993 et 1994). Ce travail correspond à une extension du grand inventaire ZNIEFF national, conçu et piloté par le SFF pour le compte du Ministère de l'Environnement entre 1982 et 1990 (Maurin *et al.*, 1990), et entré en 1994 dans une phase de deuxième génération pour le milieu terrestre. "ZNIEFF-Mer", constituant donc la branche marine de ce programme, a pour objectif d'identifier et de localiser les biocénoses marines les plus remarquables en France, en s'appuyant en particulier sur l'expérience des régions Provence-Alpes-Côte-d'Azur et Corse dans le domaine. Le présent ouvrage constitue une aide précieuse pour les spécialistes qui mettront en oeuvre cet inventaire.

La communauté scientifique, représentée par la trentaine de spécialistes du milieu marin qui a accepté de donner de son temps pour cette oeuvre bénévole, doit être chaleureusement remerciée, car sans elle l'ouvrage ne se serait pas fait. Il faut plus spécialement exprimer notre gratitude aux trois éditeurs scientifiques Denise Bellan-Santini, Jean-Claude Lacaze et Claude Poizat, dont la ténacité a permis l'achèvement de l'entreprise. Cette participation de nombreux chercheurs de renom a un travail commun, traduit bien l'inquiétude et les préoccupations qui animent actuellement la communauté scientifique sur ces questions. C'est le message du Professeur Jean-Marie Pérès, membre de l'institut dans la préface qu'il a accepté de signer en début d'ouvrage. Puissent "LES BIOCÉNOSES MARINES ET LITTORALES DE MÉDITERRANÉE, SYNTHÈSE, MENACES ET PERSPECTIVES" apporter aux pouvoirs publics et aux gestionnaires de l'environnement des réponses aux questions qu'ils se posent, ainsi que des éléments utiles pour les prises de décision qui s'imposent d'urgence.

Hervé MAURIN et Philippe KEITH
Secrétariat de la Faune et de la Flore du
Muséum National d'histoire Naturelle

INTRODUCTION

Cette pression démographique engendre de nombreuses nuisances qui vont de l'accumulation et du rejet des déchets (en 1977 les rejets liquides étaient de $430 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ an}^{-1}$ dont 1 % fortement concentrés puisque correspondant aux égouts urbains et industriels ; l'ensemble de ces rejets représente 1 % du renouvellement annuel de la Méditerranée) à l'utilisation intensive directe du littoral, à l'urbanisation et à l'empiètement sur le domaine maritime (15,3 % des surfaces comprises entre 0 et 10 m de la zone comprise entre Menton et le Rhône (MEINESZ *et al.*, 1991) sont irréversiblement détruits par 193 ouvrages).

- b. Les conséquences indirectes dues à la pression démographique et nécessaires à sa survie : telles que le développement industriel, l'augmentation du transport et de l'utilisation des matières dangereuses, l'accroissement de l'effort de pêche.



LES BIOCÉNOSES PLANCTONIQUES

1. GÉNÉRALITÉS : Marc TRAVERS

La notion de biocénose, originellement définie en milieu benthique, est souvent plus difficile à appliquer dans les écosystèmes pélagiques, surtout en mer. En effet le plancton, par définition, est incapable de résister aux mouvements du milieu qui le porte, de telle sorte que les organismes dont il est composé ne peuvent guère maintenir une structure très organisée, comme celle d'une véritable biocénose. Certes les masses d'eau où vit le plancton peuvent théoriquement convoier la structure dans sa globalité, mais ces masses se mélangent plus ou moins avec les eaux adjacentes et leurs propriétés physiques et chimiques se modifient peu à peu au cours des déplacements.

Il convient aussi de remarquer qu'en réalité il existe pour de nombreux planctontes une certaine mobilité propre par rapport au milieu vecteur et que la frontière entre plancton et necton est non seulement arbitraire mais variable en fonction de l'intensité des courants. Il y a donc en milieu pélagique un véritable gradient de passivité des organismes qui s'oppose également à la permanence d'une organisation biocénotique.

L'autonomie de déplacement est particulièrement réduite pour les organismes unicellulaires du phytoplancton et du zooplancton et n'y concerne guère que les phyto - ou zoo - flagellés et les ciliés. En milieu naturel leurs mouvements relatifs sont probablement restreints à quelques mètres de migrations verticales, le plus souvent en relation avec l'alternance des jours et des nuits.

Par conséquent, alors que le concept de biocénose *stricto sensu* demeure applicable au plancton de petites étendues d'eaux douces ou saumâtres (milieux lenticules), il l'est moins dans les eaux courantes (milieux lotiques) ou dans la plupart des écosystèmes marins, surtout au niveau de la couche euphotique, le seul densément habité par le phytoplancton, et celui où le milieu présente la plus grande variabilité spatio-temporelle. Pour le plancton, il est donc généralement plus adéquat de considérer des communautés ou des assemblages, que des biocénoses véritables où les interactions entre espèces sont plus stables et probablement plus diverses et plus importantes.

Plutôt que de s'attacher aux menaces de disparition de biocénoses, on pourra rechercher les modifications intervenues ou susceptibles d'intervenir dans la composition des peuplements, soit par disparition, au moins locale, de certaines espèces, éventuellement remplacées par d'autres, soit par des changements significatifs de l'abondance relative des espèces, qu'il s'agisse de la régression de certaines, ou au contraire du développement massif, et parfois nuisible, d'autres espèces.

L'étude de la totalité d'une biocénose ou d'une communauté, même lorsqu'elle est très stable et structurée, est très difficilement réalisable (et donc rarement réalisée) en raison de la grande diversité taxinomique et dimensionnelle des êtres vivants qui la constituent. En effet une telle diversité exige à la fois le recours à des systématiciens aux spécialités complémentaires, et à différentes techniques d'étude, aussi bien au stade de la récolte des échantillons qu'à celui des identifications et dénombrements.

On est donc souvent contraint de se limiter à l'étude de fractions de biocénoses, c'est à dire de mérocénoses, qui sont des taxicénoses quand la partition se fonde sur des critères taxinomiques. La première coupure dans une biocénose sépare généralement la phytocénose et la zoocénose, autrement dit la partie végétale et la partie animale, respectivement. C'est ce qui sera fait ici pour le plancton puisqu'on envisagera séparément, pour des raisons pratiques, le phytoplancton et le zooplancton.



II. LE PHYTOPLANCTON : Marc TRAVERS

1. Phytoplancton et autres microphytes :

On entendra ici par microphytes les végétaux microscopiques normalement phototrophes, car chlorophylliens, l'adverbe "normalement" faisant allusion à l'existence de nombreuses espèces de microphytes qui sont en réalité mixotrophes, c'est à dire habituellement photoautotrophes mais capables de recourir à l'hétérotrophie (osmotrophe) en cas de nécessité. D'autres espèces, souvent rangées aussi parmi les microphytes en raison de divers critères taxinomiques, sont pourtant constamment dépourvues de pigments assimilateurs, à l'encontre d'autres membres de la même classe, du même ordre, voire du même genre. C'est notamment le cas de nombreuses Dinophycées (ou Dinoflagellés) et Euglénophycées (ou Eugléniens).

Les microphytes, également appelés microalgues (autre terme commode mais désormais sans réelle valeur taxinomique), sont presque tous unicellulaires mais peuvent constituer assez souvent des colonies. Quelques-uns vivent en endosymbiontes chez diverses espèces pélagiques ou benthiques, en particulier chez de nombreux protozoaires et chez les madréporaires qui construisent les récifs coralliens, mais on ne considèrera ici que les formes libres.

Celles-ci constituent le phytoplancton et le microphytobenthos. Par nature elles ne peuvent vivre durablement que dans la couche euphotique, c'est à dire dans les eaux où leur parvient assez de lumière pour qu'elles puissent compenser par la photosynthèse leurs dépenses métaboliques. Cette couche euphotique est utilisable par le phytoplancton dans la totalité des océans et des mers, tandis que la proportion des fonds marins situés dans cette couche est très faible, sans doute de l'ordre de 2 % seulement. Le microphytobenthos y est d'ailleurs souvent fortement concurrencé par des peuplements denses de macroalgues ou de phanérogames, qui n'ont pas de véritable équivalent dans le pélagos.

Aussi, le microphytobenthos marin est-il beaucoup moins abondant que le phytoplancton, et surtout considérablement moins productif : on peut estimer grossièrement qu'à l'échelle de l'océan mondial la production phytoplanctonique est environ 100 fois supérieure à celle du microphytobenthos. Il convient cependant de ne pas négliger ce dernier car cette énorme disproportion s'atténue beaucoup au voisinage des côtes. En outre, on verra que les microphytes benthiques, par leur situation très côtière et leur mobilité faible ou nulle, peuvent être plus menacés que le phytoplancton par les perturbations anthropiques.

Au plan taxinomique, une dizaine de classes de microalgues sont bien représentées dans le phytoplancton, alors que le microphytobenthos, sensiblement moins étudié, il est vrai, semble essentiellement constitué de Diatomées, dont les espèces y sont toutefois beaucoup plus nombreuses que dans le phytoplancton.

2. Problèmes liés aux méthodes d'étude :

Il est difficile de réunir actuellement des données réellement significatives sur l'évolution des peuplements de microphytes marins. En effet pour pouvoir constater la disparition ou seulement la régression sensible et significative de

certaines espèces, il est nécessaire de disposer d'inventaires précis et de recensements quantitativement valables à des dates suffisamment espacées. Or de telles données n'existent guère, même si la situation diffère grandement d'un groupe de microphytes à un autre.

En ce qui concerne diverses classes d'organismes dépourvus d'éléments squelettiques résistants, que ces organismes soient d'ailleurs végétaux, procaryotes ou animaux, on ne dispose souvent encore que d'embryons d'inventaires taxinomiques : c'est par exemple le cas des bactéries "classiques", pourtant si diverses et si importantes, des Cyanobactéries (ou Cyanophycées), des Phycomycètes, Myxomycètes, Labyrinthulales, Ascomycètes et autres champignons marins, et de diverses algues unicellulaires : notamment Cryptophycées, Chrysophycées, Xanthophycées, Euglénophycées, Prasinophycées et Chlorophycées. Parmi les Prymnésiophycées (ou Haptophycées) seuls les Coccolithophorides sont relativement bien connus. De même chez les Dinophycées (ou Dinoflagellés) seules les formes pourvues d'une cuirasse épaisse et résistante sont vraiment bien étudiées. Les microphytes les mieux connus sont sans doute les Diatomées (ou Bacillariophycées, ou Bacillariales), que ce soit dans le benthos ou dans le plancton. Dans le domaine du microphytobenthos (unicellulaire) on ne connaît d'ailleurs que très peu de choses en dehors des Diatomées et des Cyanophycées.

Il n'est probablement pas inutile de remarquer qu'on rencontre une situation assez comparable à l'égard des protozoaires marins, dont l'étude n'est avancée que chez les groupes pourvus d'un squelette résistant, comme les Foraminifères, la plupart des actinopodes et les ciliés Tintinnides. En revanche on ne sait presque rien sur les zooflagellés et les ciliés nus, bien que ces deux ensembles soient à l'heure actuelle considérés comme les plus importants sur le plan écologique.

Pourquoi de tels retards, et en l'occurrence de tels handicaps, par comparaison avec les macrophytes, les vertébrés ou certains groupes du macrozoobenthos ? Essentiellement pour des causes liées aux méthodes d'étude.

Les microphytes sont de très petits organismes, de quelques μm à quelques dizaines de μm en général, certains ayant même une taille inférieure à 1 μm . Ces petites dimensions rendent évidemment l'observation difficile et les identifications délicates, d'autant plus qu'elles limitent sévèrement le nombre des caractères morphologiques ou cytologiques discernables et susceptibles d'être pris en compte. La taille réduite des microphytes a aussi des répercussions sur les méthodes de récolte, de tri, de concentration, et donc sur la quantification des densités de populations. Ainsi par exemple l'usage généralisé du filet fin pour la récolte du micro et du nanoplancton a-t-il longtemps conduit à des estimations très erronées.

La plupart des microphytes sont également très fragiles, ils supportent mal la fixation et se conservent mal. C'est sans doute la raison primordiale du retard de nos connaissances sur toutes les formes dépourvues de squelette minéral résistant.

Les difficultés mêmes des travaux d'étude de la majorité des microphytes ont généralement conduit les chercheurs à délaisser les groupes les plus difficiles. C'est encore le cas à l'heure actuelle en France et pratiquement dans le monde entier. En ce qui concerne la France il faut ajouter l'effet du discrédit marqué qui s'attache depuis quelque temps aux travaux de systématique, allant jusqu'à

interrompre dans leur développement des recherches fructueuses consacrées à des groupes importants mais fort mal connus.

Si l'on considère des groupes étudiés depuis plus longtemps, il est *a priori* envisageable de tenter des comparaisons d'inventaires ou de dénombrements effectués en un même lieu à des années ou décennies de distance. Mais les données quantitatives sont très peu fiables en raison des difficultés de récolte déjà signalées et des problèmes d'échantillonnage, dont on commence à peine de se préoccuper sérieusement. En effet la répartition spatio-temporelle des microphytes est telle, et ce à différentes échelles, que la stratégie d'échantillonnage doit être très élaborée. On en est encore aux balbutiements dans ce domaine.

3. Comparaisons d'inventaires :

En pratique les Diatomées et les Dinoflagellés "cuirassés", groupes assez bien étudiés depuis longtemps dans certaines régions, sont les seuls qui permettent vraiment de telles comparaisons d'inventaires. Si l'on tient compte de l'évolution de la systématique, des différences de techniques utilisées selon les époques, et si l'on ne prend pas en considération certains milieux portuaires ou très côtiers extrêmement modifiés par les activités humaines, on ne peut affirmer avec certitude qu'il y ait eu des changements importants dans les inventaires du phytoplancton marin, que ce soit devant Monaco (PAVILLARD, 1934 ; 1936 ; 1937 ; LÉGER, 1964), dans le Golfe de Marseille (GOURRET, 1883 ; DEVÈZE, 1959 ; TRAVERS et TRAVERS, 1962 ; TRAVERS, 1973 ; 1975 ; KIM, 1980 ; de SOUZA-LIMA, 1989) ou près de Banyuls-sur-mer (DANGEARD, 1932 ; MANGUIN, 1956 ; JACQUES, 1969 ; DESCOLAS-GROS, 1978).

Bien entendu de telles comparaisons de listes demeurent très grossières et ne peuvent donner qu'une sorte d'impression générale, qui est en l'occurrence celle d'une stabilité temporelle à notre échelle de temps. Toute autre constatation exigerait une étude plus approfondie. Par exemple, peut-être cite-t-on plus rarement qu'autrefois des Dinoflagellés d'affinités tropicales appartenant notamment aux genres *Amphisolenia*, *Ceratocorys* et *Ceratium*. Mais n'est-ce pas simplement le résultat de l'évolution des méthodes de récolte ?

4. Influence des pollutions et autres atteintes à l'environnement marin :

S'il paraît difficile de faire état de disparitions, avec un degré de probabilité suffisant, en revanche on peut constater localement (et/ou momentanément ?) des variations notables de la composition des peuplements et établir l'influence, qu'elle soit nocive ou non, de certaines atteintes à l'environnement, sur le développement des microphytes marins : excédents de fertilisants utilisés en milieu rural et emportés par le ruissellement, rejets des émissaires urbains et industriels, pollution thermique, accidents de transport d'hydrocarbures ...

En effet, les modifications de plus en plus importantes imposées par l'homme au milieu marin naturel, dans tous ses biotopes mais d'une façon plus marquée dans les zones les plus côtières, ne peuvent manquer de retentir sur les peuplements de microphytes qui l'habitent.

A cet égard, il faut d'abord préciser que les peuplements benthiques peuvent être les plus affectés durablement par les perturbations du milieu. En effet les substrats et leurs occupants microphytes sont peu ou pas mobiles et par conséquent ceux-ci séjournent longuement en milieu pollué sans pouvoir le quitter. En outre il existe au niveau des fonds, surtout meubles, d'importants phénomènes d'accumulation ou même de "piégeage" des polluants (métaux lourds, pesticides, hydrocarbures...), phénomènes qui affectent beaucoup moins les eaux libres, du moins en mer ouverte.

C'est ainsi qu'à la suite des échouages de pétroliers (Torrey Canyon, Amoco Cadiz,...) le phytoplancton du milieu naturel, pourtant si sensible à ce type de pollution, semble peu inhibé, parfois même favorisé, pour certaines espèces et à quelque distance ou faible concentration (AMINOT et KÉROUEL, 1978 ; MORALES-LOO, 1988 ; et *in* CURDS, 1982) tandis que le peuplement de microphytobenthos est d'abord complètement détruit avant de se reconstituer plus ou moins vite, mais avec une composition taxinomique différente (*e. g.* PLANTE-CUNY *et al.*, 1981 ; RINCÉ *et al.*, 1981 ; LE CAMPION-ALSUMARD *et al.*, 1984) L'influence possible de tels accidents sur le développement d'eaux "colorées" à noctiluques, parfois évoquée, semble cependant peu probable (*e. g.* GRALL et LE FÈVRE, 1967 ; LE FÈVRE, 1979).

5. Eutrophie et dystrophie :

Quelle que soit leur nature, toutes les pollutions sont globalement nuisibles pour les microphytes lorsqu'elles sont assez intenses pour que les valeurs des facteurs écologiques sortent des intervalles de tolérance. On le constate régulièrement dans les expériences d'écotoxicologie, avec des métaux lourds, des produits pétroliers, des organochlorés, des éléments radioactifs, des échauffements, des dessalures, ... et en mer on observe aussi régulièrement la disparition de toutes ou presque toutes les espèces au voisinage même des sources de fortes perturbations ou des émissaires chargés en polluants d'origine industrielle ou urbaine.

Mais au fur et à mesure qu'on s'en éloigne, ou si le niveau de pollution diminue, on retrouve des peuplements souvent un peu différents de ceux qu'on observe en milieu non perturbé, mais souvent aussi avec une biomasse et une production plus élevées que dans les conditions naturelles, tandis qu'au contraire la diversité spécifique diminue (ARFI et LEVEAU, 1980 ; 1983 ; ARFI *et al.*, 1982 ; CALMET *et al.*, 1983).

On a affaire dans ce cas à une eutrophisation globale du milieu, faisant passer celui-ci de conditions plus ou moins oligotrophes (c'est à dire pauvres en éléments nutritifs et d'une façon générale peu propices à un développement massif des peuplements) à des conditions eutrophes (favorables à un tel développement) par suite d'un enrichissement essentiellement dû à des apports de nitrates et de matières organiques diverses. Ainsi les effluents anthropiques sont-ils souvent une bonne source des principaux éléments limitant la photosynthèse, N et P notamment, et aussi de facteurs de croissance ou d'agents chélateurs indispensables. Il peut en résulter un accroissement notable de la production primaire par rapport aux zones plus oligotrophes, souvent accompagné par une perturbation des cycles annuels habituels (BLANC et LEVEAU, 1970a ; BENON *et al.*, 1977 ; MIHNEA *et al.*, 1981 ; CURDS, 1982 ; KIM et TRAVERS, 1984 ; PAGOU, 1985).

Cependant, dans les zones fortement polluées, l'eutrophie véritable laisse place à la dystrophie, c'est-à-dire à un enrichissement déséquilibré du milieu. L'exemple le plus répandu ou le plus connu concerne le rapport N/P, entre azote et phosphore inorganiques, rapport dont la valeur est normalement voisine de 15 (en rapport molaire ; 7 en rapport pondéral) mais peut s'en écarter considérablement, en fonction des apports azotés et phosphorés des effluents industriels, urbains et agricoles. Le plus souvent la valeur de N/P diminue de façon plus ou moins marquée (jusqu'à moins de 1 !) en raison des excès de phosphates de toutes origines.

Cette dystrophie n'entraîne pas nécessairement une chute de la production globale des microphytes, mais toujours une diminution de la diversité spécifique et des modifications de la composition taxinomique des peuplements. En effet, les espèces les plus sténoèces (*i. e.* les plus touchées par les perturbations du milieu) voient leurs populations régresser ou disparaître tandis que les plus tolérantes en profitent pour proliférer à leurs dépens. D'une façon générale, on constate que dans le plancton, les Dinophycées et Cyanophycées supportent mieux que les Diatomées les effets de la pollution urbaine. Celle-ci semble cependant très bien tolérée sur nos côtes méditerranéennes par une Diatomée comme *Skeletonema costatum*, et plutôt bien supportée par *Asterionella japonica*, par certaines espèces de *Nitzschia* (*N. closterium*, *N. "delicatissima"*, *N. "seriata"*), de *Chaetoceros* (notamment *C. curvisetus*, *C. simplex* var. *calcitrans*),... La pollution organique, la diminution marquée de la valeur de N/P (et sans doute la dessalure qui les accompagne) sont parfois responsables de la multiplication anormale de petites Chlorophycées, de Prasinophycées, de Prymnésiophycées (comme *Pheocystis pouchetii*), et d'Euglénophycées (notamment des espèces appartenant aux genres *Eutreptia*, *Euglena*, *Astasia*). Mais ce sont surtout les Dinophycées qui, en mer, voient le plus souvent leur développement favorisé par les pollutions, en particulier des espèces du genre *Prorocentrum*, comme *P. micans* et *P. minimum* (*e. g.* BLANC et LEVEAU, 1970a ; 1970b ; STIRN, 1973 ; BLANC *et al.*, 1975 ; BENON *et al.*, 1977 ; KINNE et BULNHEIM, 1980 ; CURDS, 1982 ; DELMAS *et al.*, 1983 ; IGNATIADIS et PAGOU, 1985 ; MIHNEA, 1985 ; REVELANTE et GILMARTIN, 1985 ; LANCELOT *et al.*, 1987).

6. "Eaux colorées"

Dans certaines conditions, et avec une fréquence plus élevée pendant la saison chaude, on assiste au phénomène des "eaux rouges", ou "marée rouge", ou plus exactement des "eaux colorées" car la couleur est variable. Ce changement de couleur des eaux superficielles marines concerne surtout des eaux superficielles côtières, et est le plus fréquent dans les ports, les baies semi-fermées, les lagunes ou les estuaires. L'existence de pollutions locales n'est ni suffisante, ni nécessaire à l'apparition des eaux colorées, mais il est certain qu'elle les favorise, directement ou non, en particulier s'il s'agit de pollutions domestiques, quand le milieu récepteur est stable et a subi un réchauffement important et régulier pendant plusieurs semaines, du fait d'un fort ensoleillement tombant sur des eaux calmes. L'abaissement de salinité souvent constaté en même temps n'est sans doute qu'un phénomène d'accompagnement, sans rôle essentiel mais simplement favorisant à plusieurs titres : en effet, il s'accompagne souvent d'un apport de nutrilités et

substances de croissance, il accentue la stabilité verticale et peut optimiser les conditions de développement de diverses espèces (Dinoflagellés notamment).

Enfin la concentration massive des organismes peut être fortement accrue par des facteurs dynamiques (vents de mer, convergences, fronts, spirales de Langmuir...) qui ne jouent pas de rôle dans la reproduction des organismes (JACQUES et SOURNIA, 1978 ; LASSUS *et al.*, 1980, 1988 ; LE FÈVRE, 1986 ; PARTENSKY et SOURNIA, 1986 ; PÉRÈS *et al.*, 1986 ; MARGALEF, 1989 ; PÉRÈS, 1989).

Les proliférations massives de microphytes planctoniques ou tychopélagiques sur nos côtes méditerranéennes peuvent être dues à des Diatomées lorsqu'elles résultent d'un simple enrichissement en nutrilités dans des conditions favorables de lumière et de stabilité. De telles proliférations, favorisées par des conditions eutrophes, mais non dystrophes, ne ressortent pas vraiment du phénomène des eaux colorées.

Curieusement, il semble qu'on n'ait pas signalé, sur les côtes méditerranéennes françaises de véritables "eaux rouges" dues à des cyanobactéries filamenteuses du genre *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*), soit au curieux cilié *Mesodinium rubrum* (= *Cyclotrichium meunieri*) qui est fonctionnellement photo-autotrophe puisqu'il abrite des symbiontes chlorophylliens apparemment incomplets.

En revanche on a parfois observé des proliférations de la Raphidophycée (ou Chloromonadine) *Chattonella subsalsa* (TRÉGOUBOFF, 1962 ; PINCEMIN, 1969b) et de la chlorophycée *Nannochloris* sp. (LASSUS, 1983)

Mais les principaux responsables des eaux colorées sur les côtes méditerranéennes françaises sont avant tout des Dinoflagellés (= Dinophycées = Péridiniens). On a notamment signalé :

- des espèces de *Prorocentrum*, comme *P. micans* et *P. minimum* qui se multiplient plus fréquemment dans le Golfe du Lion depuis 1986 (*e. g.* BELIN et BERTHOMMÉ, 1988 ; BELIN *et al.*, 1989) ;
- quelques espèces de *Dinophysis*, telles *D. lenticula* (BALECH, 1977 ; JACQUES et SOURNIA, 1978) et surtout *D. acuminata*, toutefois beaucoup moins abondante jusqu'à présent que sur les côtes atlantiques, où elle est responsable, depuis quelques années, de gastro-entérites aiguës, avec vomissements et diarrhées, chez les consommateurs de Mollusques (LASSUS *et al.*, 1985 ; 1988 ; MARCAILLOU-LE BAUT et LASSUS, 1986) ;
- *Gonyaulax polyedra* (PINCEMIN, 1969a) ;
- *Cochlodinium* sp. (PINCEMIN, 1969b) ;
- *Protoperidinium ovatum* (BALECH, 1977 ; JACQUES et SOURNIA, 1978) ;
- enfin *Noctiluca scintillans* (= *N. miliaris*), gros Dinoflagellé phagotrophe, dépourvu de pigments assimilateurs, et dont les populations ne peuvent donc se multiplier qu'après un développement phytoplanctonique important capable de les nourrir, développement

favorisé par des apports de nitrates dus à la pollution tellurique (GRALL et LE FÈVRE, 1967 ; PÉRÈS *et al.*, 1986 ; BELIN et BERTHOMÉ, 1988).

La plupart de ces espèces ne synthétisent apparemment pas de toxines en quantités notables mais peuvent néanmoins entraîner la mort d'autres organismes marins, leurs consommateurs ou concurrents, soit par des effets mécaniques d'obstruction, soit surtout par une asphyxie due à la surconsommation d'oxygène dissous, directe ou indirecte (respiration ou dégradation de la matière organique dissoute et particulaire produite par les organismes responsables de ces eaux colorées).

Mais il existe aussi parmi les espèces citées des producteurs de toxines : D.S.P. (Diarrhetic Shellfish Poison) chez *Dinophysis acuminata*, et même P.S.P. (Paralytic Shellfish Poison) chez *Alexandrium minutum*, heureusement fort peu répandu jusqu'à présent sur les côtes françaises et non signalé sur nos côtes méditerranéennes, bien que l'espèce ait été décrite de Méditerranée.

On peut se demander si l'apparente recrudescence, depuis une douzaine d'années, des signalements d'eaux colorées, d'empoisonnements ou de mortalités consécutives d'animaux marins, correspond bien à une forte intensification de ces phénomènes ou si c'est, au moins en partie, le résultat d'une surveillance beaucoup plus efficace et d'une meilleure diffusion de l'information à ce sujet.

Quoi qu'il en soit, on est maintenant certain que les rejets de polluants organiques, urbains surtout, peuvent favoriser le développement des eaux colorées, en particulier par des péridiniens, organismes qui exigent un milieu plus complexe que la plupart des autres microphytes. La pollution agirait alors non seulement par ses apports d'azote ou de phosphore assimilable mais aussi par sa richesse en facteurs de croissance, tels que la vitamine B12, la thiamine, la biotine (soit déjà présentes dans la matière organique dissoute, soit à même d'être produites par l'abondante microflore bactérienne de ces eaux), en phytohormones comme les auxines ou gibbérellines, en acides humiques et fulviques, ou autres molécules à pouvoirs complexants (TRÉGOUBOFF, 1962 ; ROUNSEFELL et NELSON, 1966 ; GRALL et LE FÈVRE, 1967 ; PINCEMIN, 1969a, 1969b ; LOPEZ et ARTÉ, 1971 ; GRALL, 1976 ; TAYLOR et SELIGER, 1979 ; LASSUS *et al.*, 1980 ; 1985 ; 1988 ; CURDS, 1982 ; ANDERSON *et al.*, 1985 ; MARCAILLOU-LE BAUT et LASSUS, 1986 ; PAULMIER et JOLY, 1985 ; BIRRIEN *et al.*, 1986 ; LASSUS, 1986 ; PARTENSKY et SOURNIA, 1986 ; PARTENSKY *et al.*, 1988 ; PÉRÈS *et al.*, 1986 ; BELIN *et al.*, 1989).

7. Effets d'autres perturbations :

L'utilisation de l'eau de mer pour refroidir certaines installations des centrales électriques en particulier, a un effet surtout nocif sur les microphytes. En effet, les variations thermiques, les chocs mécaniques, et la chloration (ou l'emploi de tout autre biocide) réduisent généralement l'abondance des organismes qui passent dans les circuits de refroidissement, retentissent sur leur physiologie, leur morphologie et leur cytologie, ou agissent défavorablement sur ceux qui vivent

dans le milieu récepteur proche des rejets (BOURGADE, 1977 ; 1981 ; et références in KERAMBRUN, 1983).

Toutefois il s'agit encore ici d'effets différentiels qui changent aussi la composition des peuplements. Par exemple, les Diatomées décroissent en proportion tandis qu'augmente la part des Dinoflagellés, favorisant éventuellement l'apparition d'eaux colorées. De manière plus générale, les successions écologiques peuvent être sensiblement modifiées. Ces influences des activités humaines sont encore très localisées mais méritent une attention vigilante, d'autant plus qu'aux effets immédiats s'ajoutent des conséquences différées, dont l'étude est plus difficile (*e.g.* ANONYME, 1981 ; CURDS, 1982 ; KERAMBRUN, 1983).

Plus importants sans doute par leur échelle sont les effets des aménagements côtiers qui, par des apports massifs de matériel particulaire de toutes dimensions réduisent l'étendue des peuplements autotrophes benthiques, à la fois par le haut, en réduisant les surfaces immergées, et par le bas, en accroissant la turbidité, ce qui relève le niveau de compensation photique (limite inférieure de la production primaire nette). Bien entendu, cette réduction de la transparence des eaux affecte tout autant la production phytoplanctonique. Logiquement, la composition des peuplements de microphytes doit être touchée également, des espèces sciaphiles remplaçant dans le bas de la couche euphotique les espèces plus photophiles qui ne peuvent plus s'y maintenir.

On a vu plus haut que la pollution pétrolière, incontestablement nuisible aux microphytes lorsqu'elle est forte, stimulerait la croissance de certaines espèces, à faible dose, entraînant ainsi des changements plus ou moins notables de la composition de ces peuplements. Ces effets semblent toutefois très localisés ou très faibles à l'heure actuelle sur nos côtes méditerranéennes.

Il faut enfin mentionner une perturbation très particulière qui a un retentissement considérable sur certains peuplements de microphytes. Il s'agit du détournement vers l'étang de Berre, depuis 1966, de la plus grande partie des eaux de la Durance. Ainsi, partant de 30 à 35,00 ‰ la salinité de l'étang s'est abaissée considérablement puisqu'elle devient fréquemment inférieure à 3,00 ‰ dans presque tout l'étang. Toutefois, d'une part il peut subsister au sud de l'étang des zones nettement plus salées près des fonds, d'autre part la salinité peut remonter à plus de 15,00 ‰ voire même 30,00 ‰ localement, lorsqu'en été le déversement des eaux de la Durance est très réduit ou complètement interrompu.

La composition spécifique des microphytes a évidemment subi, et peut encore subir en cours d'année, des changements tout à fait considérables. Les peuplements marins, essentiellement à base de Diatomées, ont laissé place ordinairement à des espèces fortement halotolérantes mais plutôt à tendance dulçaquicole. Dans le phytoplancton, les Diatomées sont maintenant le plus souvent dominées par diverses Chlorophycées et Cyanophycées d'eau douce, parfois aussi par des Cryptophycées, également dulçaquicoles. En été cependant, l'étang de Berre peut être envahi provisoirement par des espèces marines tolérantes. De façon plus ou moins atténuée, on retrouve des conséquences de ce détournement de la Durance dans le canal de Caronte et le golfe de Fos (*e.g.* BLANC et LEVEAU, 1970a ; KIM et TRAVERS, 1984, 1985 ; TRAVERS et KIM, 1988a, 1988b ; FOLACK *et al.*, 1989).

En conclusion, on peut donc affirmer nettement que les pollutions de toutes natures, et autres perturbations du milieu marin, affectent les peuplements de microphytes. Leur densité et leur productivité peuvent être diminuées ou augmentées. Leur diversité spécifique est presque toujours réduite. La composition spécifique peut être profondément modifiée, de façon variable selon la nature et l'intensité des agents perturbateurs.



III . LE ZOOPLANCTON : *Jacqueline GOY*

Il se pose un problème quand il s'agit d'exposer le cas des espèces pélagiques menacées par un environnement dégradé ou pollué. L'état de nos connaissances sur la vie pélagique n'est pas si avancé pour nous permettre de dresser une liste analogue à celle des espèces benthiques et la définition même du plancton fait que - se déplaçant plus ou moins librement dans l'eau comme l'écrit HENSEN dès 1887 - il peut s'éloigner (surtout les plus grandes formes) et donc échapper à toute tentative d'étude des zones polluées.

Ainsi cette notion de changement entre un état normal et des états anormaux traduisant l'effet de la "menace" est prématurée. La normalité d'un écosystème pélagique est loin d'être décrite dans toutes ses composantes zooplanctoniques, c'est-à-dire que la simple énumération exhaustive de toutes les espèces définissant une communauté pélagique n'existe pas.

Il ne s'agit donc pas ici de décrire d'abord un état normal et des états anormaux mais plutôt de tenter de montrer ce que l'on sait des variations ou des fluctuations qui affectent l'écosystème pélagique.

La notion de pollution et d'espèces menacées est relativement bien établie pour le benthos. Il en va tout autrement pour les animaux pélagiques, et tout particulièrement pour le zooplancton et le necton, qui se déplacent librement et évitent les eaux les plus dangereuses. Il n'y a pas d'exemples de maquereaux ou de harengs- poissons pélagiques - flottant le ventre en l'air en pleine mer comme on le voit pour les poissons de rivières polluées.

Une autre difficulté est justement l'absence d'inventaires, de point zéro, avant toute pollution, sauf peut-être dans les archives des stations zoologiques de Naples et de Villefranche-sur-mer, ce qui reste bien entendu limité géographiquement par rapport à l'étendue du domaine océanique envisagé. En outre, rares sont les laboratoires marins poursuivant cet effort d'observations sur un point côtier de référence.

Ainsi une première constatation s'impose : notre ignorance en matière d'écosystème pélagique par rapport aux 75 % que représentent les océans à la surface de la planète Terre et les tout derniers engins de récolte ne sont que de dérisoires filets à papillons devant une telle immensité.

Cette disproportion entre les prélèvements et le milieu à observer ne doit jamais être oubliée pour comprendre la prudence dans l'exposé des hypothèses et des résultats.

A) Les méthodes d'études du milieu pélagique

1. Les prélèvements ponctuels :

Les zoologistes ont d'abord écrit de remarquables monographies reprises par TRÉGOUBOFF et ROSE (1957) dans leur irremplaçable Manuel de Planctonologie méditerranéenne. Puis les relations des organismes entre eux ont été envisagées, relations trophiques le long de la chaîne alimentaire : phytoplancton - herbivores - carnivores ; la position des copépodes dans ce réseau, à la fois prédateurs et proies, en a privilégié l'étude.

Dans ce type de travaux, les prélèvements sont faits avec de classiques filets à plancton et la nécessité d'une standardisation a vite été ressentie pour comparer les résultats, d'où l'ouvrage de méthodologie édité par l'UNESCO (1968). Cela montre bien l'importance de la méthode d'échantillonnage et des dispositifs fixés au filet pour calculer le volume d'eau filtré en fonction de la vitesse du bateau, dispositifs inventés dès les premières études par HENSEN (1887). Les recommandations de l'UNESCO fixent arbitrairement les pêches à une profondeur standard et reproductible : pêches verticales de 200-0m avec un filet WP2 de vide de maille de 200 microns.

La disproportion entre ce filtre et le volume de l'océan n'échappe à personne. Néanmoins c'est en multipliant de telles pêches soit en un point fixe, soit par un quadrillage serré dans une aire précise que les premières théories sur l'écosystème pélagique ont pu être élaborées.

2. Les prélèvements en continu :

Le Plankton Recorder de Hardy utilisé en mer du Nord depuis 1925 et le "Tube Hai", tiré à 5-6 noeuds, muni d'une pompe pour le plancton et de sondes multi-paramètres ont permis de mettre en évidence l'un, les cycles de RUSSELL (CUSHING et DICKSON, 1976) et l'autre, le rôle du Front Liguro-provençal dans l'eutrophisation de la mer Ligure par l'étude de la répartition des divers stades de copépodes (BOUCHER, 1984).

Plus sophistiqué est le filet à nappes (BIONESS) qui échantillonne plusieurs couches d'eau successivement par un système d'ouverture et de fermeture des nappes.

3 - Les méthodes d'avenir :

Grâce au scaphandre et aux sous-marins de recherche les organismes sont observés *in situ*, en particulier pour étudier leur "ambit" ou espace vital, leurs comportements : nage chasse... Des comptages à travers un cadre en suivant un parcours défini, indiquent les densités et les capacités des organismes à se grouper en essaims (LAVAL *et al.*, 1989).

Toutes ces méthodes de prélèvements nécessitent un tri des échantillons pour avoir la composition du plancton récolté.

4 - Les méthodes indirectes :

Pour se libérer des contraintes du tri, les planctonologistes ont détourné certaines méthodes pour les appliquer à leurs problèmes.

Le lancement des satellites a fait bénéficier toute la communauté océanographique de données en temps réel sur l'ensemble des océans : les concentrations de chlorophylle ont été visualisées en fonction des structures thermiques. Comme la concentration du zooplancton est tributaire en partie de cette concentration de phytoplancton, il est possible d'en déduire les zones les plus riches, en général la rive orientale des grands océans.

Un autre type d'engin voit désormais une application : le sondeur multi-fréquences, par exemple à 120 kHz, il détecte les couches d'Euphausiacés ou d'autres

organismes en concentration suffisante pour transmettre un écho : poissons pélagiques Myctophidés, méduses. Etalonné par vision directe en sous-marin et par des pêches au filet à nappes, le sondeur peut apporter des renseignements sur les déplacements rapides des organismes en fonction de paramètres sélectionnés (lumière, température, salinité...) et ceci d'une manière continue. Il est ainsi possible de suivre la couche diffusante profonde (la DSL des auteurs anglais : Deep Scattering Layer) de sa formation à sa dispersion pendant la nuit et sa composition spécifique au moins pour le macroplancton (LAVAL et BAUSSANT, 1990).

Actuellement, une nouvelle méthode de caméra immergée associée à un analyseur d'images semble une technique pleine d'avenir (GORSKY *et al.*, 1992).

Les mesures indirectes, sans reconnaissance d'espèces concernent le volume total sédimenté du plancton récolté par les méthodes standard donc comparables, ou encore le poids sec obtenu après filtration et séchage à l'étuve, les analyses biochimiques : protides, glucides, lipides, enzymes par exemple l'aspartate transcarbamylase dont le taux témoigne indistinctement des capacités de croissance des populations. Considérées dès leur utilisation comme la panacée, elles ont vite révélé leurs limites : tous les herbivores digèrent avec une amylase et tous les carnivores avec une protéase et les dosages de ces enzymes n'apportent aucune précision spécifique. Néanmoins, on a pu cartographier le réseau trophique lié à des structures hydrologiques comme par exemple celles engendrées par les upwellings.

Actuellement, les dosages de la composition élémentaire en carbone, azote, hydrogène font apparaître une nouvelle classification des organismes pélagiques : méduses, siphonophores, salpes, appendiculaires se distinguent par une teneur très faible en C et N par rapport aux autres animaux du zooplancton constituant souvent leurs proies (GORSKY *et al.*, 1988, MATSAKIS, 1990). Ces herbivores (salpes et appendiculaires) et ces carnivores (méduses et siphonophores) sont ainsi des "pompes à carbone" dont l'étude donnera sans doute des résultats importants pour l'analyse des flux de carbone au niveau de leurs aires d'accumulation.

Par des élevages, la réponse biologique des organismes aux changements du milieu a été suivie, en particulier, dans l'expérience CEPEX (Controlled Ecosystem Pollution and Population Experiments) le poids des populations sur la biocénose tant au point de vue prédation que recyclages des sels nutritifs ou effets des polluants a été apprécié (DAVIS, 1982).

Actuellement, l'exploitation de toutes ces données a permis de construire par modélisation des simulations de la structure et du fonctionnement de l'écosystème pélagique dans toute sa complexité (ANDERSEN *et al.*, 1987) et par la suite il sera peut-être possible d'en apprécier le dysfonctionnement et de l'analyser en fonction des fluctuations des différents paramètres.

B) La vie pélagique en Méditerranée

Les changements dans la structure des communautés et des écosystèmes pélagiques sont encore mal expliqués. Pour évaluer l'impact de la pollution sur le plancton il faut éliminer toute autre cause et en particulier les variables saisonnières, annuelles ou à plus long terme et celles provenant des structures

hydrologiques locales. La mer Ligure semble bien appropriée pour cela car c'est une zone bien connue et étudiée depuis longtemps sous tous ces aspects.

Comme dans tous les autres milieux, la vie en pleine eau se manifeste par des relations trophiques : végétaux, herbivores et carnivores s'y retrouvent avec les mêmes contraintes que sur terre : végétaux tributaires de la lumière, du CO₂ et de O₂ mais aussi des sels nutritifs. Le phytoplancton se rencontre où la lumière pénètre en quantité suffisante dans la couche photosynthétique ou euphotique, par opposition aux couches oligotrophiques et aphotiques sous-jacente.

Les herbivores sont en général des copépodes brouteurs, des salpes et des appendiculaires. Les carnivores sont représentés par des organismes gélatineux : méduses, cténaïres, siphonophores, chaetognathes et aussi des crustacés et de très petits poissons pélagiques Myctophidés (*Maurolicus*, *Paralepis*, *Argyropelecus*).

C) Les types d'accumulations du plancton :

Les concentrations d'organismes peuvent avoir un caractère normal. Elles doivent être reconnues pour ne pas être imputées à des variations inhabituelles du milieu. En particulier les rythmes biologiques des organismes provoquent des accumulations :

- rythme journalier des migrations verticales nyctémérales formant une couche plus ou moins profonde et plus ou moins épaisse, la DSL ou couche diffusante profonde actuellement bien étudiée au sondeur multi-fréquences et en sous-marin de recherche. Les organismes responsables sont certaines méduses dont *Solmissus albescens*, les pyrosomes, les euphausiacés et certains poissons pélagiques. Une particularité de cette couche est d'être "floue" en hiver lors de l'homothermie mais très marquée en été par accumulation des organismes sous la thermocline qui fonctionne comme une véritable barrière biologique (MILLS et GOY, 1988 ; GOY, 1987). A ce type de concentration, on peut ajouter celui du benthoplancton composé essentiellement de crustacés vivant le jour à la sub-surface du sédiment et la nuit dans la couche ultra-superficielle.
- rythme saisonnier dû à une activité biologique en particulier la reproduction : on constate alors la reproductibilité des pics d'abondance toutes les années et la plupart des grands laboratoires marins peuvent ainsi traduire l'année marine en "calendrier planctonique" avec une richesse d'espèces d'autant plus grande que les paramètres du milieu fluctuent le plus.

Le méroplancton, ou plancton temporaire, est en partie tributaire des organismes qui vivent sur le fond, son apparition dans le plancton est passagère. De nombreuses larves de crustacés (nauplius), de mollusques (véligères), d'annélides (trochophores), de bryozoaires (pilidium), d'échinodermes (pluteus) apparaissent massivement après la ponte. Il peut s'agir aussi de la phase sexuée du cycle de vie : la plupart des méduses d'hydrides ont une présence limitée, parfois explosive dans le cas d'hydrides à bourgeonnement intense : *Obelia*, *Clytia* ou dans le cas de méduses bourgeonnantes : *Eucheilota paradoxa*. La distinction entre plancton

néritique et océanique fait apparaître une forte proportion de méroplancton dans la frange côtière et parfois cette ségrégation se fait sur une faible étendue : 20 fois plus de larves planctoniques dans le fond de la rade de Villefranche-sur-mer qu'à son ouverture sur le large (SENTZ, 1963).

Dans l'ouvrage sur les espèces marines et littorales menacées en France (1987), 15 sur 10 000 invertébrés sont en régression (voir tableau 5, p. 19). Si certains d'entre eux ont une larve pélagique (planule de *Corallium*, pluteus de *Paracentrotus*...) on ne connaît rien de leur vie en pleine eau. Le cas des oursins est significatif puisqu'on ne sait pas l'impact de la maladie (la "calvitie" des oursins) sur leur reproduction ni sur la morphologie de la larve, pourtant les pluteus sont un bon indice de qualité des eaux utilisé depuis longtemps car la croissance de la baguette de soutien des bras est en relation directe avec les concentrations de métaux lourds (BOUGIS *et al.*, 1979).

Ce méroplancton, évidemment saisonnier, peut servir de test de base pour la qualité des eaux. Il sera ainsi employé pour dresser une cartographie des zones les plus polluées. Parmi ces organismes, les balanes et les annélides polychètes sont localisés dans les eaux fortement polluées et leurs stades larvaires planctoniques, nauplii et trochophores, ont le même comportement (PATRITI, 1972). Dans d'autres cas, c'est la forme sexuée du cycle biologique qui est planctonique et les méduses *Aurelia aurita*, *Obelia* spp., *Clytia* spp. et *Rathkea octopunctata* sont bien connues pour leur concentration dans les zones portuaires (UNEP, 1984). Dans le domaine des espèces benthiques menacées, il s'agit souvent d'espèces commercialisées soit pour la gastronomie soit pour la bijouterie comme le corail dont on suit la régression depuis des siècles. Or, pour le plancton, il est difficile d'avoir des points de référence ou des zones étudiées depuis de longues années avec les mêmes techniques d'échantillonnage pour être sûr que les variations observées ne proviennent pas d'un artefact dû aux prélèvements ou aux méthodes d'observations. PATRITI (1972), étudiant le peuplement planctonique du port de Marseille, zone particulièrement polluée, dresse une liste d'organismes liés à la pollution :

copépodes : *Acartia clausi*, *Amphiascus angustipes*, *A. parvus*, *Centropages hamatus*, *C. typicus*, *Harpacticus gracilis*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Pleuromamma abdominalis*, *Tisbe furcata*, et certains Pontellidés.

cladocères : *Podon polyphemoides*

annélides polychètes : *Neantes succinea*, *Scolelepis fuliginosa*,

appendiculaires : *Oikopleura dioica*

Les études de ce type sont très limitées et font apparaître une abondance de copépodes dans ces eaux polluées. Comme pour les méduses *Aurelia*, *Rathkea*, *Clytia* et *Obelia*, il s'agit plus d'un habitat "normal" que d'une anomalie liée à la pollution, ce sont d'ailleurs souvent des espèces "pionnières". L'hydride de *Rathkea* se rencontre dans des zones anoxiques et le scyphistome d'*Aurelia* réagit à

la pollution thermique des centrales par une strobilation ininterrompue, d'où les pullulations de méduses.

Une méthode indirecte est le dosage des métaux lourds dans les organismes. ROMÉO *et al.*, (1986) ont montré que la concentration de Cd, Cu, Pb, Zn est plus forte chez les cnidaires carnivores que chez les salpes herbivores. Cette première analyse sur les différents niveaux trophiques, pourrait être interprétée comme une accumulation exagérée chez les carnivores comparée à l'accumulation de métaux lourds dans certains organes de poissons.

Les zones portuaires et les fermes d'aquaculture marine sont bien connues pour leur haut degré de toxicité- en particulier les "Marina" qui déversent des tonnes de métaux lourds par l'intermédiaire des peintures anti-fouling. Elles sont bien répertoriées et bien localisées et font l'objet de suivis réguliers au point de vue sanitaire à cause de l'impact sur l'homme (par exemple le réseau de surveillance REPHY).

Une autre cause est encore mal cernée, c'est celle due aux retombées des polluants transportés par voie atmosphérique. Cette pollution dont on commence à évaluer les effets (BERGAMETTI *et al.*, 1989), est plus pernicieuse car elle met en jeu la composante atmosphérique. Elle est soumise à l'action des vents contrôlée par les grandes fluctuations climatiques et a donc un caractère saisonnier : polluants chimiques venant des grandes zones industrielles du Nord et polluants terrigènes venant des zones sahariennes, se déversant d'une façon brutale et souvent très brève en des zones privilégiées.

Cette source de pollution atmosphérique engendre sans doute des perturbations dans l'écosystème pélagique, du moins dans la partie épipélagique, par un apport soudain d'éléments nouveaux, mais son effet est loin d'être décrit.

La connaissance du milieu physique est indispensable pour comprendre l'écosystème pélagique. Le schéma général de l'évolution du plancton au cours de l'année montre un fort maximum qui suit le "bloom" (ou floraison) printanier de phytoplancton. Si les copépodes sont dominants dans cette période, l'analyse de la diversité spécifique montre une variabilité maximale au printemps et à l'automne liée aux gradients de température et de salinité, et minimale en été et en hiver lors de la stabilité des paramètres physiques.

Une analyse sur une vingtaine d'années met bien en évidence cette dépression estivale chez la plupart des espèces du plancton (MORAND et DALLOT, 1985) avec des variations interannuelles des densités plus ou moins fortes par exemple chez les salpes (BRACONNOT *et al.*, 1990), variations dues à la biologie de l'espèce : taux de reproduction, vitesse de croissance, renouvellement de population, durée de vie des individus à chaque stade oozoïde et blastozoïde et aux conditions du milieu en particulier le potentiel de nourriture. La compétition avec d'autres organismes de même niveau trophique, les copépodes en particulier qui exercent une prédation sur le phytoplancton, ou la qualité du phytoplancton lui-même peut être une explication de ces différences d'abondance d'une année à l'autre.

On voit déjà l'importance de la nourriture disponible dans le milieu pour le maintien d'une population. En élevage, on a pu préciser que c'est un facteur déterminant pour la maturation des gonades (expériences sur les méduses, copépodes, salpes, appendiculaires...). La taille des particules nutritives doit aussi

être "assortie" à la taille des prédateurs surtout lors des premiers stades larvaires : les plutéus d'oursins consomment de petites particules avant de s'attaquer au phytoplancton.

Pour l'instant, ces problèmes de relation entre proies et prédateurs ont été étudiés essentiellement au laboratoire (expérience CEPEx) et en mer par des modèles simples (phytoplancton-salpes ou phytoplancton-copépodes) qui ne reflètent pas la réalité.

Une autre approche semble se dessiner actuellement, en tenant compte de toutes ces observations et de toutes les publications : il s'agit d'établir la part entre les méfaits dus à la pollution et les variations intrinsèques des animaux dans leur milieu. Pour accuser la première cause il faut connaître les secondes, celles qui dépendent du cycle de vie des animaux, de leurs relations entre eux et de leurs réponses aux variations du milieu.

Une espèce a retenu l'attention des biologistes- à cause de ses pullulations spectaculaires (on parle de "bloom" comme pour le phytoplancton) qui passent d'autant moins inaperçues que l'animal est urticant : c'est la méduse *Pelagia noctiluca*. Plusieurs réunions scientifiques ont bien montré l'importance qu'on lui accorde autant pour les problèmes médicaux qu'elle pose aux vacanciers que pour les renseignements qu'elle fournit (UNEP, 1984). Cette espèce forme des cordons d'individus souvent concentrés en essaims dans des zones hydrologiquement actives (HAMNER et SCHNEIDER, 1986).

On a voulu voir dans ces accumulations une dégradation récente du milieu marin méditerranéen or les longues suites de travaux consultés signalent tous ce caractère explosif et les phrases des auteurs anciens sont éloquentes : "par million autour du bateau" ou "soupe de méduses" .

La consultation de ces travaux pour relever dates et lieux de récoltes a fait apparaître une chronologie dans la suite de l'évènement méduse *Pelagia*. Ainsi en Méditerranée, peut-on faire remonter jusqu'en 1775 la longue série d'observations de *Pelagia* mais en plus on constate une agglomération des années avec des séquences très nettes "années-à-*Pelagia*" et "années-sans-*Pelagia*". En l'absence de données sur les paramètres physiques ou biologiques sur une aussi longue période (2 siècles) ce sont les paramètres climatiques qui ont été utilisés pour montrer la périodicité du phénomène *Pelagia* et sa prédiction par des caractéristiques climatiques en début de printemps, dans la période favorable à la reproduction de l'espèce : déficit de pluviosité, période de haute pression et température élevée au-dessus des moyennes saisonnières (GOY *et al.*, 1989a,b ; MORAND *et al.*, 1992).

Il s'agit du premier modèle de fluctuations pluri-annuelles d'une espèce holoplanctonique non commerciale. La longue durée du phénomène démontre que sa périodicité échappe à une quelconque relation avec la pollution. Pour l'ensemble du zooplancton de la mer Ligure c'est une étape fondamentale dans la compréhension des mécanismes qui gèrent l'écosystème pélagique car elle replace les espèces dans un contexte biologique interactif. Il semble peu probable qu'une seule espèce réagisse ainsi aux conditions environnementales. Plus vraisemblablement tout le système pélagique doit évoluer soit vers le maillon méduse *Pelagia*, soit vers d'autres carnivores, ce qui reste à établir.

D'où l'idée de reprendre les données anciennes, comme les archives de la Station zoologique de Villefranche-sur-mer qui, sur environ 20 ans, montrent bien

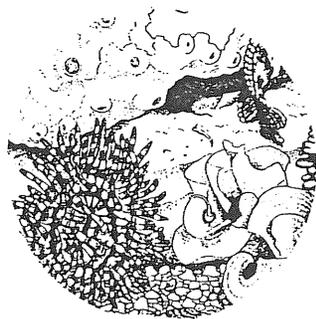
l'opposition entre certaines espèces du même niveau trophique par exemple : pour les herbivores opposition entre salpes et appendiculaires, et pour les carnivores opposition entre *Pelagia* et *Hippopodius* ou *Leucothea* (MORAND et DALLOT 1985).

En se référant à l'expérience CEPEX, on peut voir évoluer le système pélagique en milieu clos : diatomées vers les méduses et gros phytoplancton vers les poissons (LACAZE, 1983).

L'évolution annuelle du plancton en mer Ligure montre une succession de populations désormais classique : les diatomées en hiver et début de printemps puis les dinoflagellés en période plus chaude et plus éclairée. De même pour le zooplancton herbivore, les salpes précèdent les appendiculaires. En élevage, on constate que les appendiculaires ont une meilleure maturation des gonades lorsque la nourriture algale est plus éclairée (GORSKY, 1987) et que la production des oeufs de copépodes est améliorée par le régime alimentaire (IANORA et MIRALTO, 1992). C'est une première comparaison avec le milieu naturel où les appendiculaires (*Oikopleura*) se récoltent justement au moment de l'abondance des dinoflagellés. Cette relation entre la qualité de la nourriture phytoplanctonique et la succession des populations zooplanctoniques doit être recherchée sur le long terme pour découvrir les grandes oscillations de l'écosystème pélagique.

Cette déviation vers l'un ou l'autre point de terminaison du système concrétise actuellement les efforts de recherche. Il s'agit d'établir la réaction du phytoplancton au poids des paramètres climatiques induisant des *Pelagia*.

Ce changement d'échelle d'observations, passant des variations annuelles aux variations sinon séculaires du moins pluri-annuelles et l'analyse des espèces dominantes traitées comme un ensemble - y compris les poissons pélagiques anchois, sardines et maquereaux - devraient permettre de dégager les tendances à long terme de tout le système. C'est alors seulement qu'apparaîtront les éventuelles anomalies engendrées par la pollution dans les dernières décennies.



LES BIOCÉNOSES BENTHIQUES

Coordonnateurs Denise BELLAN-SANTINI, Claude POIZAT

I. DÉFINITION DES PRINCIPAUX CONCEPTS UTILISÉS :

Denise BELLAN-SANTINI

1. Etagement, limite du domaine marin et terrestre (Fig. 3) :

Le système de classement des communautés benthiques marines le plus utilisé en Méditerranée est un étagement en fonction des facteurs ambiants. Ces facteurs sont : l'humectation, la lumière, comme facteurs principaux (facteurs climatiques) et l'hydrodynamique, la salinité, la nature du substrat et la température, comme facteurs secondaires (facteurs édaphiques). La distribution et l'interaction de ces facteurs conditionnent la distribution des différentes communautés.

On distingue, suivant le gradient vertical de lumière deux grands systèmes :

- le système phytal dans lequel vivent tous les types de végétaux ;
- le système aphytral dans lequel ne subsistent pas de végétaux autotrophes à l'exception de certaines algues unicellulaires dans des conditions encore mal élucidées.

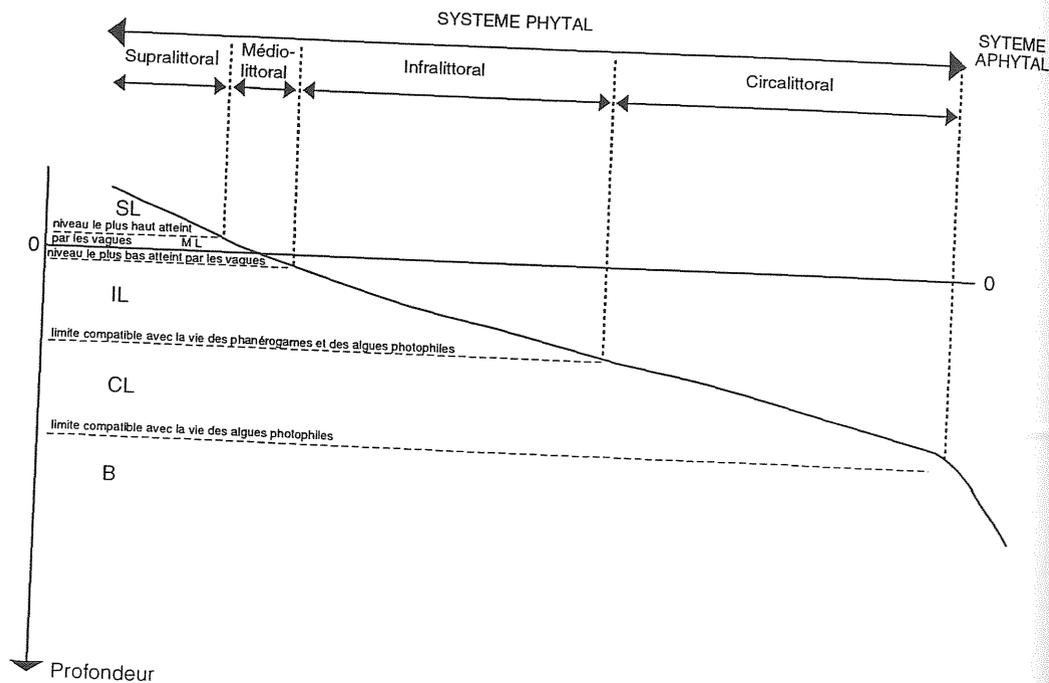


Fig. 3 : Etagement en Méditerranée.

SL : Supralittoral, ML : Médiolittoral, IL : Infralittoral, CL : Circalittoral, B : Bathyal

Dans les deux grands systèmes on distingue des subdivisions ou étages (PÉRÈS, 1967).

Le système phytal comprend :

- l'étage Supralittoral où vivent les organismes qui exigent un fort degré d'humectation mais ne sont jamais immergés ;
- l'étage Médiolittoral correspond à la zone battue normalement par les vagues, soumise aux variations du niveau de la mer dues aux vents et à la pression atmosphérique ;
- l'étage Infralittoral est la zone immergée compatible avec la vie des phanérogames marines et des algues photophiles ;
- l'étage Circalittoral s'étend jusqu'à la limite de survie des algues pluricellulaires autotrophes.

Le système aphytal comprend :

- l'étage Bathyal qui s'étend jusqu'à la limite du talus continental ;
- l'étage Abyssal dont la présence est reconnue en Méditerranée (BELLAN-SANTINI, 1985 ; PÉRÈS, 1984 ; LAUBIER et EMIG, 1993) correspond à la plaine qui débiterait aux environs de 2000m. On y remarque un renouvellement faunistique dont on ne connaît pas les raisons.

La limite entre l'étage Bathyal et l'étage Abyssal est mal définie en Méditerranée.

Il est courant de considérer que la partie supérieure du Supralittoral correspond à la limite des domaines marin et terrestre. L'étage supérieur ou Adlittoral correspond au premier étage terrestre. BIGOT *et al.*, (1984), à la suite d'une étude intensive sur plusieurs années, suggèrent que dans le cas d'un littoral sableux d'une mer sans marée, l'interface Supralittoral- Médiolittoral correspondrait mieux à cette limite.

2. Paysage

La notion de paysage est encore très peu usitée dans le domaine marin ; elle correspond à un "ensemble structuré d'éléments naturels (géologiques, hydrologiques, végétaux)" (DELPECH, 1988) auquel ne s'ajoutent pratiquement jamais, à l'opposé du domaine terrestre, des éléments d'origine artificielle liés à l'action de l'homme. Dans le domaine marin, le terme de paysage est essentiellement utilisé pour l'aspect esthétique et la protection ; en Méditerranée, il concerne le plus souvent des tombants coralligènes ou des herbiers de Posidonies.

3. Dénaturation des biocénoses. (SALEN-PICARD, 1983 ; BELLAN, 1989 ; BELLAN, *et al.*, 1985).

Lorsqu'un écosystème est perturbé naturellement ou du fait des entreprises humaines, l'atteinte portée au biotope se traduit par des modifications des biocénoses en place, d'autant plus importantes que l'action des facteurs perturbateurs est plus intense et/ou plus durable. Dans le temps (ou dans l'espace) se succèdent alors, un état normal, puis une perturbation faible, puis une perturbation forte, enfin une dénaturation totale de la biocénose d'origine. On peut

avoir deux éventualités. La première éventualité s'observe lors du remplacement progressif, dans l'espace comme dans le temps, d'une biocénose par une autre biocénose, c'est à dire lorsqu'on est en présence d'un écotone : dans ce cas, le stade de dénaturation correspond à un espace de vie où se mélangent des constituants de la biocénose qui apparaît avec ceux de la biocénose qui disparaît. En même temps apparaissent certaines espèces bioindicatrices d'instabilité, la richesse spécifique est élevée ; certaines espèces arrivent toujours en premier, indiquant quelle biocénose va remplacer la première. Par exemple, quand la biocénose DC (Détritique Côtier) est remplacée par la biocénose DE (Détritique Envasé), le Pélécyopode *Tellina serrata*, caractéristique du DE est quasiment toujours l'espèce "pionnière" (BOURCIER, 1976). La deuxième éventualité est celle d'une évolution vers les milieux extrêmes, lorsqu'intervient une influence excessive d'un facteur ou d'une synergie de facteurs du milieu : l'atteinte subie par la structure biocénotique d'origine peut même aboutir au remplacement de la biocénose par un groupement d'organismes qui ne présente plus qu'une richesse spécifique restreinte. Ce stade peut même être parfois suivi d'un stade dépourvu de tout macropeuplement.



II. LES SUBSTRATS MEUBLES : Denise BELLAN-SANTINI, Louis BIGOT, Michel BOURCIER, Henri MASSÉ, Jacques PICARD, Claude POIZAT, Marie-Louise ROMAN.

A) Caractéristiques principales des substrats meubles

La nature du sédiment, décrite au moyen de quelques termes simples (tels que vases, vases sableuses, sables vaseux, sables fins bien calibrés, sables hétérogènes, sables grossiers, fins graviers, graviers sablo-vaseux,...) s'avère généralement suffisante pour la localisation des biotopes et biocénoses qui leur sont liés.

Fondamentalement, la nature des sédiments est déterminée au plan géochimique par la structure géologique du bassin versant et du rivage. D'une façon générale, l'éloignement du rivage détermine la présence dans le sédiment meuble d'une fraction vaseuse (< 63 µm) de plus en plus importante, jusqu'aux vases bathyales et abyssales qui sont des vases pratiquement pures (quelques débris organogènes d'origine benthique ou planctonique sont cependant toujours présents). En fonction des apports des rivières, des actions hydrodynamique et rhéologique et de la topographie de la côte, notamment de la pente du plateau continental, les dépôts sont calibrés, transportés et accumulés en certains points du plateau continental, de la pente continentale et des canyons sous-marins (BOURCIER *et al.*, 1993).

1. Etages Supralittoral et Médiolittoral.

Dans ces étages, par nature, les substrats meubles sont mobiles et indéfiniment remaniés avec une intensité directement liée à l'altitude par rapport au niveau de la mer et à l'exposition par rapport aux vents dominants en fonction de leur force et de leur fréquence (BROWN et Mc LACHLAN, 1990). L'exposition conditionne directement la dimension des particules sédimentaires qui s'échelonne des graviers en mode très battu aux vases en mode calme très abrité. C'est le plus souvent le domaine des plages de sable, qui sont en Méditerranée la structure sédimentaire dominante de ces étages, elles sont le résultat d'un classement granulométrique souvent très sélectif qui élimine les particules fines pélitiques.

2. Etage Infralittoral.

Comme les précédents, cet étage est directement et très fréquemment soumis aux activités humaines et aux perturbations qu'elles peuvent entraîner.

Depuis le haut de cet étage, et jusqu'à environ 2,5 m à 3 m de profondeur, on trouve, correspondant à la biocénose des Sables Fins de Hauts Niveaux (SFHN), une fraction très largement dominante de sédiment formé de sables fins, mais généralement assez hétérogène, presque constamment mélangée à une petite fraction grossière (coquilles mortes, petits graviers) ou à des débris de feuilles mortes de Posidonies en transit momentané sur le fond ; elle correspond à l'hydrodynamisme maximum des plages.

Au dessous de ces hauts niveaux et jusqu'à 20 m de profondeur environ, on trouve une fraction sédimentaire sableuse correspondant à la biocénose des Sables Fins Bien Calibrés (SFBC). Le sédiment est un sable fin, granulométriquement très bien calibré, généralement dépourvu d'éléments grossiers car les coquilles mortes

sont rejetées à la côte. L'hydrodynamisme y est généralement moins intense que dans les niveaux supérieurs. Ces fonds sont limités vers le bas soit par un aspect particulier de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers (DC) soit par celle des herbiers de Posidonies.

L'herbier à *Posidonia oceanica* (HP) peut être assimilé à un substrat dur, cependant, sa couverture n'est pas continue ; les mattes sont entrecoupées par des chenaux intermattes formés par les courants de décharge des houles ; le sédiment de ces chenaux, en général grossier, est comparable à celui des Sables Grossiers et fins graviers sous influence des Courants de Fond (voir ci-dessous), il est particulièrement riche en méiofaune. De plus, actuellement, le bas de l'herbier peut subir un envasement rapide et extrêmement nocif puisqu'il le fait régresser à partir des horizons inférieurs en joignant cette action à la diminution de la pénétration lumineuse (BOURCIER, 1982 ; 1986). Sur nos côtes continentales françaises il peut descendre jusqu'à 30- 35 m en général (marquant ainsi la limite inférieure de l'étage Infralittoral), mais sur d'autres côtes insulaires des pays riverains de la Méditerranée, il peut descendre notablement plus bas. Sur les côtes françaises près de la limite nord de sa distribution biogéographique, il est particulièrement sensible à toute agression de quelque nature qu'elle soit.

Généralement situé dans l'étage Infralittoral mais pouvant aller dans certaines régions de Méditerranée (Grande Passe de Porquerolles, Bouches de Bonifacio) jusqu'à 70 m de profondeur, on trouve des sédiments grossiers correspondant à la biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous influence des Courants de Fond (SGCF). Le sédiment, formé de sable grossier et de petits graviers, est pratiquement dépourvu de toute fraction fine ; ce sédiment à multiples interstices non colmatés, se trouve être le plus riche en méiofaune ; il est limité, en général, latéralement, soit par la biocénose de l'herbier de Posidonies dans l'étage Infralittoral, soit par la biocénose des fonds Détritiques Côtiers dans l'étage Circalittoral.

3. Etage Circalittoral.

Dans cet étage, le sédiment est généralement formé d'un sable plus ou moins vaseux pouvant aller jusqu'à une vase plus ou moins sableuse. Ceci est fonction non seulement de la profondeur mais aussi de la topographie de la côte, de son exposition aux vents dominants et aux différents courants y compris le courant liguro provençal, ainsi qu'aux apports fluviaux ; l'ensemble de l'étage est très exposé aux actions anthropogènes.

La majeure partie des surfaces occupées par cet étage est peuplée par les biocénoses des fonds Détritiques Côtiers (DC) et des fonds Détritiques du Large (DL). La biocénose DC est localisée à la partie supérieure de l'étage Circalittoral. Le sédiment est essentiellement constitué de graviers organogènes dus à la destruction des tests calcaires des organismes actuels, mais à l'inverse des SGCF, les interstices de ces graviers sont comblés par une fraction sablo-vaseuse. L'envasement de ces fonds est généralement compris entre 10 et 20%. Si la fraction fine se dépose trop rapidement ou en quantité trop importante, cette biocénose disparaît (au profit d'autres biocénoses) ce qui fait de cette hypersédimentation naturelle ou provoquée, la principale menace pour cette biocénose DC. Ce type de fond est limité vers le bas à la profondeur d'environ 90 m (profondeur qui tend à remonter justement en raison

de cet envasement), le relais est pris plus bas par la biocénose des fonds Détritiques du Large (DL), latéralement par celle des Vases Terrigènes Côtiers (VTC) devant les estuaires et celle des fonds Détritiques Envasés (DE) dans les zones privilégiées de décantations fines.

Les sédiments contenant la biocénose des fonds Détritiques du Large (DL), sont situés au bas de l'étage Circalittoral ; ils s'étendent d'environ 90 m jusqu'à 200-250 m de profondeur et correspondent au rebord du plateau continental. Ils sont constitués par un mélange de graviers, de sable et de vase ; mais la fraction fine, y est toujours plus importante que dans la biocénose DC (envasement généralement compris entre 20 et 25 %, mais de plus en plus important en descendant en profondeur). L'envasement plus rapide de l'ensemble des fonds entraîne une "transgression" de l'horizon supérieur de la biocénose DL au détriment de l'horizon inférieur de la biocénose DC. La fraction gravier y est constituée essentiellement de débris organogènes et calcaires de la faune actuelle ainsi que de la thanathocoenose würmienne. Au dessous de cette biocénose commence l'étage Bathyal.

4. Etages Bathyal et Abyssal.

Le sédiment de ces étages est en général assez homogène. Il est formé de vase pure avec une très rare fraction sableuse d'origine organogène. Ce sédiment se présente sous des colorations allant du gris-bleuté au gris-jaunâtre, le peuplement étant d'autant plus riche que la couleur tend davantage vers le jaunâtre (vase oxydée). Souvent très compacté dans son épaisseur, il présente généralement une couche superficielle relativement fluide au niveau de laquelle est concentrée la majeure partie de la faune. Au niveau du sédiment, il existe cependant une légère différence entre le Bathyal, jusqu'à 1000 m environ et l'horizon le plus profond du Bathyal ainsi que le sédiment de la plaine Abyssale située au dessous. Jusqu'à 1000 m environ on constate dans la rare fraction grossière, la présence d'apports provenant du plateau continental marqués par des fibres de Posidonies et un sable coquillier d'origine circalittorale. Plus profondément, on trouve principalement des tests d'origine pélagique tels que les Ptéropodes. L'existence d'une zone charnière vers 1000 m, marquant la limite respective de la prédominance des apports advectifs et convectifs et leur incidence sur le macrobenthos, semble être générale sur la pente continentale méditerranéenne (de BOVÉE *et al.*, 1990 ; BUSCAIL, 1991 ; BOURCIER *et al.*, 1993).

B) Action de la sédimentation sur les organismes :

La texture des sédiments est l'élément fondamental qui influence la distribution des organismes : la taille des particules (graviers, sables grossiers, moyens ou fins), leur morphologie (plates, arrondies, anguleuses,...), la composition minéralogique (débris de coquilles calcaires ou de roches siliceuses littorales) dont dépend la densité d'où la flottabilité. Toutes ces caractéristiques conditionnent la porosité du substrat c'est-à-dire le volume des vides dans lesquels l'eau et les organismes circulent plus ou moins facilement.

Généralement les sédiments grossiers, non envasés, bien triés, à forte porosité se rencontrent dans les zones à hydrodynamisme élevé (courants de fond, turbulences, vagues,...) et inversement, dans des zones à hydrodynamisme faible se

déposent des sédiments colmatés, fins, à l'intérieur desquels la circulation de l'eau et des animaux reste précaire.

D'une bonne circulation de l'eau dans un substrat dépendra la bonne oxygénation du milieu sédimentaire, ce qui influencera profondément la distribution verticale et horizontale des organismes, particulièrement des organismes endobiontes, méiobenthiques et/ou interstitiels.

Schématiquement, on distingue au sein de tous les substrats sédimentaires deux couches superposées contrôlées par un gradient vertical oxygène/sulfure (FENCHEL et RIEDL, 1970 ; POWELL *et al.*, 1983 ; POWELL, 1989) (Fig. 4) :

1. A la surface des bancs sédimentaires, une couche oxydée parfois de couleur jaune (oxyde ferrique) en contact avec l'eau libre, est soumise à l'influence directe de cette eau. Cette couche oxydée d'épaisseur variable (1mm à plusieurs décimètres, en fonction de l'hydrodynamique) est caractérisée par la présence d'oxygène libre et par un potentiel d'oxydo-réduction $Eh = + 400$ mV. Cette couche est colonisée par des organismes méiobenthiques et/ou interstitiels désignés sous le terme d'oxybios. Dans cette couche, la bioturbation peut être très importante (GÉRINO, 1989) et favoriser dans une première étape le stockage, puis le largage des polluants.

2. Dans la profondeur des bancs sédimentaires, sous la couche oxydée, existe un sédiment noir caractérisé par la présence de sulfures (H_2S , HS^- , HS^{2-}) (POWELL *et al.*, 1983). Le potentiel d'oxydo-réduction Eh y varie entre -100 et -250 mV (FENCHEL et RIEDL, 1970). Ce milieu est colonisé par des organismes méiobenthiques et/ou interstitiels constituant un système désigné sous le terme de thiobios, les organismes ont développé des moyens de survie inhabituels (Morrill *et al.*, 1988)

La limite des deux systèmes oxybios/thiobios est d'après POWELL (1989) la ligne de concentration zéro en oxygène. C'est encore la "discontinuité Redox" (Redox Potential Discontinuity = R. P. D) layer de FENCHEL et RIEDL, (1970) où les processus d'oxydation qui régissent à la surface des sédiments sont remplacés par des processus de réduction dans l'épaisseur de ceux-ci. Cette couche intermédiaire entre oxybios (couche jaune) et thiobios (couche noire) est parfois un sédiment de couleur grise.

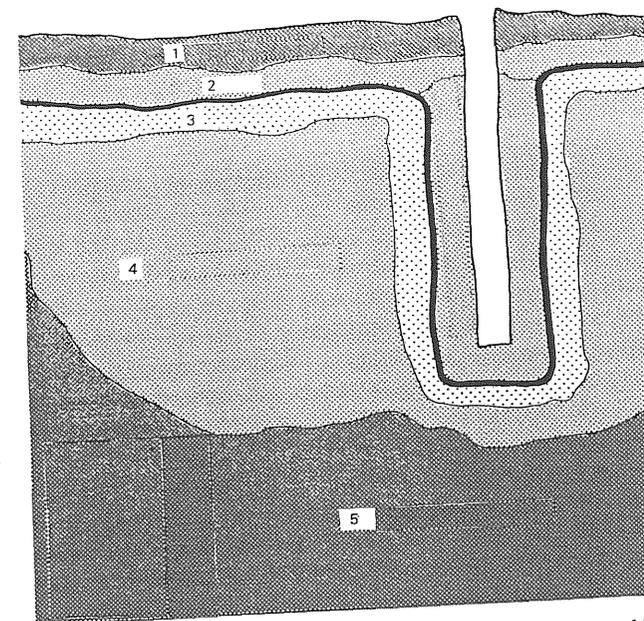


Fig. 4 : Distribution verticale des habitats méiobenthiques au sein d'un banc de sable infralittoral de la côte du Texas (USA), d'après POWELL (1989, modifié) :

OXYBIOS : 1 = zone à oxygénation normale (interface eau/sédiment) ;
2 = zone à oxygénation faible ;
— = Ligne de concentration nulle en oxygène ;

THIOBIOS : 3 = zone anoxique sans hydrogène sulfuré (H_2S) ;
4 = zone anoxique avec traces de H_2S ;
5 = zone anoxique riche en H_2S .

C) Particularités faunistiques (macrofaune, méiofaune)

1. Macrofaune.

De nombreuses espèces des biocénoses de substrats meubles méditerranéens sont des espèces des mers nord européennes de la zone tempérée qui sont ici à la limite méridionale de leur aire de distribution. Il en résulte que souvent leur cycle biologique est plus court que dans les mers septentrionales. L'exemple le plus frappant est fourni par les mollusques des sables fins (*Tellina*, *Venus*, *Donax*, *Spisula*, *Macra*) qui constituent dans les mers septentrionales l'essentiel de la biomasse dans ce type de sédiment avec une durée de vie de l'ordre de 6 à 7 ans en Manche ou en Mer du Nord. Une durée de vie deux ou trois fois moindre en Méditerranée induit une plus grande instabilité des biocénoses. La permanence des populations n'étant plus assurée par la longévité des individus, les aléas du recrutement annuel se traduisent par une amplification des variations de la densité et à un degré moindre, de la biomasse (MASSE, 1972).

2. Méiofaune, Faune interstitielle

Le thibios existe de la zone de marée jusqu'au-delà de la pente continentale et aussi bien dans les sables que dans tous les types de sédiments vaseux ou argileux (FENCHEL et RIEDL, 1970). Même dans les sédiments sableux ou graveleux dans lesquels les déplacements d'eau sont à l'origine d'un vaste réseau d'interstices habités par le mésopsammon, la couche superficielle oxydée du sédiment repose toujours sur des couches plus profondes caractérisées par des conditions d'anaérobiose et la présence de sulfures. La Méditerranée ne fait pas exception à cette règle et ainsi, le long des plages battues par les vagues (sables et graviers), dans les chenaux d'intermattes (remplis de sables coquilliers et de graviers) creusés par les courants de fond à l'intérieur de la matte d'herbier de Posidonies, un gradient vertical semblable d'oxydo-réduction existe. La couche oxydée superficielle qui abrite l'oxybios, est alors épaisse de plusieurs mètres, et ainsi, la discontinuité Redox est profondément enfouie (plus de 4 m d'après FENCHEL ET RIEDL, 1970). Le thibios se retrouve donc lui-même décalé vers le bas, dans la profondeur des bancs sableux, donc hors d'atteinte, en ces biotopes, par les engins de récolte classiques (dragues, petits carottiers, bennes). Dans ces zones à forte hydrodynamique, les organismes de petite taille cessent d'être seulement méiobenthiques devenant typiquement interstitiels c'est-à-dire dotés de tout un cortège d'adaptations remarquables à tous les stades de leur cycle vital : reproduction, ponte, développement larvaire, morphologie du corps, comportements,... Dans de tels milieux sédimentaires sableux et/ou graveleux, la faune interstitielle connaît un développement optimum. On y rencontre en effet une grande variété de groupes animaux, parfois abondants, ces groupes étant pour la plupart également représentés par d'autres espèces dans le méiobenthos des fonds vaseux (SWEDMARK, 1964).

D) Biocénoses benthiques de substrat meuble basées sur la macrofaune.

1. Biocénose Adlittorale (Exemple du littoral sableux du Languedoc et de la Provence.)

On rencontre dans cet étage terrestre mais fortement influencé par le voisinage de la mer, une seule biocénose qui est celle de la dune vive.

1. 1. Composition

L'ensemble des populations peuplant le biotope de la dune vive est représenté par les espèces suivantes : *Cicindela flexuosa*, *Scarites buparius*, *Hypocaccus dimidiatus*, *Xenonychus tridens*, *Scarabaeus semipunctatus*, *Psammobius porcollis*, *Psammobius basalis* (Coléoptères).

Ces populations sont localisées préférentiellement dans les touffes de la végétation dunaire, *Anoxia villosa*, *Psylliodes marcida*, *Cneorrhinus marcida* (Coléoptères), *Brythis pancratii* (Lépidoptère).

1. 2. Intérêt de la biocénose Adlittorale.

- Stricte localisation des populations pendant la majeure partie du cycle biologique des espèces.
- Forte adaptation des espèces au milieu dunaire.
- Relative diversité de la biocénose correspondant à une certaine variété dans le peuplement végétal : nombreux floricoles par exemple au moment de la floraison des ombellifères.

2. Biocénose Supralittorale (Exemple du littoral sableux du Languedoc et de la Provence) (Fig. 6).

Bien que cet étage puisse être considéré par certains auteurs (BIGOT *et al.*, 1982) comme abritant uniquement des organismes dont le cycle biologique s'effectue entièrement hors de l'eau, donc terrestre, il est la plupart du temps traité comme le premier étage marin ou haute plage. Il abrite une seule biocénose de substrat meuble dans laquelle on distingue plusieurs entités ou "cénon" associées ou non en fonction des conditions locales et des matériaux déposés sur la plage.

2. 1. Composition.

Ensemble des populations peuplant les biotopes de la plage émergée.

2. 1. 1. Cénon du biochore des sables uniformes sans végétation et avec débris divers dispersés, de faible volume, la faune caractéristique est : *Talitrus saltator* (crustacé amphipode), *Cicindela lunulata nemoralis*, *Eurynebria complanata*, *Parallelomorphus laevigatus*, *Phaleria provincialis* (coléoptères), *Labidura riparia* (dermaptère), *Bembex olivacea*, *Bembex oculata* (hyménoptères).

2. 1. 2. Cénon du biochore des dépressions à fond sablo-vaseux et à humidité résiduelle dont la faune caractéristique est : *Talitrus saltator* (crustacé amphipode), *Bledius arenarius*, *Bledius juvencus* (coléoptères), *Tridactylus variegatus* (orthoptère), *Arctosa perita* (araignée).

2. 1. 3. Cénon du biochore des laisses de mer à dessiccation plus ou moins rapide dont la faune caractéristique est : *Talitrus saltator* (crustacé amphipode), *Cicindela trisignata*, *Tachys scutellaris*, *Cafius xantholoma*, *Phytosus balticus*, *Phaleria provincialis*, *Labidura riparia* (coléoptères), *Fucellia maritima* (diptère).

2. 1. 4. Cénon du biochore des troncs d'arbres en échouage et des gros bois flottés plus ou moins ensablés dont la faune caractéristique est : *Agabiformius obtusus* (crustacé isopode), *Orchestia stephenseni* (crustacé amphipode), *Amblyulius tongiorgii* (myriapode diplopode), *Parallelomorphus laevigatus*, *Mesites pallidipennis*, *Rhyncholus filum* (coléoptères).

2. 2. Intérêt de la biocénose Supralittorale

- Zone d'interface entre le milieu marin et le milieu terrestre où se produit le contact des faunes des deux domaines ;
- Forte originalité des populations d'arthropodes qui présentent une stratégie adaptative développée par la nature hostile du substrat (le sable) et par

l'intensité des facteurs climatiques qui se manifestent dans ce milieu (température, hygrométrie, vent,...) ;

- Localisation de communautés particulières de laisses et de bois flottés constituant des microécosystèmes naturels dont le rôle est capital de jour, ils abritent et protègent de la lumière et de la chaleur la biocénose Supralittorale à activité surtout nocturne. En outre, les bois flottés sont consommés par les larves xylophages des espèces se nourrissant exclusivement de bois ayant séjourné dans l'eau de mer.

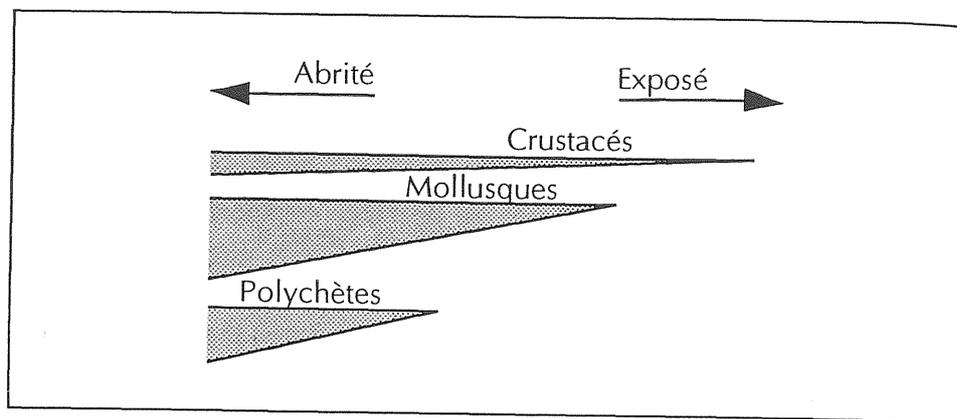


Fig. 5 : Réponse des principaux groupes d'invertébrés des sables fins à un gradient d'exposition (d'après MCLACHLAN, 1983)

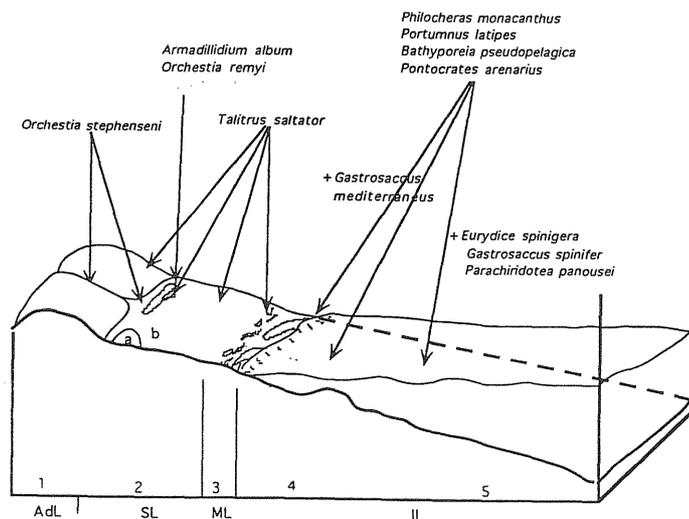


Fig. 6 : Diagramme précisant la localisation des Crustacés dans les milieux naturels des dunes et de la plage du delta du Rhône.

1. Dune ; 2. Haute plage, a : sables à croûte saline à *Bledius arenarius* et *Bledius juvencus*, b : sables fluents à *Phaleria provencialis* ; 3. Moyenne plage : sable à *Ophelia bicornis radiata* ; 4. Basse plage : SFHN (Sables à *Donax trunculus* et *Nerine mesnili*) ; 5. Basse plage : SFBC (Sable à *Donax venustus*, *Spisula subtruncata*, *Nassa mutabilis*, *Ampelisca brevicornis*).
AdL : Adlittoral, SL : Supralittoral, ML : Médiolittoral, IL : Infralittoral.

3. Biocénoses Médiolittorales

Les limites de l'étage médiolittoral sont assez difficiles à retrouver en Méditerranée où les fluctuations du niveau de la mer sont limitées aux mouvements des vagues et aux variations liées aux vents et à la pression atmosphérique. Le Médiolittoral dont le facteur dominant est l'humectation pose, sur substrat meuble, un problème incontestable, du fait de l'importance de l'eau d'imbibition, qui varie en fonction des différentes textures du sédiment. On distingue suivant la granulométrie du sédiment trois biocénoses dont l'amplitude altitudinale peut varier notablement.

3. 1. Biocénose du détritique médiolittoral

Au milieu des galets existe une masse de matière organique détritique déposée par la mer et dans laquelle vit une population à base de crustacés détritivores : *Allorchestes aquilinus*, *Echinogammarus olivii* (amphipodes), *Sphaeroma serratum* (isopode), auxquels s'ajoutent quelques autres espèces de polychètes, et d'oligochètes,...

3. 2. Biocénose des sables médiolittoraux

On considère une seule biocénose dans les sables médiolittoraux appelés aussi moyenne plage. Les espèces rencontrées sont essentiellement deux annélides polychètes : *Ophelia bicornis*, *Nerine cirratulus*.

Ces deux espèces ont des comportements sensiblement différents par rapport à l'hydrodynamique ; *Ophelia bicornis* est plus abondante lorsque les sables sont plus grossiers et *N. cirratulus* lorsque ceux-ci sont plus fins et le mode plus calme. Il s'ajoute un isopode détritivore : *Eurydice affinis* et le bivalve *Mesodesma corneum*. Lorsque les conditions hydrodynamiques le permettent, on assiste à des incursions des espèces mobiles des étages voisins, c'est-à-dire de la haute ou de la basse plage.

3. 3. Biocénose des sables vaseux et vases des lagunes et estuaires

Il s'agit d'un peuplement mal étudié, dont l'amplitude est très réduite, dans lequel la présence de cyanophycées favorise la formation de mattes et où l'installation de végétaux capteurs de sédiments provoque le surélévation du sol et le passage à l'étage supérieur.

4. Biocénoses Infralittorales (Fig. 7)

Comme le soulignent PÉRÈS et PICARD (1964) dans le "Nouveau manuel de bionomie benthique", il existe en Méditerranée d'assez nombreuses biocénoses dans les fonds meubles de l'étage Infralittoral. Il convient de dire que leur extension spatiale respective est très inégale. Fondamentalement, on peut opposer les zones où les fonds sont dépourvus de végétation, à celles où ils sont colonisés par des phanérogames marines.

4. 1. Fonds dépourvus de végétation

Trois biocénoses selon PÉRÈS et PICARD (1964) occupent des surfaces, le plus souvent très restreintes, dans l'horizon superficiel de cet étage :

- biocénose des galets infralittoraux ;
- biocénose des galets grossiers et fins graviers brassés par les vagues ;
- biocénose des sables relativement protégés du déferlement des vagues.

Deux autres biocénoses, en revanche, occupent l'essentiel des surfaces de cet étage, bien que leur extension bathymétrique soit comparativement moindre que dans les mers à fortes marées, où l'action hydrodynamique intervient sur le fond plus profondément.

4.1.1. Biocénose des sables fins de haut niveau (SFHN)

Il s'agit de la bande sableuse immergée succédant aux plages méditerranéennes. Elle correspond aux sables fins des bas niveaux des mers à marée émergeant lors des grandes marées de vive-eaux, ils sont peuplés notamment des bivalves *Donax trunculus* et *Tellina tenuis* ainsi que de crustacés pécaricides susceptibles de s'enfouir ou de migrer plus profondément pour échapper à l'énergie des vagues en période de forte agitation.

4.1.2. Biocénose des sables fins bien calibrés (SFBC)

Elle correspond, pour sa part, aux sables fins subtidaux des mers septentrionales. Elle abrite une faune sensiblement plus diversifiée que la biocénose précédente avec des populations à la démographie très fluctuante, notamment de mollusques (*Macridae*, *Nassariidae*, *Naticidae*,...), de polychètes (*Nephtys*, *Owenia*, *Sigalion*,...), de crustacés décapodes (*Diogenes*, *Macropipus*, *Philoceras*), d'échinodermes (*Echinocardium*,...), de poissons (*Callionymus*, *Gobius*, *Trachurus*) et de formes jeunes d'espèces à plus large répartition, (*Solea*,...).

La première de ces deux biocénoses offre dans certaines conditions des faciès particuliers où une espèce devient très abondante en raison d'un apport trophique important *via* la colonne d'eau. Il s'agit d'une part, dans les dunes hydrauliques submergées des plages battues (Camargue et Languedoc-Roussillon), des populations de *Donax trunculus* espèce pêchée et commercialisée sous le nom de "Tellina" ou "haricot de mer", d'autre part, dans l'horizon superficiel dessalé, des populations de *Corbulomya (Lentidium) mediterranea*. Ce dernier type de peuplement peut prendre une grande extension spatiale lorsque l'apport d'eau douce est important, comme par exemple dans la zone de la mer Noire sous influence des eaux du Danube, ou de la haute Adriatique sous influence du Pô.

Enfin, dans la zone de transition avec l'étage Circalittoral, ou dans les zones à forte sédimentation temporaire, dans lesquelles alternent, d'une part, une sédimentation de particules fines ou/et de débris végétaux et, d'autre part, leur remise en suspension lors de tempêtes, s'installe un cortège d'espèces (*Leda pella*, *Lucina borealis*, *Ditrupa arietina* et *Corbula gibba*), considérées comme indicateurs d'instabilité et pouvant être abondants dans les fonds meubles instables (PICARD, 1965).

4. 2. Fonds colonisés par des végétaux

Dans les eaux superficielles, dès que l'hydrodynamique s'atténue, on assiste à des tentatives de colonisation des sédiments par des phanérogames et/ou des algues.

On peut considérer, selon un gradient de salinité croissant, les zones lagunaires et estuariennes puis les zones marines.

4. 2. 1. Biocénose lagunaire euryhaline et eurytherme (LEE)

Dans les étangs littoraux plus ou moins salés et dans les zones estuariennes, les sédiments sablo-vaseux ou vaseux sont colonisés par des phanérogames telles les *Ruppia* en milieu très dessalé, puis les *Zostera noltii* et même les *Cymodocea nodosa*. Ces phanérogames servent souvent de support pour le développement saisonnier d'épibiontes et notamment d'algues rhodophycées (*Polysiphonia*), ou chlorophycées (*Monostroma*, *Chaetomorpha*,...).

En eaux peu profondes, ces peuplements souffrent chroniquement de crises dystrophiques en été, avec développement de bactéries sulfato-réductrices et production de méthane.

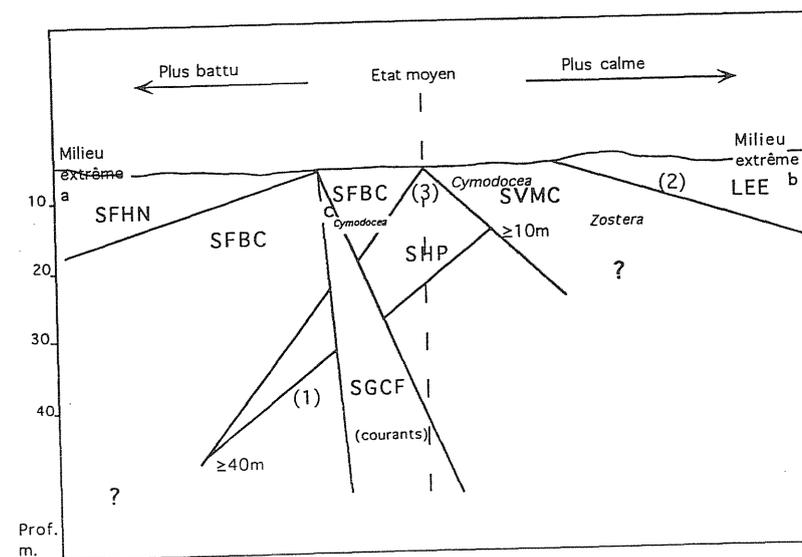


Fig. 7 : Situation des biotopes infralittoraux de substrat meuble en fonction du mode (d'après J. PICARD, 1983) :

LEE : Lagunes euryhalines et eurythermes ; SVMC : Sables vaseux de mode calme ; SFHN : Sables fins de haut niveau ; SFBC : Sables fins bien calibrés ; SHP : Sables de l'herbier de posidonies ; SGCF : Sables grossiers sous influence de courants de fond.

(1) : limite inférieure de l'étage infralittoral ; (2) *Ruppia* et *Potamogeton* ; (3) récif barrière.

a : faciès de substitution à *Donax trunculus* et *Nerine mesnili* ; b : faciès de substitution à *Cerastoderma glaucum* et *Hydrobia* sp ; c : faciès de substitution à *Saccocirrus papillocercus* et *Lineus lacteus*.

4. 2. 2. Biocénose des sables vaseux de mode calme (SVMC)

Située dans la zone de transition entre les peuplements précédents et les peuplements purement marins, cette biocénose se présente comme une mosaïque de faciès dominés par la présence d'une espèce caractéristique. Certaines portions sont dépourvues de végétaux mais le plus souvent, on trouve les phanérogames colonisatrices, *Zostera noltii* ou *Cymodocea nodosa* ou des algues du genre *Caulerpa* dans les zones les plus chaudes de la Méditerranée.

C'est dans cette biocénose que l'on trouve, parfois en abondance, les espèces commerciales *Cerastoderma glaucum* (coque), *Venerupis aureus*, (clovisse) et *Ruditapes decussatus* (palourde).

En mer ouverte, à la limite avec les sables fins bien calibrés, les Cymodocées peuvent s'implanter de manière temporaire (en été) sans modifier la nature du peuplement

4. 2. 3. Biocénose de l'herbier de posidonies

Il s'agit en fait d'une entité complexe d'un peuplement exclusivement marin qui s'installe aussi bien sur les substrats meubles que sur les substrats durs. Cette biocénose fait l'objet d'un développement particulier dans un autre chapitre.

5. Biocénose Infralittorale et Circalittorale : Biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous influence des Courants de Fond (SGCF).

Cette biocénose, appelée encore Biocénose des Sables à *Amphioxus* (*Branchiostoma lanceolatum*), peut s'étendre en Méditerranée de 4 m à 70 m de profondeur (Grande Passe de Porquerolles ou Bouches de Bonifacio). Soumise à des courants linéaires très fréquents et violents qui constituent le facteur dominant et nécessaire à son installation, elle s'étend sur les deux étages. Le sédiment est constitué de sables grossiers ou petits graviers, pratiquement dépourvus de fraction fine, aux interstices nombreux et très riches en méiofaune et en mésopsammon, la macrofaune y est rare et très peu abondante. Cette biocénose est notamment caractérisée par de nombreuses espèces dont les plus courantes sont *Ophiopsila annulosa* (échinoderme), *Venus casina* (bivalve), et *Euthalanesa dendrolepis* (polychète). *Spatangus purpureus* (échinoderme), *Laevicardium crassum*, *Donax variegatus* et *Dosinia exoleta* (bivalves) sont des espèces préférentielles de cette biocénose, elles peuvent y être les plus abondantes.

6. Biocénoses Circalittorales (PÉRÈS et PICARD, 1964 ; PICARD, 1965) (Fig. 8).

6. 1 La biocénose des fonds Détritiques Côtiers (DC)

Cette biocénose uniquement circalittorale occupe une grande partie du plateau continental depuis la limite inférieure de l'herbier de Posidonies (30 à 35m de profondeur) jusqu'à la biocénose des fonds Détritiques du Large (transition ou écotone situé il y a 20 ans vers - 95m aux environs de Marseille et moins profondément actuellement). Le sédiment est formé d'un gravier organogène provenant de la destruction des organismes actuels et dont les interstices sont comblés par une fraction sablo-vaseuse. Cet envasement (particules inférieures à 63µm) est généralement inférieur à 20 % ici, mais il peut subir des accroissements rapides et importants, déséquilibrant toute la biocénose.

Les groupes les mieux représentés sont les algues et les échinodermes qui peuvent donner de nombreux faciès, puis les mollusques, polychètes, sipunculien, crustacés, cnidaires, ascidies et spongiaires. Les autres groupes sont peu représentés mais certains comme les bryozoaires peuvent donner des faciès importants. Cette biocénose est caractérisée par de nombreuses espèces dont les plus courantes sont *Mesophyllum coralloides* (algue), *Genocidaris maculata* (échinoderme), *Cuspidaria costellata* (bivalve), *Turritella communis* (gastéropode), *Hermione hystrix* (polychète), *Paguristes oculatus*, *Ebalia edwardsii* et *Ebalia deshayesi* (décapodes). On trouve difficilement son équivalent devant les côtes catalanes françaises où elle se rapprocherait, devant les caps (désenvasés) de certains aspects de la sous-communauté du détritique envasé à *Venus ovata* (bivalve) (GUILLE, 1970).

- Faciès à Peyssonéliciées calcifiées libres sur le fond (DC/P)

Ce faciès caractérise les fonds de baies ou anses sous-marines aux courants tourbillonnaires intermittents (lors de tempêtes) : il est constitué par la prolifération des thalles libres de Peyssonéliciées (principalement *Peyssonnelia rosa marina*) ; les thalles calcifiés ondulés ou en cornet piègent la vase avec pour conséquence la prolifération des échinodermes *Ophiothrix fragilis* et surtout *Ophiopsila aranea* et *O. guineensis*.

- Faciès du Maerl (DC/M)

Ce faciès se rencontre généralement devant les pointes et les caps ; il est caractérisé par la prolifération des thalles branchus (piégeant souvent un sédiment fin) des rhodophytes calcaires suivantes : *Phymatolithon calcareum*, *Mesophyllum coralloides*, *Lithothamnium fruticosum*. Il est menacé par l'hypersédimentation fine arrêtant la photosynthèse et ennoyant les thalles (BOURCIER, 1986).

- Faciès à "Pralines" (DC/Pral)

Ce faciès se développe dans des zones soumises à des courants de fond linéaires relativement importants et constants ; il est caractérisé par l'abondance des thalles globuleux de Corallinacées encroûtant de petits graviers arrondis.

- Faciès à grands bryozoaires branchus (DC/B)

Ces grands bryozoaires se fixent sur les gros éléments de la fraction grossière du sédiment meuble (graviers, coquilles, ascidies,...). Les trois principales espèces caractérisant ce faciès sont : *Turbicellepora avicularis*, *Pentapora fascialis* et *Porella cervicornis*.

6. 2. Biocénose des fonds Détritiques Envasés (DE)

Située aux mêmes profondeurs que la biocénose DC, cette biocénose est présente dans les zones de fort envasement des fonds détritiques sous l'influence des apports terrigènes des fleuves côtiers. Le sédiment est formé de vase compacte, coquillière, de vase sableuse ou sable très vaseux ou même de vase assez compacte, riche en débris coquilliers et scories, marque d'une sédimentation vaseuse relativement lente.

Cette biocénose est caractérisée principalement par *Tellina serrata* (bivalve), *Golfingia elongata* (sipunculien), *Aphrodite aculeata* (polychète), *Cirolana neglecta* (isopode). *Tellina serrata* est un pélecypode à la fois pionnier et résiduel quand la biocénose des fonds Détritiques Envasés s'installe ou disparaît.

- Faciès à *Ophiothrix quinquemaculata* de la biocénose des fonds Détritiques Envasés (DE/Oq)

Cette espèce mixticole normalement, peut devenir extrêmement abondante lorsqu'un envasement de vitesse modérée provoque une sorte de "glacage" de vase indurée à la surface du sédiment.

6. 3. Biocénose de la vase Terrigène Côtière (VTC)

Située à la même profondeur que les précédentes, cette biocénose est voisine des embouchures de grands fleuves ; elle est caractérisée par une sédimentation fine et rapide. Le sédiment est composé d'une vase pure d'origine fluviale, dans laquelle sont rapidement enfouis tous les débris grossiers (coquilles mortes, scories,...). Cette biocénose est caractérisée par les espèces : *Oostergrenia digitata* (échinoderme), *Thyasira cf. croulinensis*, *Abra nitida* (bivalves), *Sternaspis scutata*, *Prionospio pinnata* (polychètes).

6. 4. Biocénose des fonds Détritiques du large (DL).

Bathymétriquement plus profonde que les précédentes, pouvant atteindre l'étage bathyal, (entre 90 et 250m aux environs de Marseille), c'est donc le peuplement essentiel du rebord du plateau continental. Le sédiment est constitué d'un mélange de gravier, sable et vase, mais la fraction vaseuse (inférieure à 63µm) y est nettement plus importante que dans la biocénose DC, et la fraction gravier est constituée par les débris calcaires des thanatocénoses glaciaires quaternaires.

Cette biocénose est caractérisée par *Leptometra phalangiun*, *Thyone gadeana* (échinodermes), *Dentalium panormun* (scaphopode), *Haploops dellavallei* (amphipode), *Cirolana borealis* (isopode).

- Faciès à *Leptometra phalangiun* (échinoderme) de la biocénose des fonds Détritiques du large (DL/Lept)

Cet échinoderme crinoïde peut se trouver en abondance au niveau du rebord du plateau continental en particulier au dessus des "têtes" des canyons sous-marins et il peut alors descendre au-delà de 300 m de profondeur. Ces zones sont caractérisées par des courants de fond réguliers (le plus souvent de décharge), les crinoïdes étalent alors leurs bras perpendiculairement au sens du courant (observation en Soucoupe plongeante, LABOREL *et al.* 1961 ; BOURCIER et ZIBROWIUS, (1973).

7. Biocénoses Bathyale et Abyssale

Sur les côtes françaises, ces étages du système aphytal peuvent être rencontrés très près du littoral à cause de la faible largeur du plateau continental et de l'avancée des canyons dans celui-ci.

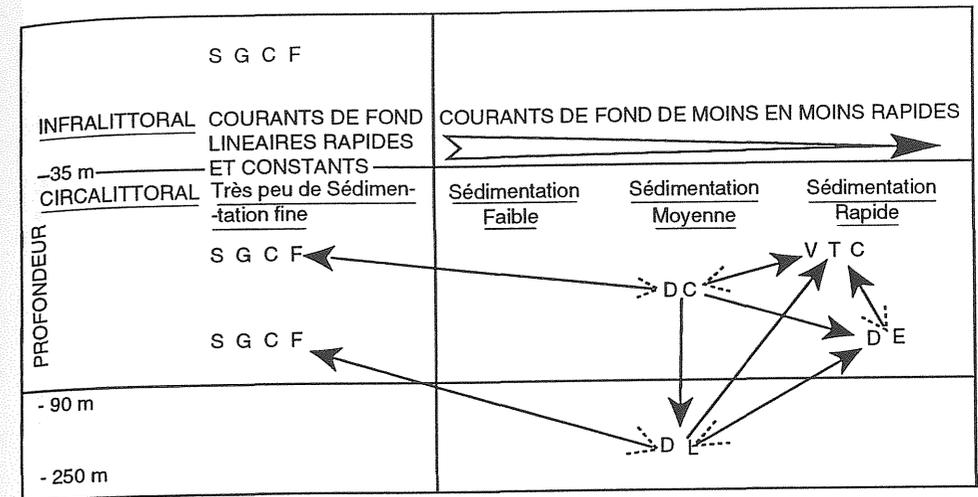


Fig. 8 : Interrelations entre biocénoses du Circalittoral.

7. 1. Biocénose des vases bathyales

Les facteurs ambiants étant homogènes en profondeur : substrat essentiellement vaseux, stabilité de la salinité et de la température, courants relativement réduits, l'ensemble de la pente du talus continental et de la bordure nord de la plaine du bassin occidental (approximativement entre 150-200 m et 2000-2500 m) sont couverts par un peuplement pauvre et clairsemé : la biocénose des vases bathyales.

Cette biocénose dont une très forte composante est constituée d'espèces vasicoles eurybathes n'est qu'imparfaitement connue ; elle présente néanmoins certaines caractéristiques écologiques et biologiques intéressantes :

- fort renouvellement faunistique aux environs de 200 m ;
- proportion d'espèces caractéristiques nettement plus élevée que dans certaines autres biocénoses ;
- très forte proportion d'espèces endémiques ;
- présence d'espèces n'ayant pas une origine atlantique mais plutôt téthysienne, ce qui ferait de cette biocénose un traceur historique de grande valeur.

La biocénose des vases bathyales présente plusieurs faciès dépendant essentiellement de la qualité et de la compacité du sédiment, les plus importants sont :

- le faciès des vases fluides à *Brissopsis lyrifera* (échinoderme) ;
- le faciès des vases molles à *Funiculina quadrangularis* (cnidaire) ;
- le faciès des vases compactes à *Isidella elongata* (cnidaire) ;
- le faciès des vases sableuses à *Thenea muricata* (spongiaire) ;

- le faciès des vases sableuses mêlées de graviers à *Gryphus vitreus* (brachiopode) ;
- le faciès des aires de décantation à *Pheronema grayi* (spongiaire).

7. 2. Biocénose des vases abyssales

L'existence d'un étage abyssal individualisé, après avoir été longtemps nié en Méditerranée, semble maintenant admis (PÈRES, 1984, BELLAN-SANTINI, 1985 ; 1990 ; LAUBIER et EMIG, 1993).

L'argument le plus fort à l'appui de cette thèse est l'existence d'un stock d'espèces ne remontant pas au dessus de 2000 m et appartenant à des genres ou des familles représentés en partie ou en totalité dans l'étage abyssal ou hadal des autres mers du globe.

Malgré la faible connaissance que l'on a de ces milieux, on peut observer un changement de faune aux environs de 2000-2500 m. Compte tenu des profondeurs de la Méditerranée et des conditions physiques notamment température, on se trouverait le plus souvent dans un large écotone où des éléments des deux biocénoses bathyale et abyssale cohabiteraient. La biocénose des vases abyssales ne se réaliserait que dans des aires fragmentées, limitées aux parties les plus profondes et qui seraient caractérisées au moins par des polychètes, des Cumacés, des Tanaidacés et des Amphipodes.

E) Méiofaune, faune interstitielle

Les organismes méiobenthiques (et/ou interstitiels) ne sont généralement pas considérés en tant que biocénoses (relations réciproques). Néanmoins REMANE (1933) aurait bien reconnu six communautés dans la baie de Kiel. Plus récemment SOYER (1971) décrit sur le Plateau continental de la côte catalane française, des "communautés" méiobenthiques de substrat meuble dans le canevas biocénétique (macrobenthos) défini par GUILLE (1970, 1971 a et b), DINET (1972) décrit des "peuplements" de copépodes harpacticoïdes et VITIELLO (1974) des "peuplements" de nématodes. Les auteurs anglo-saxons utilisent le terme de "meiobenthic assemblage". Ces termes représentent des assortiments d'espèces qui occupent le même espace ou la même niche écologique pendant la même période de temps sans pour autant entretenir des interrelations évidentes. Dans la faune interstitielle des sables se rajoutent des espèces morphologiquement aberrantes qui parfois représentent des types d'organisation totalement nouveaux pour la science (SWEDMARK, 1964).

Les espèces rencontrées appartiennent aux groupes suivants :

1. Foraminifères : présents dans tous les milieux marins, mais surtout liés à des sédiments fins ou vaseux (microbenthos) et rarement à des sables grossiers (faune interstitielle) car leur test calcaire, fragile, ne peut supporter l'effet de broyage occasionné par les particules sableuses dans les milieux à haute énergie ;

2. Ciliés : largement répartis dans les habitats marins ; méiobenthiques la plupart du temps, mais parfois, interstitiels en milieux sableux, fins ou grossiers ;
3. Cnidaires : souvent méiobenthiques (*Protohydra*), parfois interstitiels (*Psammohydra*) ;
4. Turbellariés : surtout présents dans les substrats oxygénés (sables grossiers) en tant qu'organismes interstitiels. Certains sont thiobiotiques ;
5. Nématodes : ils colonisent tous les types de sédiments étant concentrés à 90% dans les cinq premiers centimètres en milieux vaseux (espèces méiobenthiques) alors qu'ils sont plus profondément enfouis dans les sédiments grossiers (espèces interstitielles). Ils sont considérés comme des "anaérobiques facultatifs" (HIGGINS ET THIEL, 1988) ;
6. Polychètes : quelques espèces sont généralement considérées comme méiobenthiques, d'autres comme interstitielles ;
7. Tardigrades : ils peuvent être interstitiels dans les sables pour la plupart, certains étant enfouis jusqu'à 1,80 m dans la profondeur des bancs sableux ;
8. Ostracodes : certaines formes mésopsammiques (interstitielles) adhèrent aux grains de sable grâce à un mucus ;
9. Mystacocarides : ils sont interstitiels en milieu sableux, jusque vers 20 mètres de profondeur ;
10. Copépodes harpacticoïdes : méiobenthiques dans la plupart des milieux aquatiques mais toujours associés à la couche oxygénée du substrat, ils peuvent également être interstitiels dans les sables et les graviers où ils sont alors enfouis plus profondément mais jamais en dessous de la RPD (DINET, 1972) ;
11. Isopodes : ils peuvent être à la fois méiobenthiques et interstitiels ;
12. Amphipodes : interstitiels en milieu sableux.
13. Halacariens : interstitiels dans les sables fins et dans les sables grossiers (enfouis jusqu'à 1m dans le substrat) ils peuvent être aussi méiobenthiques dans les trois premiers centimètres des sédiments vaseux ou sablo-vaseux. Ce sont des détritivores ;
14. Bryozoaires : méiobenthiques à la surface ou dans les dix premiers centimètres des sables vaseux interstitiels dans les sables coquilliers et les graviers ;
15. Brachiopodes : une seule espèce interstitielle (*Gwynia capsula*) est sessile dans les sables grossiers et les graviers coquilliers ;
16. Aplacophores = Solénogastres : interstitiels dans des sables et graviers coquilliers littoraux jusqu'à 60 mètres de profondeur, d'autres espèces sont méiobenthiques dans des sédiments vaseux plus profonds ;

17. Tuniciers : interstitiels en milieu littoral sableux d'autres espèces sont méio-benthiques dans les vases profondes ;
18. Gastéropodes : ils ne sont présents que dans les interstices de la plupart des sables et graviers bien triés, dépourvus de fractions fines argileuses ou organiques des zones littorales de l'Océan mondial. Ils sont particulièrement bien adaptés aux conditions de fort hydrodynamisme de leurs milieux (ARNAUD *et al.*, 1986 ; POIZAT, 1978 ; 1981 ; 1984 ; SWEDMARK, 1968).

F) Les différentes activités menaçant les biocénoses et leurs effets

1. Menaces sur les biocénoses

Les activités menaçant les biocénoses benthiques marines sont de plusieurs ordres. Nous ne prendrons ici en considération que les nuisances dues aux activités humaines ; celles-ci peuvent être directes ou induites (BELLAN-SANTINI et BELLAN, 1990).

* Par nuisances directes nous considérons :

- la fréquentation par l'homme du littoral et les déprédations qui en découlent telles que le piétinement, les prélèvements de faune, flore, substrats (BIGOT *et al.*, 1987) ;
- le rejet direct de produits solides ou liquides pollués ou non (BELLAN, 1967) ;
- l'introduction accidentelle ou non d'espèces étrangères au milieu, qui peuvent trouver des conditions optimales de développement et représenter alors une cause grave de déséquilibre : cas de la *Caulerpa taxifolia* (MEINESZ et HESSE, 1991) ;
- la transformation physique du liseré côtier et de sa dynamique par creusement, enrochement, bétonnage et tout autre type d'aménagement ;
- la réduction des surfaces marines par accroissement du domaine terrestre au détriment des petits fonds. MEINESZ *et al.* (1992) estiment à 10% la surface détruite ou altérée entre 0 et - 20 m dans la région Provence-Alpe-Côte d'Azur.

* Par nuisances induites, nous envisagerons les transports, les étalements, les transformations dans le milieu, voire les transferts de nuisances telles que :

- les envasements lointains par transport et étalement des particules fines, par les courants ;
- les transferts et concentrations de polluants le long des chaînes alimentaires aboutissant à l'atteinte des fonctions vitales dans des populations parfois éloignées du lieu de pollution ;

- les destructions ou impacts en cascades tels que la succession : feux de forêt - déstabilisation des sols - accroissement du lessivage par les orages ;
- hypersédimentation des fonds ;
- la transformation de fonds de décantation naturels en pourrissoirs par accumulation de détritiques organiques ou non flottés puis coulés et accumulés par les courants (PICARD, 1978).

L'eau constituant un milieu dynamique véhiculant facilement et rapidement la plupart des éléments polluants et la mer constituant le réceptacle final de toutes les nuisances humaines, la part des nuisances induites est beaucoup plus étendue et forte que dans le milieu terrestre.

Certaines des nuisances se feront sentir différemment suivant les étages. Les nuisances directes interviennent surtout dans les étages supérieurs plus facilement et constamment fréquentés par l'homme, de l'Adlittoral à l'Infralittoral, en revanche elles seront fortement réduites plus au large où on pourra mieux observer les effets des nuisances induites qui pourront alors se conjuguer et provoquer par leur ampleur de réelles catastrophes écologiques (zone de l'émissaire de Cortiou au cours des années 1969 à 1980) (BELLAN *et al.*, 1980).

2. Effets sur les biocénoses de substrat meuble

2. 1. La biocénose Adlittorale

- La fréquentation intense, parfois excessive dans certains secteurs de dune, peut aboutir à l'écrasement de la végétation et à l'arasement des dunes ;
- l'écrasement des sables par le passage des véhicules ou le piétinement amène la perte des individus par tassement excessif du substrat lorsque celui-ci est humide.

2. 2. La biocénose Supralittorale.

- L'élimination et la transformation des espaces littoraux sous la pression foncière (lotissements, ports de plaisance,...) ;
- le brûlage des grosses branches et troncs échoués ; cette menace est grave dans le secteur géographique traité car elle est largement étalée dans l'année. Ces bois disparaissent rapidement et les apports par le Rhône sont rares depuis les travaux d'endiguement du fleuve. Les troncs partiellement brûlés deviennent inaptes à l'entretien de la biocénose de ce microécosystème ;
- le ratissage et l'enlèvement des lasses de mer sur les plages d'intérêt touristique majeur entraîne pour la faune la perte d'abris et de nourriture ;
- le mazoutage : les dépôts d'hydrocarbures sont relativement fréquents sur nos côtes. Les individus peu mobiles sont les plus sensibles à ce phénomène. Transportés par les vents, les matériaux légers englués d'hydrocarbures peuvent porter cette nuisance parmi les populations de la haute plage et même de la dune.

2. 3. L'ensemble des biocénoses Supralittorale et Adlittorale.

- La disparition des biotopes de la plage émergée et de la dune par transport des sables vers la pleine mer lors de fortes tempêtes d'équinoxe. Cette perte n'est

plus compensée par les apports de sable à cause du déficit en sédiments des eaux du Rhône régularisé sur une grande partie de son cours ;

- l'élimination des populations par disparition des biotopes. Ces populations ne peuvent être remplacées que par des apports venus d'autres secteurs sableux du littoral : la restriction de ce littoral entraîne évidemment une reconstitution de plus en plus aléatoire de la biocénose.

2. 4. Les biocénoses Médiolittorales

Les dénaturations sont du même ordre que celles de l'Adlittoral et du Supralittoral :

- piétinement lors de l'intense fréquentation estivale des plages ;
- destruction ou engraissement des plages lors des modifications du liseré côtier (constructions d'épis, de ports) ;
- accumulation de détritiques divers dans les zones les plus calmes provoquant des phénomènes de pourrissement et de mazoutage.

2. 5. Les biocénoses Infralittorales

* Vulnérabilité des substrats meubles :

Un certain nombre d'aménagements peuvent avoir une action directe ou indirecte sur le substrat :

- La compétition pour l'occupation du littoral aboutit souvent à une récupération des terrains maritimes. MEINESZ *et al.* (1981, 1983, 1992) ont ainsi pu chiffrer les surfaces aménagées dans l'étage Infralittoral des Alpes maritimes, du Var et des Bouches du Rhône (3432 ha pour l'ensemble de ces trois départements). Dans ce cas là, il s'agit d'une disparition pure et simple des biotopes ;

- l'aménagement des fleuves et des rivières constitue également une cause indirecte de perturbations importantes jusque dans l'étage Circalittoral (SALEN-PICARD, 1983). Ainsi les aménagements sur les cours du Rhône et de la Durance se traduisent-ils par un arrêt des apports de sables à la mer au profit des particules fines. Deux conséquences immédiates sont observées, d'une part, un remodelage complet du rivage pouvant aller jusqu'à la disparition des dunes (cas du They de la Gracieuse) et à l'invasion de la Camargue par les eaux marines, d'autre part, une augmentation de la sédimentation fine dans la bande sublittorale comprise entre 6 et 9 m de profondeur.

Parmi les actions indirectes, on peut citer les conséquences de la mort ou de la régression des herbiers de Posidonies.

* Effets sur les peuplements et les espèces

Il n'existe malheureusement pas de "veille" écologique systématique en Méditerranée dans les fonds meubles. Par ailleurs, les études d'impact préliminaires aux interventions sur le littoral sont en général très succinctes. Ceci fait qu'il est difficile de donner des preuves tangibles de la disparition de telle ou telle espèce.

Toutefois, on peut citer la disparition des *Amphioxus* (*Branchiostoma lanceolatum*) des sables grossiers sous influence de courants de fond, dans toute la zone baignée par les eaux urbaines de Marseille. Le retour de cette espèce serait un bon indice de la récupération des fonds après la construction de la station d'épuration des eaux usées.

Les travaux de terrassement et de remblai ont pour conséquence un apport massif de particules fines qui modifient, d'une part, la granulométrie des sédiments, d'autre part, la pénétration de la lumière. Dans les horizons les plus superficiels, les actions hydrodynamiques tendront vers un retour aux conditions initiales par l'élimination progressive de ces particules fines, mais une tendance à l'envasement persistera dès que l'hydrodynamisme sera réduit. La diminution de l'énergie lumineuse atteignant le fond aura pour conséquence une réduction de la production primaire aussi bien celle du microphytobenthos que celle des Posidonies. Ainsi, dans le golfe de Marseille, les travaux de remblai ont eu pour conséquence une dégradation des peuplements des sables fins infralittoraux. L'effet le plus net est une raréfaction des crustacés pécararides benthoplanctoniques. Des études menées à 15 ans d'intervalle, en utilisant le même mode de prélèvement, respectivement par PICARD (1965) et EMDADI (1979) montrent que la dominance des crustacés passe de 43% en 1961-1962 à seulement 1% en 1976-1977. Même si un certain nombre d'espèces de mollusques a disparu, la dominance de ce groupe reste élevée en raison de recrutements fugaces mais quantitativement importants. L'abondance des polychètes a tendance à augmenter, mais cette augmentation est souvent le fait de *Capitella capitata*, espèce prompte à s'installer après un accroissement de la quantité de matière organique sur le fond.

La pollution des eaux côtières n'est jamais un phénomène simple dans la mesure où les polluants sont multiples et les effets de synergie imprévisibles (STORA, 1982). Les conséquences dues aux perturbations affectant les biocénoses benthiques méditerranéennes de substrats meubles ont été étudiées par BELLAN *et al.* (1985) qui décrivent trois étapes essentielles : une phase d'atteinte de la structure biocénotique, une phase d'apparition d'espèces indicatrices de l'existence et de la nature des perturbations et le développement de faciès édaphiques. Il existe de nombreux travaux décrivant les grandes tendances de l'évolution de la biomasse, de la densité et de la diversité des espèces, notamment en fonction d'un apport en excès de matière organique. Outre celui très général de PEARSON et ROSENBERG (1978), nous citerons celui de BELLAN *et al.* (1980) directement lié aux côtes méditerranéennes françaises. Nous ne reviendrons pas sur ces travaux mais nous parlerons seulement de la particularité des conditions méditerranéennes.

Pour les zones superficielles le fait marquant est l'absence d'une zone intertidale importante. On peut ainsi penser que les fonds marins seront en partie protégés contre une pollution accidentelle de surface, telle celle due aux hydrocarbures. De même, les apports en sels nutritifs dissous auront tendance à être circonscrits dans un panache bien délimité, comme celui du Rhône par exemple. Des apports aussi importants que ceux du Rhône sur des plages à grands marnage auraient certainement des effets spectaculaires du type des marées vertes observées en Bretagne. En revanche, les apports sous forme particulière finissent toujours par sédimenter sur le fond. Si le matériel particulaire véhiculé dans les sédiments et s'intègrent aux chaînes trophiques. Mais l'effet de l'hydrodynamisme sera alors capital, plus il sera fort et les sédiments grossiers, moins cette accumulation sera élevée. Inversement, plus il sera faible et le sédiment envasé plus l'accumulation sera importante et dangereuse pour les organismes. L'enfouissement de ces polluants sera facilité par l'existence d'une faune d'espèces responsables de phénomènes de bioturbation (terriers, galeries,...).

Enfin il n'est pas inutile de parler des conséquences indirectes, liées à l'altération de la qualité des eaux côtières sur les peuplements benthiques de substrats meubles. Ainsi, les phénomènes d'efflorescences algales qui se multiplient sur les côtes ont pour conséquence un apport en excès de matière organique sur le fond pouvant aller, dans certaines zones confinées, jusqu'à des crises dystrophiques graves entraînant la mort par anoxie de la faune benthique comme cela est régulièrement observé en Adriatique, au large du Pô.

Un autre cas plus pernicieux est celui de la présence de microorganismes porteurs de phytotoxines, tels les dinoflagellés du genre *Dinophysis*, qui filtrés par des mollusques comme les coques, les "tellines", les palourdes ou les clovisses les rendent toxiques pour l'homme habitué de tous temps à les pêcher dans les fonds superficiels, pour les consommer.

2. 6. Les biocénoses Circalittorales (Fig. 9)

2. 6. 1. Effets sur la biocénose des fonds Détritiques Côtiers (DC).

Sur la majeure partie de la surface du plateau continental, cette biocénose et tous ses faciès sont particulièrement menacés par les actions anthropogènes directes ou indirectes avec renforcement possible de ces actions par des variations climatiques temporaires (BOURCIER, 1986).

* Action anthropogène directe

Sous son aspect typique, la biocénose DC est menacée par un envasement (particules inférieures à 63µm) généralisé du plateau continental. Cet envasement peut être dû aux émissaires urbains non épurés (Marseille rejetait jusqu'en 1987, 40 tonnes par jour de MTS = Matières Totales en Suspension ; Toulon a encore en 1993 des rejets non épurés,...) ; il peut être dû à la construction de routes littorales, de ports protégés par des digues en terre et argile facilement érodées par les tempêtes, de plages artificielles avec sables à bâtir argileux (Toulon : plage artificielle du Mourillon installée en 1964).

Dans la grande rade de Toulon, la sédimentation de toutes ces particules fines a entraîné outre la destruction de l'herbier de Posidonies, la disparition de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers sur une zone assez vaste (zone circulaire de 1 km de diamètre), la formation d'un écotone du DC vers la biocénose des Vases Terrigènes Côtiers et à la périphérie, d'un autre écotone vers la biocénose des fonds Détritiques Envasés (DE) sur une zone beaucoup plus vaste (4 km de diamètre) (BOURCIER *et al.*, 1979 ; NODOT *et al.*, 1984). Dans la baie de Cassis, entre 1966 et 1981, l'envasement a augmenté de 1 % par an en moyenne ce qui était dû surtout à l'effet lointain (11 km) de l'émissaire d'eaux usées, alors non traitées, de Marseille et dans lequel était détourné le petit fleuve côtier Huveaune, durant les mois d'été. Cette vaste zone, originellement occupée par la Biocénose DC s'est envasée et est maintenant préférable aux biocénoses, très dégradées des Vases Terrigènes Côtiers ou des fonds Détritiques Envasés (JORAJURIA, 1980 ; BOURCIER, 1982). A partir de 1973 (BELLAN *et al.*, 1975), on a observé sous l'effet des rejets de l'émissaire et du détournement de l'Huveaune, l'extension progressive de peuplements qualifiés de "subnormaux" (BELLAN, 1967) au détriment de la biocénose du Détritique Côtier (PICARD, 1965). Ces peuplements occupent une superficie de l'ordre de 30 km² (PICARD, 1978).

* Action anthropogène indirecte

Dans la baie de la Ciotat-Les Lecques, en plus de l'action anthropogène directe de l'émissaire de la Ciotat et des chantiers navals, très actifs alors, on constatait, une action anthropogène indirecte : en effet, fin juillet 1982, de très violents incendies ont ravagé les pinèdes situées au nord-ouest de la baie (incendies d'origine criminelle) laissant la terre à nu. Au cours de l'automne de la même année de très violents orages ont raviné les collines amenant toutes les matières fines des terres arables directement dans la baie, l'envasement de la Biocénose DC est passé entre 1972 et 1982 de 14 % à 25 % (BOURCIER, 1986).

* Action des modifications climatiques.

Toujours dans la baie de la Ciotat-Les Lecques, une troisième action antérieure aux incendies est intervenue. Les dépôts de fractions fines, ont été favorisés par une fréquence, une durée, une vitesse anormalement faible du mistral (vent de nord-ouest habituellement dominant) ; cette "déficience" du mistral a duré de 1968 à 1977. Un exemple analogue est décrit au nord du golfe de Marseille, par SALEN-PICARD, 1983).

Si les sédiments fins alimentant ces fonds de décantation sont chargés de polluants, apparaissent successivement les espèces bioindicatrices d'instabilité et les espèces bioindicatrices de pollution (BOURCIER, 1980 ; 1982 ; 1986 ; NODOT *et al.*, 1984). Certains fonds exploitables pour la pêche, comme les fonds à violets (*Ascidies Microcosmus vulgaris*) peuvent disparaître par excès d'envasement. De même, les fonds chalutables du plateau continental qui sont le plus souvent le support de cette biocénose peuvent voir leur productivité fortement diminuée par cet excès d'envasement et surtout par sa rapidité.

La biocénose des fonds Détritiques Côtiers est également menacée de disparition à partir de ses horizons inférieurs ; en effet, l'excès d'envasement entraîne une sorte de "transgression" de la biocénose des fonds Détritiques du Large (DL) qui remonte bathymétriquement aux dépens de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers : à Cassis, en six ans l'écotone de la transition DC/DL est remonté de - 95m à - 84m.

2. 6. 2. Effets sur les faciès de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers

L'envasement généralisé du plateau continental étant concomitant d'une plus grande turbidité des masses d'eau, la lumière pénétrant plus difficilement en profondeur, tous les faciès des fonds Détritiques Côtiers à algues calcifiées sont en régression. Ces faciès survivent à moindre profondeur tout en diminuant leur aire de répartition, leur remontée bathymétrique se poursuit jusqu'à l'incompatibilité avec les facteurs rhéologiques induisant ces faciès. Ceci est valable aussi bien pour les faciès à Peyssonéliciées calcifiées libres sur le fond (BOURCIER, 1982 ; 1986) que pour les faciès de Maërl (BOURCIER, 1986).

De même, et pour la même raison, on assiste à la disparition du faciès à grands bryozoaires ; en effet, ceux-ci peuvent mourir par un véritable étouffement de leurs zoécies, ou par ennoyage trop rapide de la base de leurs colonies (BOURCIER, 1980), ou encore, à cause d'un changement rhéologique, les bryozoaires peuvent alors basculer sur le fond et mourir rapidement ennoyés dans la fraction vaseuse. Ceci est intervenu dans la baie de la Ciotat lors de la construction de

nouveaux môles, digues, jetées et du nouveau port de plaisance (PICARD et BOURCIER, 1976).

2. 6. 3. Effets sur les biocénoses des fonds Détritiques Envasés et des Vases Terrigènes Côtiers

Ces deux biocénoses étant inféodées à des fonds de décantation, elles sont, elles aussi, particulièrement exposées à toutes sortes de dépôts : polluants, matières organiques, pesticides, métaux lourds, ... aboutissant à des fonds pollués, voire azoïques.

2. 6. 4. Effets sur les biocénoses des fonds Détritiques du Large

La biocénose des fonds Détritiques du Large semble moins exposée aux menaces issues principalement du continent. Cependant, elle peut localement subir les décharges des matériaux de dragages portuaires comme à Toulon, au dessus de la "tête" du Canyon sous-marin.

Pour cette biocénose, seul son faciès à *Leptometra phalangium* peut subir des fluctuations et des déplacements en fonction des variations des courants de fond dues aux actions anthropogènes venant de la côte. Ainsi, au nord-ouest du canyon de la Cassidaigne on observe depuis 1980, le déplacement de ce faciès vers l'ouest, suite au détournement permanent du fleuve côtier Huveaune dans le nouveau collecteur de Marseille-Cortiou.

2. 7. Les biocénoses Bathyales et Abyssales

Pratiquement seules les menaces induites atteignent ces fonds, elles n'en sont que plus dangereuses car difficiles à cerner, à étudier et à limiter.

Les particules les plus fines atteignent la plaine profonde, transportant avec elles les molécules de polluants adsorbées à leur surface. ARNOUX *et al.* (1982 a et b) ont mesuré des taux non négligeables de détergents dans le sédiment à plus de 2000 m de profondeur, au centre du bassin nord occidental. Dans le canyon de Toulon, les effets de la décharge des rejets de dragage du port de Toulon dans la tête du canyon, entre 250 et 500 m, se font sentir jusqu'à 2000 m de profondeur et se traduisent par la présence d'espèces bioindicatrices de matière organique et, plus généralement, de perturbations d'origine anthropique telles que *Thyasira flexuosa*, *Myrtea spinifera*, *Choetozone setosa* jusqu'à ces profondeurs

On récolte d'ailleurs dans ces fonds, outre les scories abondantes sur les anciennes routes des navires à charbon, de nombreux détritiques coulés provenant soit de la côte par flottaison, soit des rejets effectués par les bateaux en pleine mer.

Les chalutages intensifs du faciès à *Isidella* provoque un déséquilibre dû à la raréfaction des petits sélaciens prédateurs qui vivent et accrochent leurs oeufs aux tiges d'*Isidella* : il s'ensuit une augmentation des stocks de crevettes qui peut paraître à première vue une conséquence favorable mais dont on connaît mal les conséquences à long terme sur l'équilibre de la communauté.

On peut penser que ces fonds, dont le renouvellement des eaux est très faible, dont la faune est pauvre et dispersée mais d'une grande originalité sont très fragiles et les perturbations peuvent y avoir des conséquences fatales. Des scénarios catastrophes sont connus prévoyant l'anoxie de ces fonds à l'horizon 2050 (BETHOUX, 1989).

2. 8. La faune interstitielle et le méiobenthos

D'après FENCHEL et RIEDL (1970), la profondeur d'enfouissement de la discontinuité Redox dépend fondamentalement de l'équilibre "apports nutritifs-flux d'oxygène dans les interstices". De cet équilibre dépend la nature des peuplements interstitiels et/ou méiobenthiques. Si la discontinuité est profondément enfouie, la faune interstitielle (et/ou méiobenthique) sera de type oxybiotique : faune riche, diversifiée avec prédominance de copépodes harpacticoïdes accompagnés d'ostracodes, de gastéropodes opisthobranches ou de prosobranches (*Caecum*, *Omalogyra*) (POIZAT, 1978). Au contraire, si la discontinuité Redox est à proximité ou même à l'interface eau libre-sédiment, la faune interstitielle (et/ou la méiofaune) sera de type thiobiotique : faune moins variée, avec prédominance de nématodes accompagnés de certains turbellariés, d'oligochètes, de gnathostomulides : gastrotriches adaptés au "Sulfid System" (POWELL, 1989 ; POWELL *et al.*, 1980). L'équilibre "apports nutritifs-flux d'oxygène dans les interstices" est précaire et peut être rompu soit dans le sens d'une meilleure oxygénation du sédiment privilégiant l'oxybios, soit au contraire dans le sens d'un étouffement du substrat, privilégiant le thiobios (MEYERS *et al.*, 1988).

Tout ce qui concourt à l'établissement (ou à la généralisation) de peuplements thiobiotiques dans les substrats littoraux par anoxie (remontée de la discontinuité Redox) constitue une menace pour l'environnement côtier et sa faune interstitielle (POIZAT, 1985) :

- * affinement de la taille des particules sableuses et surcroît d'envasement par baisse naturelle ou artificielle de l'hydrodynamisme marin (digues, jetées), occasionnant une réduction de la porosité du substrat ;

- * destruction des herbiers littoraux (algues, posidonies) ainsi que les phénomènes d'eutrophisation (poussées planctoniques anarchiques) du fait des pollutions chimiques (engrais, détergents, ...) conduisant à la formation et à l'accumulation sur les fonds littoraux (surtout ceux affectés par la baisse de l'hydrodynamisme) de matériel organique particulaire. Ce matériel colmate les interstices du sable et provoque l'anoxie du milieu interstitiel (KÜHL, 1971). Cette mise à mal de la faune interstitielle et/ou de la méiofaune par agression directe (produits chimiques) ou indirecte (colmatage des interstices-anoxie) a des conséquences très graves sur la richesse des fonds littoraux : en effet, la méiofaune sert de nourriture à des organismes macrobenthiques (REISE, 1979) elle peut aussi être ingérée par des prédateurs vagiles (poissons, crevettes, mysidacés), par des détritivores ainsi que par des suspensivores lorsqu'elle est mise en suspension (HIGGINS ET THIEL, 1988).

DESÉQUILIBRE ÉCOLOGIQUE PROVENANT DE :

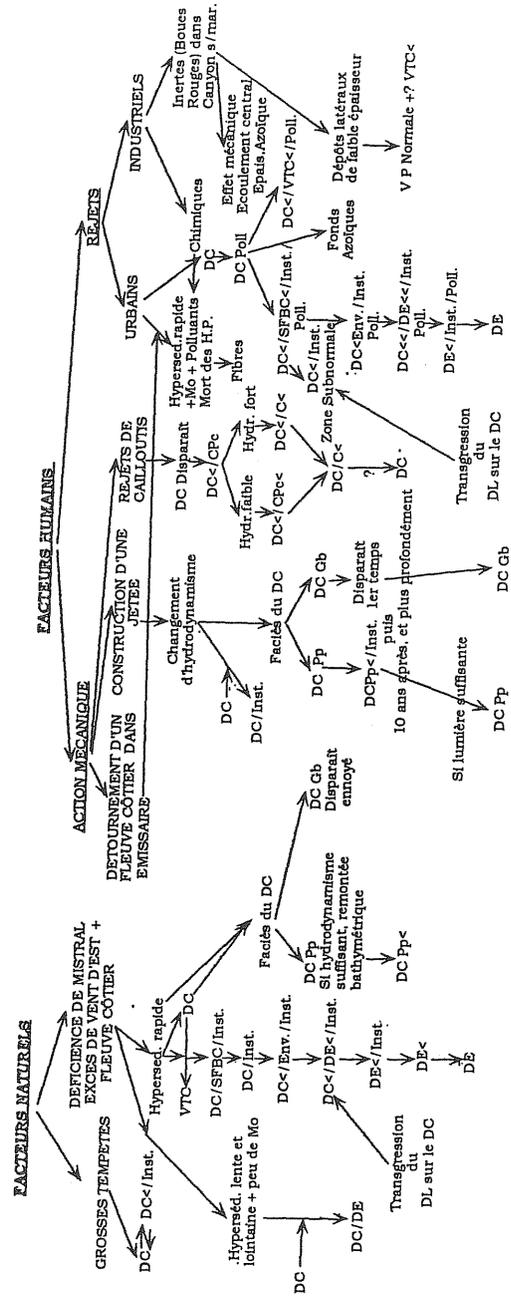


Fig. 9 : Evolution des fonds en fonction des conditions naturelles et humaines (d'après BOURCIER, 1976).

III LES SUBSTRATS DURS : Denise BELLAN-SANTINI

A) Caractéristiques des substrats durs

A propos des phytocénoses terrestres du littoral, GÉHU (1991) insiste sur le fait que géomorphologiquement, les côtes de France sont très variées. Sur la carte qui accompagne son article, on constate que pour plus de la moitié, le littoral marin français est constitué de falaises. Dans la plupart des cas, ces falaises côtières correspondent dans la partie immergée à des substrats rocheux. La côte est alors le plus souvent indentée, prolongée en récifs, îlots, écueils. Si on peut considérer que la moitié au moins du liseré côtier français correspond à des substrats durs, les connaissances accumulées sur ces milieux sont loin d'être en proportion. C'est sur la côte métropolitaine de la Méditerranée que l'on possède les données les plus nombreuses et les plus approfondies tant en terme de connaissance de la structure et du fonctionnement des biocénoses, qu'en terme de dégradation et de protection. Les caractéristiques géologiques déterminent fondamentalement l'existence et la structure des substrats solides suivant que ceux-ci seront durs et compacts, friables ou tendres ; l'action des vagues et des organismes modèlera un tracé général puis des microstructures dans lesquelles les autres facteurs ambiants tels que l'humectation pour les niveaux superficiels, la lumière ou l'hydrodynamisme pour les niveaux sublittoraux se conjuguèrent pour créer de multiples micromilieus aux caractéristiques souvent très tranchées. L'action anthropique n'agira pas de manière uniforme sur ces micromilieus, leur fragilité sera de niveaux différents et la complexité des interactions rendra la compréhension des processus de dégradation longue et complexe, donc la protection difficile. En plus de la corrosion physique des différents types de substrat naturel qui donne des côtes rectilignes ou découpées, à pente douce ou abrupte, à surface dure ou tendre, lisse ou cavitaire, se superposent ou s'associent divers phénomènes biologiques participant à la structure même du substrat tels que la bioconstruction et/ou la biocorrosion.

La biocorrosion concerne essentiellement les substrats carbonatés, elle est l'oeuvre de divers organismes : algues cyanophycées, champignons, spongiaires, polychètes, mollusques, échinodermes...

Si la bioconstruction et la biocorrosion participent au modèle général du littoral rocheux (corniches, récifs), elles modèlent surtout sa structure et son état de surface, puisque la plupart des substrats bioconstruits ou biocorrodés présentent une surface lapiazée ou franchement cavitaire avec des grottes et des tunnels qui sont parfois de grand volume.

L'ensemble de ces cavités métriques ou millimétriques développe non seulement les surfaces disponibles à l'installation de la flore et de la faune sessile mais fournit des abris à la faune vagile et constitue ainsi un important facteur d'enrichissement biologique des substrats durs.

B) Facteurs abiotiques dominants.

Les facteurs climatiques (généraux) et édaphiques (locaux) n'agissent pas de la même manière et n'ont pas la même importance au niveau des substrats durs et des substrats meubles.

L'humectation qui définit les niveaux superficiels, conditionne sur substrat dur une zonation très stricte puisque la porosité y est extrêmement faible. L'humectation est directement fonction de la force des vagues et des houles, c'est-à-dire de l'apport d'embruns ou d'eau projetée et de l'évaporation provoquée par le vent et l'ensoleillement. Toute modification physique du facteur hydrodynamique et de la nature du substrat apportera donc des modifications à ce facteur.

La lumière est dominante dans les hauts niveaux immergés, domaine privilégié des végétaux. De son intensité, de sa composition dépendent la quasi-totalité des peuplements végétaux et animaux. L'altération de ce facteur par augmentation de la turbidité induira des troubles graves dans la distribution et la composition des peuplements végétaux et animaux pouvant aller jusqu'à leur disparition complète.

Le facteur hydrodynamique comprend l'agitation de surface et les courants de fond. En dehors de l'impact de l'agitation de surface sur l'humectation dans les niveaux supérieurs Supralittoral et Médiolittoral le facteur hydrodynamique intervient par sa force et sa direction dans les niveaux inférieurs : essentiellement l'Infralittoral et à un moindre degré le Circalittoral.

Lorsque le facteur hydrodynamique est trop violent, il est responsable de l'arrachage des organismes, par contre lorsqu'il est modéré, il facilite la dispersion des organismes, l'apport d'oxygène et de nourriture ainsi que l'évacuation des déchets (MARINOPOULOS, 1988).

Il est à noter d'autre part, que la modification de son intensité ou de sa direction peut agir sur la nature même du substrat car sa neutralisation peut aller jusqu'à provoquer l'ensablement et l'enfouissement des substrats durs.

La salinité et la température agissent de la même manière sur les peuplements de substrat dur et de substrat meuble.

C) Caractéristiques des peuplements

La distribution des peuplements de substrat dur répond à un schéma qui prend en compte deux orientations croisées de distribution : une zonation très stricte en fonction de la décroissance des facteurs lumière et hydrodynamique qui agit surtout sur les algues de la strate élevée et une disposition en pièces de puzzle en fonction de la qualité et de l'orientation des substrats (MARINOPOULOS, 1988). Les peuplements de substrat dur sont dominés qualitativement et quantitativement par les végétaux dans les étages Infralittoral et (à un moindre degré) Circalittoral ; leur structure est complexe, elle présente plusieurs strates, des épibioses de niveaux élevés et une importante faune interstitielle plus ou moins vagile.

Les réseaux trophiques sont complexes avec tous les niveaux représentés et interférant fortement dans la production générale de ces milieux.

Hors de l'herbier de Posidonies, les biocénoses présentant les productivités les plus fortes se trouvent sur substrat dur.

L'ensemble de ces caractéristiques montre d'une part, la fragilité des peuplements de substrat dur et d'autre part, le danger de leur altération et la difficulté de leur protection.

D) Biocénoses et associations :

Nous n'entrerons pas ici dans les problèmes de nomenclature suivant que l'on considère des associations végétales (BOUDOURESQUE, 1971a ; GIACCONE, 1987), ou des communautés, biocénoses ou assemblages (PÉRÈS, 1982). Nous présenterons les unités de peuplement telles qu'elles sont le plus souvent caractérisées en Méditerranée (PÉRÈS et PICARD, 1964 ; PÉRÈS, 1982 ; ROSS *et al.*, 1984 ; BELLAN-SANTINI, 1985).

Pour plus de commodité, nous énumérerons rapidement les grandes unités de peuplement suivant la zonation établie par PÉRÈS et PICARD, 1964) ; une abondante littérature décrivant en détail ces unités de peuplement, leurs subdivisions, fournissant les listes d'espèces qui les composent, expliquant leur dynamique et leur fonctionnement est référencée dans les Rapports et Procès Verbaux de la Commission Internationale pour l'Etude Scientifique de la mer Méditerranée, Comité du Benthos publiés tous les deux ans.

1. Supralittoral (Fig. 10)

Biocénose de la roche supralittorale.

Cette biocénose est riche en cyanophycées et chlorophycées épilithes et endolithes. Ce sont les cyanophycées qui donnent à cet étage sa couleur bistre caractéristique, sa surface est fortement lapiazée lorsque le substrat est calcaire. Les espèces dominantes sont : *Verrucaria symbalana* et *V. maura* (lichens) ; *Ligia italica* (isopode), *Melaraphe* (= *Littorina*) *neritoides* (gastéropode).

2. Médiolittoral

On distingue deux horizons liés au degré d'humectation.

* Horizon supérieur, Biocénose de la roche médiolittorale supérieure :

Les espèces dominantes sont : *Chthamalus stellatus* (crustacé cirripède), *Patella rustica* (= *P. lusitanica*) (gastéropode), *Patella ferruginea* (gastéropode, espèce rare), des cyanophycées épilithes et endolithes.

Cette biocénose présente des faciès algaux, les trois plus fréquents sont : le faciès à *Bangia atropurpurea*, le faciès à *Porphyra leucosticta*, le faciès à *Rissoella verruculosa* (espèce calcifuge).

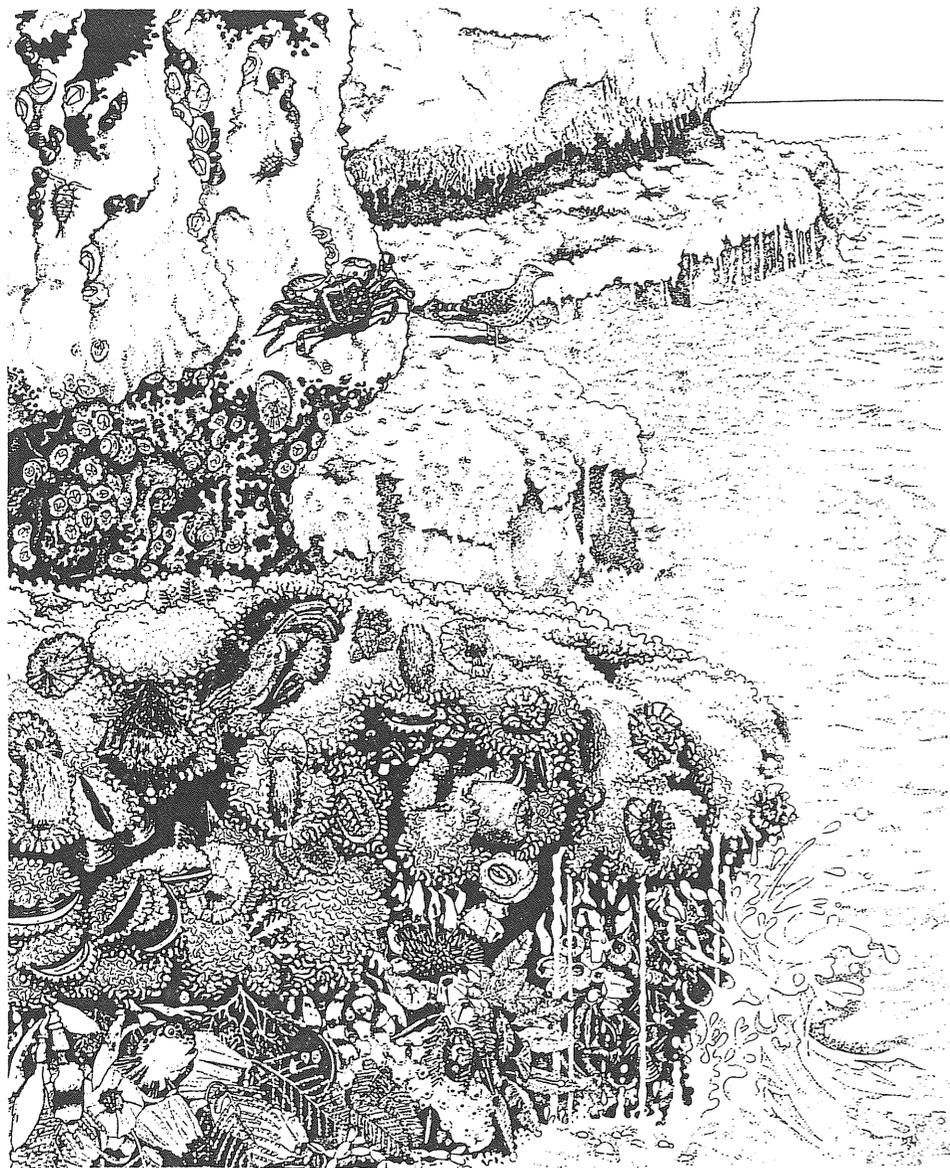


Fig. 10 : Aspect typique du Supralittoral et du Médiolittoral (d'après ROS, OLIVELLA, GILL, 1984).
(reproduit avec l'autorisation de l'éditeur)



Fig. 11 : Aspect typique des fonds d'algues photophiles (d'après ROS, OLIVELLA, GILL, 1984).
(reproduit avec l'autorisation de l'éditeur)

* Horizon inférieur, Biocénose de la roche médiolittorale inférieure :

Cette biocénose est surtout caractérisée par la présence de mélobésiées : *Lithophyllum lichenoides* (= *Lithophyllum tortuosum*), *Neogoniolithon notarisii*, et des deux mollusques *Patella aspera* (gastéropode) et *Lepidochitona (Middendorfia) caprearum* (polyplacophore). C'est à ce niveau que l'on trouve la formation bioconstruite "encorbellement à *Lithophyllum lichenoides*" (cf. paragraphe IV de ce chapitre). Une faune abondante vit dans les anfractuosités de la roche, le plus souvent ce sont des espèces atteignant leur optimum de développement dans l'Infralittoral, mais trouvant là suffisamment d'eau pour vivre en enclave : *Miniacina miniacea* (foraminifère), divers *Syllis* spp. (polychètes), divers *Hyale* spp. (amphipodes), *Acanthochitona fascicularis* (polyplacophore), *Musculus costulatus*, *Cardita calyculata* (pélécytopodes). Cette biocénose présente de nombreux faciès locaux : encorbellement à *L. lichenoides* faciès à *Neogoniolithon notarisii*.

3. Infralittoral (Fig. 11, 12)

Biocénose des Algues Photophiles. C'est une biocénose d'une grande richesse, regroupant plusieurs communautés algales et présentant trois horizons distincts (MARINOPOULOS, 1988). Dans l'horizon superficiel on trouve de nombreux faciès dont les plus importants sont ceux à :

- *Cystoseira stricta* ou ses vicariantes (*C. mediterranea*,...) : lumière forte, eau pure, mode agité ;
- *Cystoseira crinita* : lumière forte, mode plus calme ;
- *Padina pavonica* : lumière forte, mode calme ;
- *Schottera nicaeensis* (= *Petroglossum nicaeense*) : lumière atténuée, eau pure, mode agité ;
- *Udotea petiolata* et *Halimeda tuna* : lumière atténuée, eau pure ;
- *Corallina* spp. : lumière forte, mode ± agité, pureté de l'eau variable ;
- *Ulva rigida* : lumière forte, eau impure ;
- *Lithophyllum incrustans* : milieux perturbés ;
- *Mytilus galloprovincialis* : milieux en mode agité ou perturbés, apports organiques nécessaires.

Dans l'horizon moyen, la richesse spécifique et la diversité sont élevés, les faciès à hydriques dominant

- faciès à *Aglaophenia* spp.

L'horizon profond qui se développe à partir de 15 m contient déjà de nombreuses espèces coralligènes. Ce sont les faciès à gorgones (*Eunicella*) qui dominant.

Cette biocénose est riche en organismes plus ou moins strictement caractéristiques de biocénose ou de faciès. Elle comprend le plus souvent plusieurs strates, de nombreuses épibioses et une partie concrétionnée plus ou moins cavitaire. On y récolte plusieurs centaines d'espèces avec toujours comme groupes principaux : les algues, les polychètes, les mollusques et les crustacés. Les interactions entre les espèces y sont multiples et complexes. La production y est

élevée et le réseau trophique complexe et ouvert sur les autres biotopes de substrat dur et de substrat meuble par exportation de matériel organique (proies, déchets,...)

4. Circalittoral

Biocénose du Coralligène (cf. paragraphe IV).

Biocénose climacique prenant des aspects variés et présentant des faciès multiples, le Coralligène typique est constitué par un bioconcrétionnement très développé, composé d'algues calcaires, d'animaux constructeurs à squelette calcaire (bryozoaires, spongiaires) à tubes (polychètes serpulides) ou à tests (mollusques,...), cimenté et colmaté, induré par recristallisation. De nombreuses cavités sont peuplées par une riche faune et servent de refuge à la faune mobile de la strate externe.

Certains faciès ont été décrits tels ceux à :

- *Cystoseira zosteroides* ;
- *Parazoanthus axinellae* ;
- *Corallium rubrum* ;
- *Paramuricea clavata* ;
- *Eunicella* sp.

Suivant la décroissance du gradient lumière se succèdent ensuite deux communautés :

- grottes semi obscures ;
- grottes obscures.

Ces grottes sous-marines représentent un jalon entre la faune des milieux ouverts, riche et abondante et la faune anchialine rare et très souvent modifiée par rapport aux espèces extérieures, elles peuvent être considérées comme des enclaves des milieux aphotiques (HARMELIN *et al.*, 1985).

L'ensemble de ces peuplements constitue des paysages de haute valeur esthétique et parfois d'un grand intérêt économique.

5. Bathyal

Biocénose des coraux profonds :

Biocénose mal connue, à base de coraux ahermatypiques : *Lophelia pertusa* et *Madrepora oculata*, elle se développe sur les pointements rocheux qui émergent de la vase profonde. Elle est très sensible à l'extension ou au déplacement de cette vase.

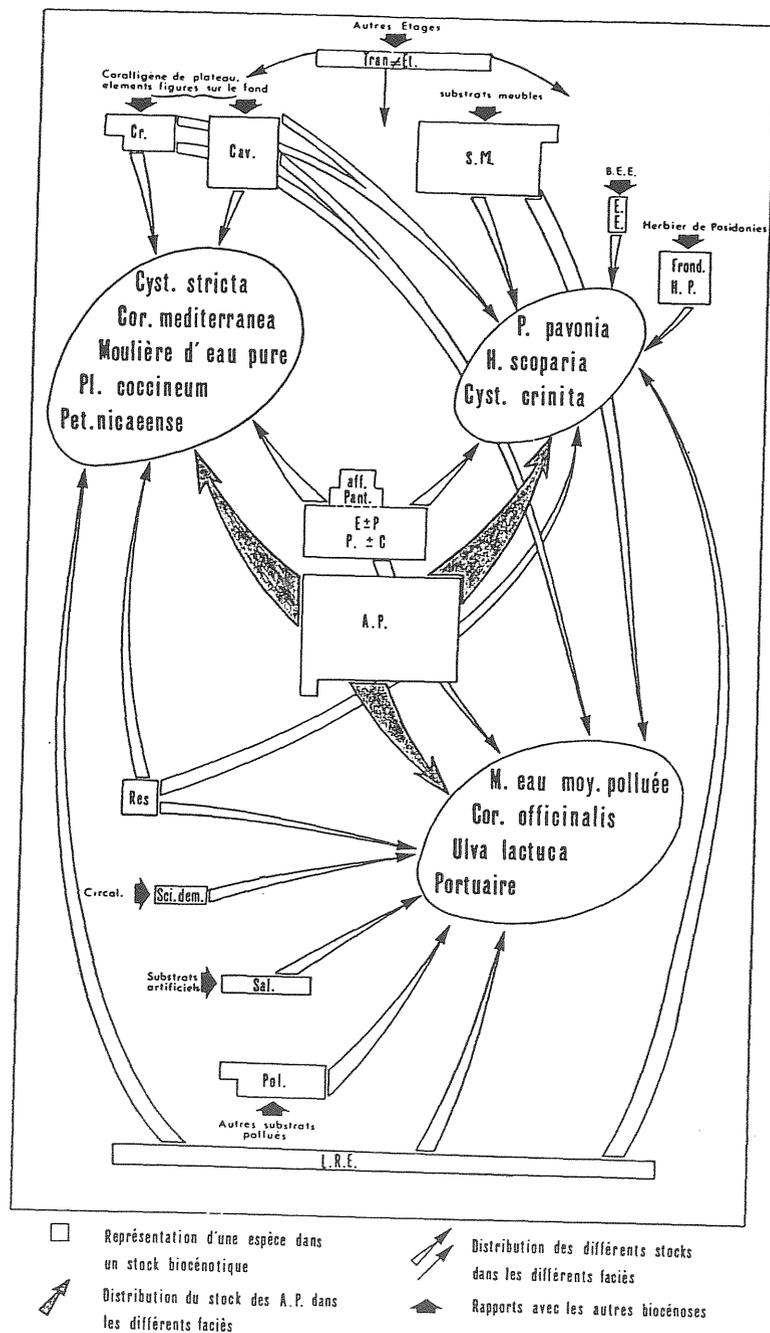


Fig. 12 : Répartition des différents stocks biocénétiques de la Biocénose des Algues Photophiles (Bellan-santini, 1969).

E) Menaces sur les biocénoses de substrat dur.

Les peuplements de substrat dur sont extrêmement fragiles à cause de la complexité de leur structure et de leur fonctionnement, de leur haut niveau de production, de leur place dans le réseau trophique général comme producteurs primaires essentiels (pour le peuplement à *Cystoseira mediterranea* on a calculé : la production primaire : 900g C-m² an⁻¹ ; biomasse >1000g Cm² (ROSS *et al*, 1984)) ; de leur richesse en petite faune vagile (polychètes, crustacés, mollusques) participant aux échelons secondaire et tertiaire du réseau trophique littoral général. Ces peuplements sont de plus, sensibles à la plupart des atteintes du milieu.

- Aménagement du liseré côtier : enrochements de quais ou soubassements de constructions avec colmatage au ciment des anfractuosités, protection par des blocs de matériaux artificiels qui constituent un moindre mal par rapport aux remblais sédimentaires car ils présentent de nouvelles surfaces de peuplement. La construction de digues ou d'épis provoque la modification de l'hydrodynamique locale, et agit sur les zones rocheuses voisines. Le déplacement de sédiments peut provoquer l'ensablement ou l'abrasion des substrats rocheux.

- Le ruissellement des eaux de lessivage terrestre sur les hauts niveaux provoque directement la mort de certains organismes mais induit aussi de graves perturbations par la prolifération d'algues vertes unicellulaires ou pluricellulaires, la pullulation de ces algues entraîne celle des brouteurs qui, lorsque les algues sont endolithes peuvent accélérer la biocorrosion du lapiaz supralittoral ou médiolittoral.

- Le piétinement et la récolte des espèces pour leurs qualités commerciales ou esthétiques peuvent aller jusqu'à la destruction massive de grandes surfaces (récolte à la dynamite ou au marteau piqueur des dattes de mer (*Lithophaga lithophaga*) sur certaines côtes italiennes, destruction quasi drastique de certains tombants à Corail rouge). Ces espèces sont pour la plupart plus ou moins protégées et leur récolte est réglementée ou interdite. Cette récolte a souvent entraîné la destruction des biotopes qui les abritent. Actuellement leur protection, surtout vis à vis de la récolte individuelle sauvage se fait aussi et mieux, par l'intermédiaire de la protection de l'ensemble de la biocénose.

- L'introduction puis le développement d'espèces étrangères au milieu qui, compte tenu de la diversité des conditions ambiantes, peuvent trouver les conditions optimales à leur développement et représenter un réel danger pour les peuplements autochtones (MEINESZ et HESSE, 1991)

- Certaines activités sportives. Il est à noter que certains tombants, écueils ou grottes sont, en raison de leurs qualités esthétiques, surveillés par les plongeurs en scaphandre autonome, ce qui a pour conséquence, en plus des récoltes qui finissent par devenir importantes, de perturber le comportement des animaux (réactions de fuite) donc l'équilibre des communautés.

- Rejets de substances toxiques liquides : il faut distinguer, dans les rejets d'eau polluée, divers effets dont les conséquences ne sont pas toutes identiques et n'ont pas la même extension.

* élimination des espèces les plus fragiles et développement des espèces résistantes entraînant une "monotonisation" des fonds. Cette élimination peut se faire suivant différentes modalités : intoxication rapide létale des populations, perturbations chroniques des grandes fonctions physiologiques entraînant la disparition progressive de l'espèce.

* diminution de la transparence de l'eau, soit à cause des particules fines charriées par le rejet, soit à cause de la production planctonique découlant de l'eutrophisation du milieu. On assiste alors à une perturbation de la zonation et à une remontée potentielle des espèces et des communautés les plus profondes, celles-ci ne pouvant parfois pas s'installer ou survivre car les autres facteurs tels que l'hydrodynamique ne le permettent pas.

* développement en foules de certaines espèces résistantes perturbant l'équilibre des communautés stables (échinodermes, moules).

- Les rejets de matériel solide pollué ou non. Le matériel solide organique ou non, contenu dans un effluent liquide ou de boue ou rejeté directement sous forme de "rejets de dragage", lorsqu'il est en suspension dans l'eau, gêne la respiration et la collecte de nourriture des organismes filtreurs et peut empêcher leur survie. Vis à vis des peuplements, les sédiments ont plusieurs actions : en milieu agité, ils abrasent les surfaces et en milieu calme, ils colmatent les cavités, ce qui est particulièrement dangereux pour le Coralligène. De grandes surfaces de Coralligène ont été ainsi détruites, à proximité des émissaires. La disparition par colmatage ou intoxication des espèces filtreuses constructrices du concrétionnement de base du faciès à *Cystoseira stricta* de la Biocénose des algues Photophiles est une des premières manifestations de la régression de ce faciès.

- L'utilisation de certains moyens de récolte tels que les explosifs ou les engins traînant lourds peuvent être dangereux aussi pour les substrats durs car ils ébranlent et font s'écrouler les systèmes cavitaires, voire, les détruisent totalement.

F) Effets sur les biocénoses

1. Biocénose de la roche supralittorale

Plusieurs types d'atteintes peuvent être diagnostiqués dans cet étage.

- le piétinement et l'abandon de débris de tous ordres ainsi que le lessivage par l'eau de ruissellement vont apporter des substances toxiques ou nutritives qui activent alors le développement des algues qui vont elles-mêmes favoriser la multiplication des brouetteurs destructeurs ;

- la réduction des surfaces naturelles par bétonnage et parfois la création de nouveaux substrats durs plus ou moins artificiels.

2. Biocénose de la roche médiolittorale

Les atteintes sont du même ordre que celles que l'on rencontre dans l'étage supralittoral. Il s'y ajoute celles plus directement liées à l'eau. Si l'eau est polluée ou chargée de matières en suspension les peuplements peuvent subir de gros dégâts pouvant aller jusqu'à la destruction et la mort de l'encorbellement à *Lithophyllum lichenoides*. Si le facteur hydrodynamique est modifié par les aménagements du

liseré côtier, on peut aussi assister au remplacement ou à la destruction de certains sites ou peuplements.

3. Biocénose Infralittorale

Les atteintes aux peuplements de l'Infralittoral sont les plus nombreuses et les plus graves. Elles vont, depuis la détérioration très locale par les récoltes sauvages à but ludique (herbier d'algues) ou gastronomique (récolte d'oursins ou de moules) jusqu'à la destruction quasi totale d'espèces et de peuplements du liseré côtier à cause de la pollution des eaux lors du rejet d'un émissaire urbain d'eau usée (ARNOUX et BELLAN-SANTINI, 1972) ou dans une zone industrielle (BELLAN-SANTINI et DESROSIERS, 1977). Tous les types d'atteintes au milieu marin se rencontrent au niveau de cette biocénose : action directe par suroccupation, rejets de tous les types d'émissaires, constructions, bétonnage, aménagements côtiers.

Ces nombreuses atteintes au milieu sont de plus, extrêmement graves car l'Infralittoral rocheux est la zone présentant la plus forte productivité du milieu marin après l'herbier de Posidonies. C'est surtout une biocénose de grande production végétale avec une importante formation de matière organique allant enrichir l'ensemble des écosystèmes littoral et profond.

La diversité spécifique y est aussi très élevée et on observe lorsque les peuplements sont atteints par la pollution une très forte baisse de cette diversité aboutissant à une "monotonisation" vers un peuplement constitué essentiellement d'espèces très résistantes, à large répartition écologique

4. Biocénose Circalittorale

La biocénose du Coralligène constituant une formation remarquable très typique de la Méditerranée, son étude fait l'objet d'un chapitre particulier.

5. Biocénose des coraux profonds

On ne connaît pratiquement rien de l'action humaine sur le peuplement, si ce n'est l'action généralisée de l'envasement et de la pollution de la masse des eaux de Méditerranée. L'augmentation de la puissance des chalutiers qui traînent leurs engins sur le pourtour, souvent plus riche en crevettes et poissons, des zones à "coraux profonds" a certainement un impact sur l'équilibre de la frange périphérique de la biocénose par arrachement des ramifications les plus fragiles de ces coraux, du moins dans ses sites les moins profonds.

IV. BIOGÉNÈSES REMARQUABLES

A) Les bioconcrétionnements littoraux de Méditerranée : Jacques LABOREL, Charles-François BOUDOURESQUE, Françoise LABOREL-DEGUEN

1. Notion de bioconstruction

De nombreux animaux et plantes marins possèdent un squelette calcaire adhérent au substrat et qui, par superposition et fossilisation des parties mortes, peut édifier une roche d'origine biologique appelée "bioconstruction", "bioconcrétionnement" ou "formation bioconstruite". De telles formations peuvent occuper un volume important et communiquer des caractéristiques morphologiques, biologiques et géologiques particulières à leur environnement initial. Le type le plus connu en est le récif corallien.

Les bioconstructions ne sont pas permanentes dans le temps, mais en perpétuelle évolution. A la croissance des organismes à squelette réalisant la trame de l'édifice (constructeurs primaires) s'ajoutent des remplissages biologiques (constructeurs secondaires) biodétritiques et sédimentaires (matrices) des cavités internes. Les minéraux constitutifs peuvent subir une évolution *in situ* (cimentation, diagénèse, ...) dont l'étude sort de ce cadre.

L'action adverse des organismes destructeurs (algues perforantes, spongiaires, invertébrés divers) ainsi que des agents physiques et mécaniques d'érosion se fait sentir à tout moment.

Les formations bioconstruites subissent donc une évolution permanente dans le temps qui peut aboutir soit à leur croissance suivie ou non de fossilisation soit à leur destruction.

De la surface vers la profondeur, un assez grand nombre de types de bioconcrétionnements d'origine et de caractéristiques diverses existent en Méditerranée, qui, par leur taille, leur forme et leur couleur, peuvent devenir un élément important du paysage littoral ou sous-marin. Leur présence en un point donné du littoral méditerranéen dépend des conditions climatiques, hydrologiques et sédimentaires et leur survie, essentiellement du développement des activités humaines et des pollutions qui en dérivent.

Si la bibliographie sur ce sujet est relativement abondante, il n'y a eu que peu de travaux de synthèse (PÉRÈS et PICARD, 1952 ; BLANC et MOLINIER 1955 ; LABOREL 1987) dont seul le dernier prend en compte les problèmes de dégradation et de conservation qui caractérisent les préoccupations actuelles.

Nous adopterons le système d'étagement qui a été défini pour la Méditerranée par le Colloque de Gênes (MOLINIER et PICARD 1953 ; PÉRÈS et MOLINIER 1957) et modifié ensuite par PÉRÈS et PICARD (1958, 1964 ; BOUDOURESQUE (1971) et BOUDOURESQUE et FRESI (1976).

2. Différents types de bioconstructions littorales

Sur le littoral méditerranéen français on connaît trois types principaux de bioconcrétionnements superficiels qui sont : l'encorbellement à *Lithophyllum lichenoides*, les trottoirs et plates-formes à Vermets (*Dendropoma petraeum*) et la corniche à *Corallina elongata*.

La plupart des études sur les concrétionnements méditerranéens littoraux ont été faites dans le cadre d'inventaires algologiques ou d'études régionales (DELAMARE DEBOUTTEVILLE et BOUGIS, 1951 ; MOLINIER, 1960). Cependant quelques études ont porté sur la croissance des organismes constructeurs, *L. tortuosum* (= *L. lichenoides*) notamment (BOUDOURESQUE *et al.*, 1972), leur écologie (HUVE, 1963 ; WALTER-LEVY *et al.*, 1959), les aspects géologiques et pétrographiques des concrétionnements réalisés (BLANC et MOLINIER, 1955 ; NESTEROFF, 1965) ou leurs rapports avec les variations du niveau marin (LABOREL *et al.*, 1983).

a) L'encorbellement à *Lithophyllum lichenoides* (Fig. 13)

C'est la formation la plus fréquente du bassin méditerranéen occidental, et celle dont la structure, les peuplements et la répartition ont été le mieux étudiés (PICARD, 1954 ; BLANC et MOLINIER, 1955,...). Elle a été successivement désignée dans la littérature sous les noms de "trottoir à *Tenarea*", "trottoir à *Lithothamnion*", ou de "trottoir à *Lithophyllum tortuosum*".

Zonation : c'est la construction biologique la plus élevée de Méditerranée. On la trouve légèrement en dessus du niveau moyen, dans la zone du déferlement (étage médiolittoral). Quand l'eau est calme le trottoir émerge complètement, son rebord externe se trouvant à 20 ou 30 cm au dessus de l'eau. Cette position élevée est permise par le mode battu et la porosité de la formation. La hauteur au dessus du niveau moyen varie localement en fonction de l'importance de l'agitation. Dans les fissures, encoignures et petites criques ouvertes à la houle du large et abritées des rayons directs du soleil, son développement en largeur et en épaisseur peut s'exacerber.

L'encorbellement se développe sur substrat rocheux dur, qu'il soit calcaire, volcanique ou cristallin, et seulement sur des côtes très battues exposées aux vents dominants.

Agent biologique : l'encorbellement est formé par l'empilement des thalles calcaires de *Lithophyllum lichenoides* (*Rhodophyta*, *Corallinaceae*) généralement désigné de façon erronée dans la littérature sous le nom de *L. tortuosum* (WOELKERLING *et al.*, 1985).

Morphologie : Improprement qualifiée de "trottoir" (terme qui d'après les géographes et en particulier DALONGEVILLE (1977) devrait s'appliquer au véritable

trottoir à Vermets de Sicile (de QUATREFAGES, 1854) la formation à *Lithophyllum lichenoides* devrait être plutôt désignée sous le nom d'"encorbellement" ou de "corniche".

Dans les cas les plus simples on n'observe qu'une dense couverture de thalles sur une hauteur de 20 à 30 centimètres ; il n'y a alors pas de cimentation interne. A un stade ultérieur on observe un bourrelet saillant qui se développe en largeur, pouvant évoluer en une corniche en porte-à-faux de 1 à 2 m de largeur dont la surface supérieure est en général légèrement déprimée par rapport au bord externe. Parfois deux corniches opposées, de part et d'autre d'une crique peuvent se rejoindre et former un pont.

Bien que l'installation du peuplement soit assez rapide, il semble que l'édification d'un encorbellement s'étale sur plusieurs siècles, voire des millénaires et nécessite des conditions de stabilité du niveau marin qui ont été rarement réalisées dans l'histoire récente de la Méditerranée (LABOREL *et al.*, 1983).

Structure interne : on observe trois couches successives sur les encorbellements bien développés dont l'épaisseur relative varie en fonction des conditions physiques et biologiques ainsi que de l'histoire géologique de la région considérée.

- Une couche externe poreuse de couleur rose violacé, formée de coussinets algaux vivants (1), cette couche ne mesure en général que quelques centimètres d'épaisseur et est surtout développée sur la partie la plus externe de la corniche et sur sa surface supérieure. La croissance des thalles a été estimée à 2 à 3 centimètres par an (BOUDOURESQUE *et al.*, 1972).

- Une zone indurée (2) d'épaisseur variable, résultat d'un dépôt de sédiments fins entre les branches des thalles avec formation d'un ciment calcaire microcristallin très dur (micrite). Cette zone montre une structure en couches concentriques séparées par des discontinuités dont la cause, pas entièrement comprise, paraît bien être météorologique (LABOREL *et al.*, 1983). En effet, sur les côtes de Corse et de Provence, des conditions anticycloniques stables peuvent entraîner une baisse de niveau marin de 30 à 40 centimètres pendant un à deux mois d'affilée (la dernière en date étant celle de Janvier-Février 1989). Si de telles émergences se produisent en période hivernale, elles ne semblent pas avoir d'effet sur les peuplements de *Lithophyllum*, si, par contre, elles ont lieu en été, le dessèchement et la chaleur conjugués peuvent tuer les thalles et causer une discontinuité dans la structure de l'encorbellement.

- La surface inférieure de la corniche (3) est morte et recouverte d'assemblages animaux (BELLAN-SANTINI, 1966) et végétaux sciaphiles (FELDMANN, 1937 ; BOUDOURESQUE, 1971b). Parmi les constituants animaux on note divers types d'organismes destructeurs (éponges du genre *Cliona*, dattes de mer du genre *Lithophaga*...) qui perforent la roche, créant des cavités et affaiblissant la construction.

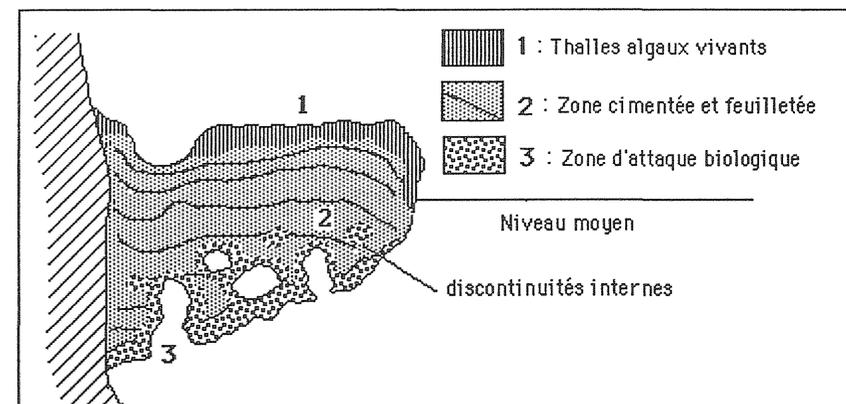


Fig. 13 : Structure interne de la corniche à *Lithophyllum*, d'après LABOREL *et al.*, (1983), modifié.

On remarque qu'une partie de l'encorbellement est toujours située sous le niveau moyen de l'eau dans un biotope où, actuellement, le *L. lichenoides* ne peut plus vivre. Des datations au Carbone 14 ont montré que les dates sont d'autant plus anciennes que les strates de *L. lichenoides* sont plus basses (LABOREL *et al.*, 1983). On en déduit que l'édification des puissants encorbellements que nous connaissons a accompagné la lente remontée du niveau de la mer depuis plusieurs siècles ainsi que, parfois, l'affaissement du socle rocheux.

Répartition géographique : *Lithophyllum lichenoides* est connu de l'Atlantique Nord et dans toute la Méditerranée occidentale où il se développe sur les côtes d'Espagne, d'Afrique du Nord, d'Italie continentale, de Sardaigne et de Sicile, il est, en revanche, rare en Méditerranée orientale. Malgré de nombreuses signalisations les données sont encore incomplètes pour les côtes méditerranéennes françaises, plusieurs survols récents en hélicoptère (pour lesquels nous remercions l'Administration des Douanes françaises) ont mis en évidence la rareté des corniches de grande taille sur nos côtes continentales.

Des encorbellements ont été signalés : dans les Pyrénées orientales (DELAMARE-DEBOUTTEVILLE et BOUGIS, 1951) ; dans les Bouches du Rhône de nombreux éléments de "trottoir" ont été décrits (PÈRÈS et PICARD 1952 ; HUVE 1954) sur les côtes rocheuses de la région marseillaise ; dans le Var, les plus beaux encorbellements sont ceux des îles d'Hyères, îlot de la Gabinière et de la côte ouest de l'île de Bagaud (LABOREL *et al.*, 1983), Grand Langoustier, côte occidentale de la pointe Escampobariou (SICSIC, 1967), des prospections récentes ont montré des corniches dans la région du Dramond ; dans les Alpes maritimes la prospection aérienne a montré la rareté des corniches sans doute due à la diminution de l'importance du Mistral au bénéfice du vent d'est, plus irrégulier, quelques formations ont été observées à l'est d'Agay et au cap d'Antibes (MEINESZ, comm. pers.; WALTER-LEVY *et al.*, 1959) ; en Corse, en l'absence de prospection détaillée hors de la réserve marine du Parc régional de Corse (ANTONA *et al.*, 1981 ; LABOREL *et al.*, 1984) et du Cap Corse (MOLINIER, 1960) on ne peut que signaler

l'abondance des formations à *Lithophyllum lichenoides* le long de la côte occidentale jusqu'à Bonifacio.

Les deux "trottoirs" les plus importants actuellement connus sont celui de la crique de Cala Lititzia (Réserve marine de Scandola) (BIANCONI *et al.*, 1987 ; LABOREL *et al.*, 1984) et celui du Grand Langoustier. Il est certain qu'une prospection systématique permettrait d'ajouter d'autres localisations.

b) Trottoirs et bourrelets à vermetes (Fig. 14)

Décrits des côtes de Sicile (de QUATREFAGES, 1854), leur étude a été reprise il y a une trentaine d'années (PÉRÈS et PICARD, 1952 ; BLANC et MOLINIER, 1955). Leur analogie avec la crête algale des récifs coralliens a été montrée récemment (KEMPF et LABOREL, 1968 ; SAFRIEL, 1974)

Agents biologiques : Les trottoirs et corniches à Vermets sont dus à l'association de *Neogoniolithon notarisi* (Dufour) Setchell et Mason (rhodophycée, Corallinacée) et de *Dendropoma (Novastoa) petraeum* (Monterosato) (gastéropode prosobranchie Vermétidae), souvent désigné dans la littérature sous le nom de *Vermetus cristatus*. Ces deux espèces sont complétées par diverses formes épilithes et endolithes parmi lesquelles le foraminifère fixé *Miniacina miniae* joue un rôle important en remplissant les espaces vides.

Place dans la zonation : Bien que la surface supérieure des trottoirs à Vermets soit découverte par temps calme, elle est située au dessous de celle du trottoir à *Lithophyllum lichenoides*. En effet, quand les deux types de formation coexistent sur le même profil, les premiers thalles de *Lithophyllum* s'observent sur le sommet de l'édifice de vermetes, correspondant avec la limite supérieure de l'étage Infralittoral.

Pour le biologiste comme pour le géographe, la surface de la plate-forme à Vermets constitue donc un excellent repère biologique du niveau moyen de la mer d'où l'intérêt de ces formations aisément fossilisables pour suivre les variations récentes du niveau marin (FEVRET et SANLAVILLE 1966 ; LABOREL 1980, 1987).

Morphologie : Trois types sont connus :

- Le type en "trottoir" ou en "plate-forme" : la structure type décrite à Milazzo (Sicile) par de QUATREFAGES (1854) se présente comme une surface horizontale correspondant avec le niveau moyen de la mer, formée par l'érosion littorale dans un substratum tendre (calcaires, grès éoliens...). La surface en est irrégulière, parsemée de flaques profondes de quelques centimètres, dont le rebord ainsi que le rebord externe de la plate-forme sont recouverts et protégés par une couche de Vermetidés.

Il s'agit donc d'une structure construite mince superposée à une structure d'érosion. Des plates-formes de morphologie identique mais dépourvues de Vermets s'observent d'ailleurs dans diverses régions où ces mollusques ne peuvent se développer, entraînant de fréquentes confusions et erreurs de signalisation (DALONGEVILLE, 1977).

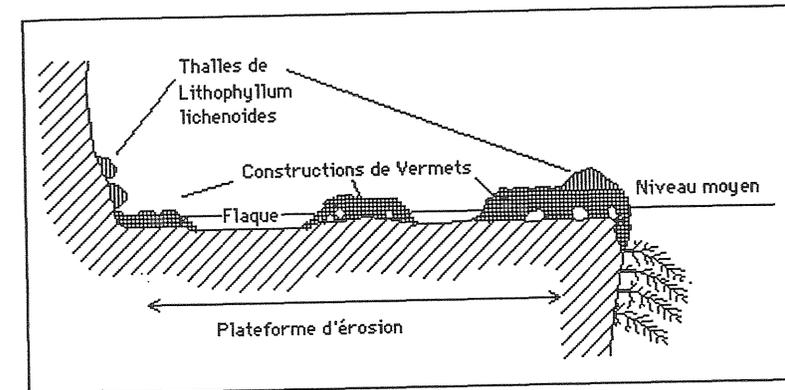


Fig. 14 : Plate-forme à Vermets et algues calcaires, d'après BLANC et MOLINIER (1955).

Le rebord externe construit a tendance à s'élever au dessus de la plate-forme par des piliers plus ou moins irréguliers.

Les parois des dépressions ainsi que la surface verticale située en avant du bord externe portent des peuplements à phéophycées, à base de *Cystoseira* en Méditerranée occidentale ou de *Sargassum* en Méditerranée orientale.

Cette morphologie est commune en Corse, Espagne du Sud, Italie, Sicile et Afrique du Nord (MOLINIER et PICARD, 1953).

- La forme "en corniche" ou "encorbellement" a été décrite dans le Cap Corse par Roger MOLINIER (1955a, b, 1960). C'est un simple bourrelet construit en porte-à-faux sur des roches dures, cristallines ou éruptives et ressemblant à première vue à une corniche à *Lithophyllum lichenoides* située un peu au dessous de son niveau normal.

- La forme en atoll : décrite en Méditerranée orientale, Israël (SAFRIEL, 1974) et en Crète (KELLETTAT, 1979 ; ZIMMERMANN, 1980) constitue des édifices arrondis, déprimés au centre et comparables à certains "boilers" des Bermudes (SAFRIEL, 1974). Cette forme est inconnue sur notre littoral et nous ne la citons que pour mémoire.

Structure interne : elle est dominée par les tubes brun sombre des Vermets, pelotonnés sur eux mêmes et se recoupant les uns les autres et par les thalles blancs et crayeux de l'algue calcaire. Des tests plus ou moins abondants de *Miniacina miniae* se développent dans les interstices et ajoutent des taches rouges bien visibles en section ou en lame mince.

Répartition géographique : formations d'eaux chaudes apparentées à des peuplements tropicaux, les constructions à Vermets sont assez rares sur les côtes de Méditerranée occidentale. Le refroidissement hivernal des eaux de surface et l'influence du Mistral empêchent le développement des *Dendropoma* le long des côtes du golfe du Lion et de la Côte d'Azur française. On les voit en revanche apparaître dans le Cap Corse et, avec une répartition curieusement fragmentaire, le long des côtes occidentales de Corse. L'étude fine de leur répartition, associée à une étude thermique par télédétection, pourrait apporter des précisions sur les mouvements des eaux de surface en Méditerranée occidentale. La formation la mieux décrite, malheureusement disparue est celle d'Albo dans le Cap Corse décrite par Roger MOLINIER, elle a été recouverte dans les années 1960-1970 par une forte épaisseur de sables résultant de l'exploitation de la mine d'amiante de Canari. Nos recherches n'ont montré jusqu'à présent que des bourrelets de très faible taille répartis de façon irrégulière sur les côtes occidentales de Corse.

En Méditerranée orientale la limite septentrionale des formations à Vermets est encore mal connue, le développement maximum se faisant sur les côtes de Crète, de Turquie, de Syrie, du Liban et d'Israël (KELLETTAT, 1979 ; FEVRET et SANLAVILLE, 1966 ; SAFRIEL, 1974 ; ZIMMERMANN, 1980) En mer Égée et en Adriatique, elle semble remonter plus au Nord sur les côtes orientales que sur les côtes occidentales. Sur les rives africaines de Méditerranée leur répartition exacte est encore très mal connue, sauf en Tunisie (MOLINIER et PICARD, 1953, 1954).

c) Le Bourrelet à *Corallina elongata* (Fig. 15)

Décrite du Cap Corse par Roger MOLINIER (1955), cette bioconstruction intéressante et très répandue n'a fait l'objet, malgré son intérêt, d'aucune étude générale et est certainement passée inaperçue dans une grande partie de son aire de répartition.

Agent biologique : la corniche à Corallines est formée par l'accumulation des couches basales encroûtantes d'une rhodophycée Corallinacée branchue et articulée, *Corallina elongata*. D'autres composants animaux et végétaux s'y observent, tels la Corallinacée *Lithothamnion lenormandi* et le foraminifère *Miniacina miniacina*.

Zonation : la corniche à Corallines se développe sur les parois rocheuses verticales, le plus souvent ombragées, à des profondeurs allant de la surface à quelques mètres. Il s'agit donc d'une formation infralittorale liée aux parois ombragées et battues proches de la surface.

Morphologie : contrairement aux formations superficielles, la corniche à Corallines ne forme pas un bourrelet unique mais une série de bourrelets parallèles les uns aux autres. Cependant la forme n'est pas toujours allongées et des constructions sphéroïdales peuvent s'observer.

Très souvent, la corniche supérieure se situe immédiatement au dessous et à l'ombre de la corniche médiolittorale à *Lithophyllum lichenoides*.

Les dimensions atteintes sont très variables : le plus souvent on observe des bourrelets peu consolidés de moins de dix centimètres de diamètre, mais dans certains cas (calanques étroites et peu éclairées, incluses dans de hautes falaises verticales) les corniches ou encorbellements peuvent atteindre près d'un mètre de large sur 40 à 45 cm d'épaisseur. Elles sont alors d'une dureté et d'une résistance extrêmes, très difficiles à attaquer au marteau et au burin (calanques de la côte méridionale de la Baie d'Elbu, Parc régional marin de Corse, réserve marine de Scandola.)

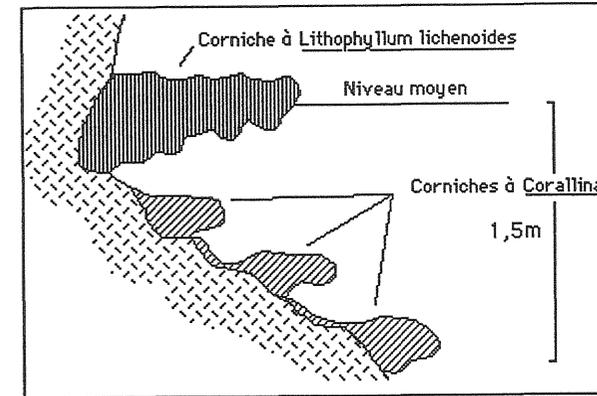


Fig. 15 : Corniches à Corallines, Porticciolo, Corse, d'après BLANC et MOLINIER 1955).

Structure interne : elle montre un empilement de couches minces, très serrées, de couleur blanc pur, parsemée de nombreux tests roses de *Miniacina miniacina*. On y observe aussi des Balanes, des bryozoaires...

Il est important de noter que nos études inédites dans le Parc Régional de Corse ont montré que certains bourrelets à *Corallina* possèdent comme "noyau" les restes cimentés et érodés de corniches plus anciennes à *Lithophyllum lichenoides* qui se sont développées lorsque le niveau marin était plus bas puis ont été enrobées et conservées par les Corallines lorsque le niveau a monté. L'étude systématique du bourrelet de Corallines dans l'optique de l'étude des variations récentes du niveau marin méditerranéen présente donc un intérêt certain. Cependant ce type d'étude est rendu difficile par la grande dureté de la roche à Corallines.

Répartition géographique : l'absence d'études à l'échelle de la Méditerranée ne permet pas de donner actuellement une répartition, qui doit être plus ou moins identique à celle de l'algue constructrice. Les côtes continentales françaises et insulaires, les côtes d'Espagne et d'Italie, ainsi que celles d'Afrique du Nord constituent l'aire de la corniche à Corallines. Bien qu'aucune étude n'ait été effectuée en Méditerranée orientale, nous avons pu récemment constater la présence de petits bourrelets peu consolidés sur les côtes rocheuses de l'île d'Eubée, ainsi que sur les côtes de Crète et de Turquie méridionale. La répartition de la corniche à Corallines est donc vraisemblablement très large en Méditerranée.

3. Protection des concrétionnements littoraux

Des documents anciens (JOUBIN, 1906) laissent entendre que les formations de *L. lichenoides* étaient plus développées dans ce secteur vers la fin du siècle dernier que de nos jours ; de même la plupart des "trottoirs" qui bordent le golfe de Marseille et en particulier ceux dont la reconstitution expérimentale avait été étudiée par HUVE (1954, 1970), ont été progressivement tués par la pollution depuis la fin des années 1950. Le "trottoir" du grand Langoustier a longtemps été le plus remarquable de toutes les côtes françaises, mais depuis une quinzaine d'année il est gravement touché par les eaux de surface polluées en provenance de l'agglomération toulonnaise.

4. Menaces sur les concrétionnements littoraux

Les principales causes de destruction des concrétionnement littoraux paraissent être :

- la pollution des eaux de surface, notamment par les hydrocarbures, la matière organique ainsi sans doute que par l'ion phosphate provenant des poudres à laver qui bloque ou diminue la synthèse des carbonates : dans la région de La Ciotat, des fragments prélevés avant la dernière guerre sur l'île Verte (ROUVIER comm. pers.), comparés au développement actuel de l'algue au même endroit, suggèrent que la croissance actuelle de l'algue pourrait être réduite. L'influence d'eaux de surface dessalées, même légèrement, paraît aussi néfaste. Enfin la biodestruction par les Cliones et les lithophages s'intensifie dans les secteurs de côte soumis à une forte pollution organique (VACELET comm. pers.). Les formations à *Corallina*, espèce plus résistante et formant des peuplements légèrement plus profonds, échappent peut-être à ces influences.

- la destruction des biotopes littoraux et les recouvrements, volontaires ou non, par bétonnage ou apport de sédiments et de débris ont fait disparaître un nombre indéterminé de bio-constructions littorales sur nos côtes. C'est ainsi que plusieurs bourrelets et trottoirs de *Dendropoma* de la côte occidentale du Cap Corse ont été tués et recouverts d'une épaisse couche de sable par les rejets de la mine d'amiante de Canari au cours des trente dernières années (MOLINIER comm. pers.).

- le piétinement par les pêcheurs ou par les touristes qui trouvent sur les encorbellements ou les trottoirs un point de débarquement facile par temps calme est sans doute un facteur supplémentaire de dégradation dont l'effet est encore mal connu. Le très bel encorbellement de Cala Lititzia (Haute Corse) est ainsi fréquemment visité, d'autant plus que l'existence de cette curiosité naturelle commence à être connue du public.

5. Mesures de protection

L'édification d'un encorbellement à *Lithophyllum* ou d'un trottoir à *Dendropoma* sont des phénomènes très lents (de l'ordre du siècle) et leur destruction doit être considérée comme irréversible à l'échelle humaine si la masse de la construction est détruite. Cependant une reprise des peuplements sur le noyau cimenté est possible dans certains cas si les structures elles-mêmes ne sont pas érodées. Des mesures de protection sont donc nécessaires.

Parmi les mesures que l'on peut envisager, il convient dans un premier temps de développer l'inventaire, encore très insuffisant, des formations bioconstruites littorales sur les côtes méditerranéennes françaises de façon à mieux connaître leur extension, leur état de santé ainsi que les menaces directes ou indirectes qui pèsent sur elles. Il conviendrait aussi dans les parcs et réserves comme sur les parties non protégées du littoral de mettre au point une méthode simple d'estimation visuelle ou photographique de la vitalité des diverses formations construites de façon à connaître en permanence leur état de vitalité.

Des études de détail peuvent être consacrées aux aspects floristiques et faunistiques, aux phénomènes de cimentation et de sédimentation interne, à la bioérosion, ainsi qu'à la dynamique des formations dans le temps. Les études basées sur des petits forages et des datations radiométriques sont à encourager particulièrement car elles peuvent être importantes pour l'étude des variations fines des niveaux marins ou des variations climatiques.

Les bioconcrétionnements superficiels étant très sensibles à l'action des eaux polluées en provenance d'émissaires urbains (trottoir du Grand Langoustier), leur étude et leur suivi régulier constituent donc un moyen de déceler et de suivre la dégradation du milieu marin local.

Au niveau du public une information doit être entreprise en raison de l'aspect spectaculaire de certaines de ces formations, de façon à les valoriser aux yeux des visiteurs des parcs et réserves marines comme auprès des différentes catégories d'usagers de la mer.

Le classement de certains concrétionnements de grande taille en "monuments naturels", par arrêté de biotope ou par inclusion dans des réserves encore à créer s'imposera dès que la cartographie sera terminée, permettant ainsi une meilleure protection.

En tout cas, quelle que soit la réglementation adoptée il convient de réaliser que si on laisse aller les choses à leur cours actuel, la plupart de ces formations construites, souvent spectaculaires et d'un grand intérêt scientifique, auront disparu de nos côtes dans quelques dizaines d'années tout au plus.

B) Les herbiers à Phanérogames marines : Charles-François BOUDOURESQUE, Alexandre MEINESZ, Michel LEDOYER et Pierre VITIELLO

Les Phanérogames marines constituent un tout petit groupe (une soixantaine d'espèces) dont les ancêtres, terrestres, sont retournés au milieu marin, il y a 100 millions d'années environ. Malgré leur petit nombre, les Phanérogames marines jouent dans le milieu marin un rôle considérable. Partout où elles sont présentes, ce sont des bâtisseurs d'écosystèmes majeurs.

Les écosystèmes à Phanérogames marines ont en commun un ensemble de caractéristiques :

- (i) Leurs racines (elles descendent au moins à 70 cm de profondeur chez *Posidonia oceanica*) sont capables de remettre en circulation des nutriments plus ou moins démobilisés dans l'épaisseur du sédiment.
- (ii) La matière végétale produite par les Phanérogames marines, riche en cellulose et en composés phénoliques, est difficilement utilisable par des consommateurs directs, de telle sorte que la voie majeure de transfert de l'énergie est celle des détritivores.
- (iii) La juxtaposition d'une production végétale à recyclage lent (la phanérogame elle-même) et d'une production végétale à recyclage rapide (les algues épiphytes des feuilles) réalise un type d'écosystème unique dans la biosphère et explique son exceptionnelle richesse. On remarque en effet que, dans les écosystèmes marins dominés par des algues, seul existe le recyclage rapide, avec pour conséquence de fortes variations saisonnières de la ressource. Inversement, dans les écosystèmes terrestres dominés par des Phanérogames, seul existe le recyclage lent.
- (iv) L'exportation, sous forme de feuilles mortes, de quantités importantes de détritus organiques vers d'autres écosystèmes.

En Méditerranée, cinq espèces de Phanérogames marines peuvent se rencontrer en mer ouverte : *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, *Zostera noltii* Hornemann, *Z. marina* L. et l'immigrant lessepsien *Halophila stipulacea* (Forsskal) Ascherson. Les quatre premières se rencontrent sur les côtes françaises ; la dernière se rencontre en Méditerranée orientale (HARTOG, 1970) et progresse lentement vers la Méditerranée occidentale : elle a été signalée à Malte (HARTOG, 1972) et en Sicile (BILIOTTI et ABDEL-AHAD, 1990).

1. L'herbier à *Posidonia oceanica*

a) Distribution géographique :

Posidonia oceanica est une endémique méditerranéenne stricte ; toutes les signalisations extra-méditerranéennes sont erronées (HARTOG, 1970). L'espèce, et les herbiers qu'elle constitue, est répandue dans la plus grande partie de la Méditerranée, à l'exception des parages immédiats de Gibraltar, de la haute Adriatique, des côtes d'Israël, du Bosphore, de la mer de Marmara et de la mer Noire (MOLINIER et PICARD, 1956 ; HARTOG, 1970 ; LIPKIN, 1977 ; CONDE-POYALES, 1989).

En France, les herbiers sont peu étendus sur le littoral languedocien et catalan (de la Camargue aux Pyrénées), sans doute en raison de la rareté des substrats durs et des mouvements de sédiment trop importants. Les herbiers les plus étendus sont ceux de la rade de Giens, de la baie d'Hyères et de la côte orientale de Corse.

Il ne subsiste que quatre récifs-barrières (BOUDOURESQUE *et al.*, 1985) : baie de Port-Cros (Var), baie du Brusco (Var), Sainte-Marguerite (îles de Lérins, Alpes-Maritimes) et San-Fiorenzu (= Saint-Florent, Haute Corse). On peut y ajouter deux petits récifs-barrières, brièvement mentionnés dans la littérature : avant-port de Centuri et marina di Malfaco (Haute Corse) (MOLINIER, 1960 ; CASTA, 1981).

b) Structure et dynamique :

L'herbier à *Posidonia oceanica*, grâce à la densité de ses feuilles (plusieurs milliers par m²), piège des quantités importantes de sédiment. Les rhizomes réagissent par une croissance verticale de quelques millimètres à quelques centimètres par an (BOUDOURESQUE *et al.*, 1984) et édifient ainsi la matte, ensemble constitué par le lacis des rhizomes et des racines, très peu putrescibles, et par le sédiment qui colmate les interstices (Fig. 16). La matte peut être érodée par l'hydrodynamisme (intermattes). Au cours du temps, la matte s'élève lentement au dessus du niveau initial (1 m par siècle, selon MOLINIER et PICARD, 1952) : son épaisseur peut dépasser 8 m.

Lorsque, près de la côte et en mode calme, l'herbier à *P. oceanica* approche de la surface, l'extrémité des feuilles s'y étale : on parle de récif-frangeant (Fig. 17B). Entre la zone d'émersion des feuilles et la côte, l'eau circule mal, s'échauffe en été, se dessale lors des orages, de telle sorte que les Posidonies y meurent tandis que la poursuite de la croissance en hauteur de l'herbier conduit, côté large, à l'émersion de nouvelles Posidonies : ainsi se constitue un récif-barrière (Fig. 17C), séparé de la côte par un lagon (MOLINIER et PICARD, 1952 ; BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982). Un cas particulier est constitué par le plateau-récifal décrit à San-Fiorenzu (Haute Corse) par BOUDOURESQUE *et al.*, 1985).

En mode battu, la montée de la matte s'interrompt avant que la surface ne soit atteinte ; une pénélaine de matte morte se constitue (Fig. 18) (MOLINIER et PICARD, 1952).

c) Ecologie :

Posidonia oceanica se rencontre dans l'étage infralittoral, qu'il caractérise, entre la surface et 30-40 m de profondeur. Il vit dans l'intervalle de température 9-30°C (BEN ALAYA, 1972 ; AUGIER *et al.*, 1980) et ne supporte pas la dessalure (BEN ALAYA, 1972). La floraison de *P. oceanica* est rare (THELIN et BOUDOURESQUE, 1985) ; de plus, lors des floraisons, les fleurs avortent généralement, de telle sorte que la production de fruits est encore plus rare. Quant à la germination des graines, elle n'a été observée qu'exceptionnellement. Il en résulte que la reproduction de *P. oceanica* se fait surtout par multiplication végétative (boutures).

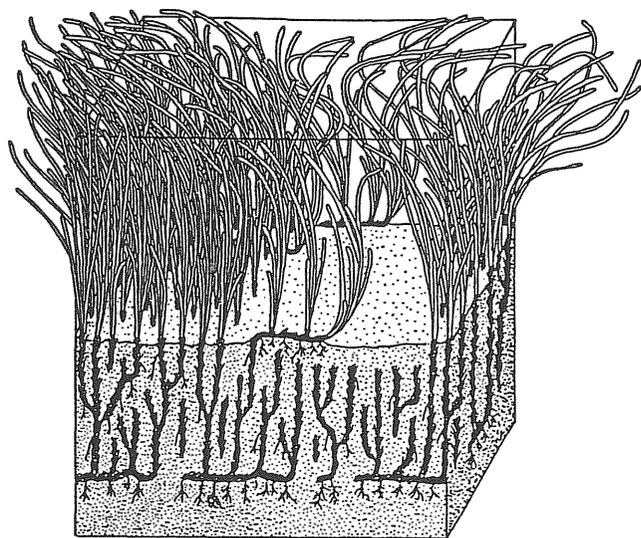


Fig. 16 : Bloc diagramme montrant un herbier à *Posidonia oceanica* et la matte qu'il a édifiée. Les rhizomes et les racines ont été représentés avec une densité moindre que dans la réalité (d'après BOUDOURESQUE et MENESZ, 1982).

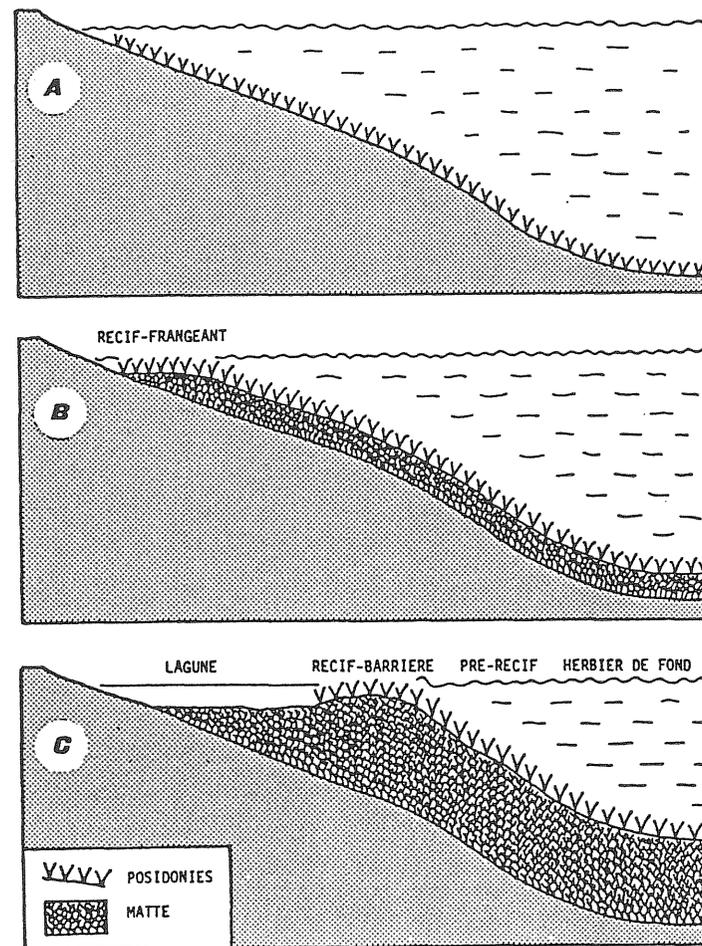


Fig. 17 : Evolution d'un herbier à *Posidonia oceanica* en mode calme (d'après BOUDOURESQUE et MENESZ, 1982).

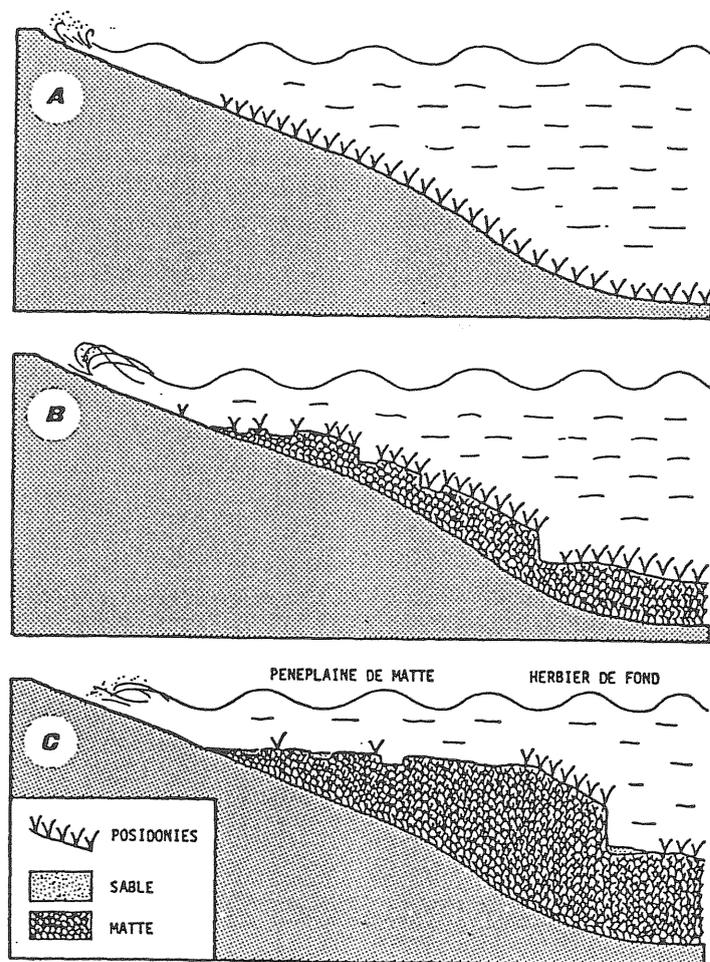


Fig. 18 : Evolution d'un herbier à *Posidonia oceanica* en mode battu (original).

L'herbier à *P. oceanica* est actuellement considéré comme l'écosystème le plus important de la Méditerranée, et cela pour de nombreuses raisons : importance de sa production primaire (LIBES, 1985, 1986 ; ROMERO-MARTINENGO, 1985), richesse de sa faune (LEDOYER, 1966, 1968 ; HARMELIN, 1964 ; EUGENE, 1978 ; TEMPLADO-GONZALEZ, 1982 ; HARMELIN-VIVIEN, 1983 ; WILLSIE, 1987) et de sa flore (BEN, 1971 ; BOUDOURESQUE, 1971 ; PANAYOTIDIS, 1980 ; BALLESTEROS, 1984), équilibre sédimentologique du littoral (BOUDOURESQUE et JEUDY DE GRISSAC, 1983 ; JEUDY DE GRISSAC et BOUDOURESQUE, 1985), exportation de détritits vers d'autres écosystèmes (NEDELEC, 1982 ; FRANCOUR, 1990), frayère et nurserie pour de nombreuses espèces de poissons et de crustacés (VADON, 1981 ; BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982 ; HARMELIN-VIVIEN, 1983).

Les connaissances actuelles sur le fonctionnement de l'écosystème à *Posidonia oceanica* (BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982 ; TEMPLADO-GONZALEZ, 1982 ; CHESSA *et al.*, 1983 ; HARMELIN-VIVIEN, 1983 ; TRAER, 1984 ; MAZZELLA *et al.*, 1986 ; VERLAQUE, 1987a ; FRANCOUR, 1990,...) peuvent être résumées dans un modèle simplifié dans lequel seuls les interacteurs forts et les flux majeurs sont représentés (Fig. 19 et 20).

d) Menaces :

La modification des apports sédimentaires peut conduire à l'ensevelissement des points végétatifs, ou au contraire, au déchaussement des rhizomes et à l'écroulement de l'herbier (BOUDOURESQUE et JEUDY DE GRISSAC, 1983). D'une façon générale, les aménagements littoraux provoquent les deux phénomènes, selon que l'on se trouve en amont ou en aval de l'ouvrage par rapport au courant dominant. L'aménagement des fleuves littoraux, et la rétention du sédiment en arrière des barrages, provoque également un déficit en sédiment sur le littoral (PASKOFF, 1983).

Dans un herbier déchaussé (déficit en sédiment), le passage des chaluts et l'ancrage des bateaux est tout particulièrement destructif (PORCHER, 1984 ; BOUDOURESQUE *et al.*, 1988). D'une façon générale, les ancres ouvrent des brèches dans l'herbier et initient la formation d'intermattes (sortes de marmites de géants).

L'aménagement du littoral (construction de ports, endigages, plages artificielles), provoque la destruction de l'herbier par ensevelissement ou modification du milieu (MEINESZ et LEFEVRE, 1976, 1978 ; MEINESZ *et al.*, 1981) (Fig. 21). C'est le cas en particulier des plages artificielles du Mourillon, à Toulon (ASTIER, 1972) ; le Palais des Congrès de Cannes est bâti sur un ancien herbier à *P. oceanica* ; MARION (1883) a cartographié des herbiers à l'emplacement actuel des ports de Marseille.

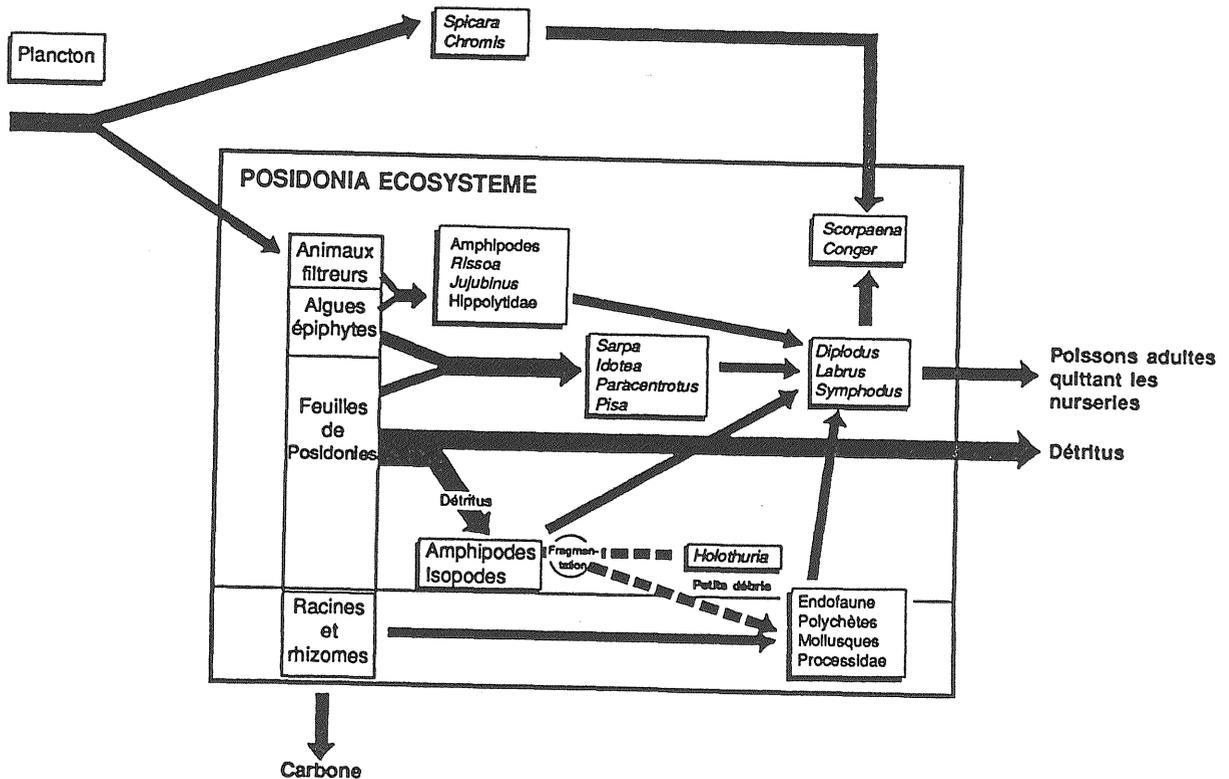


Fig. 19 : Représentation schématique des relations trophiques dans un herbier à *Posidonia oceanica*. Les carnivores (C) sont des polychètes, crustacés décapodes et poissons ; les herbivores (E) sont des nématodes, polychètes, gastéropodes et échinodermes ; les détritivores (D) sont des amphipodes, isopodes et échinodermes (d'après MAZZELLA *et al.*, 1986).

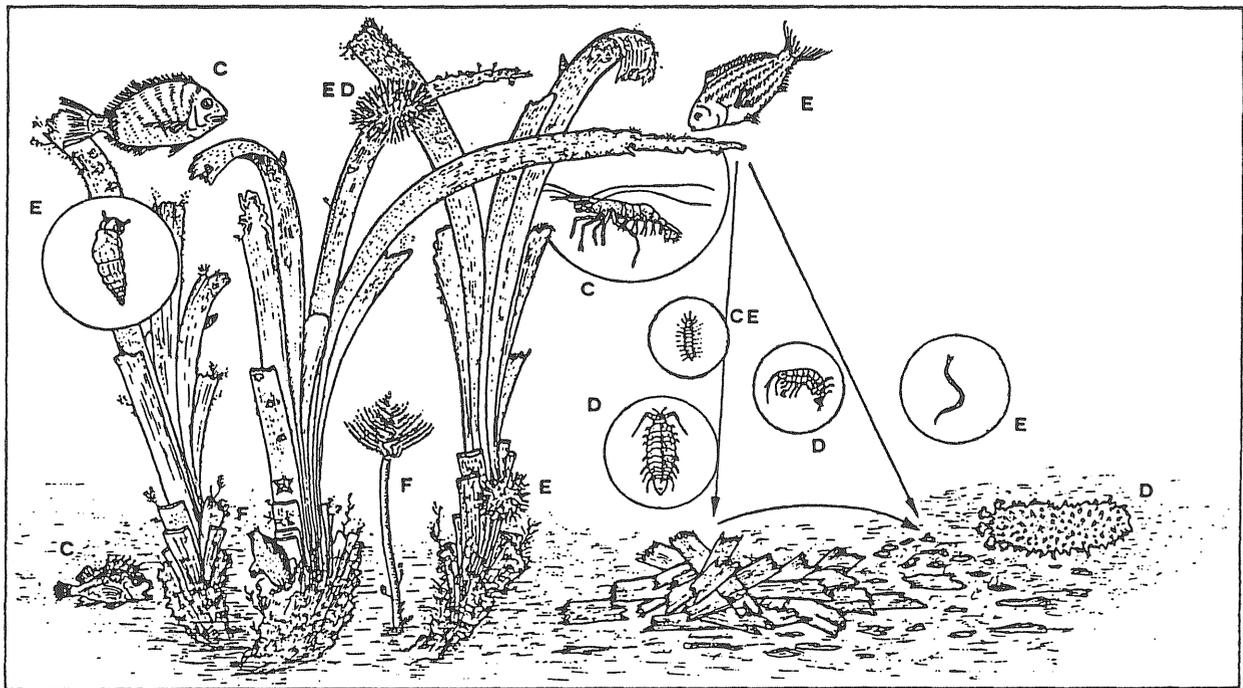


Fig. 20 : Modèle simplifié du fonctionnement de l'écosystème à . On note deux entrées dans le système : le plancton et les poissons planctonophages victimes de prédateurs nocturnes pendant qu'ils dorment dans l'herbier. Il y a trois sorties, dont le carbone démobilité dans l'épaisseur de la matte. *Rissoca* et *Jujubinus* sont des Gastropodes, *Paracentrotus* et *Holothuria* des Echinodermes, les *Hippolytidae*, les *Processidae*, *Idotea* et *Pisa* des Crustacés, *Sarpa*, *Chromis*, *Spicara*, *Scorpaena*, *Conger*, *Labrus* et *Symphodus* des Poissons (original).

L'eutrophisation (en augmentant l'importance des blooms phytoplanctoniques) et la turbidité diminuent la transparence de l'eau et provoquent la remontée de la limite inférieure de l'herbier (Fig. 22). Dans la baie de Cassis (Bouches du Rhône), la limite inférieure est ainsi passée de 35 m à 23-28 m (BOURCIER, 1982) ; cette remontée est très générale dans les Alpes-Maritimes (MEINESZ et LAURENT, 1978), où elle aurait fait perdre à l'herbier 10% de sa surface (MEINESZ *et al.*, 1986). L'eutrophisation entraîne également une surcharge en épiphytes sur les feuilles, avec pour conséquence une diminution de la photosynthèse et la chute accélérée des feuilles.

La pollution (rejet en mer d'effluents domestiques ou industriels non épurés) est considérée comme responsable de la régression des herbiers aux alentours des grands centres industriels et portuaires (BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982 ; PÉRÈS, 1984).

Enfin, un déséquilibre dans le fonctionnement de l'écosystème peut provoquer la prolifération des herbivores (oursin *Paracentrotus lividus* en particulier) et aboutir à la destruction de l'herbier par surpâturage (VERLAQUE, 1987a).

Au total, de vastes zones de matte morte se rencontrent un peu partout le long du littoral français (BLANC, 1975 ; BLANC et JEUDY DE GRISSAC, 1978) : dans la baie du Prado (GRAVEZ *et al.*, 1990) et dans le secteur de Cortiou (PERGENT-MARTINI et PERGENT, 1990), (Fig. 23) à Marseille, dans la baie de La Ciotat (NIERI, 1991), dans les Pyrénées-Orientales (PERGENT *et al.*, 1985), et même dans les eaux du Parc National de Port-Cros (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970a, 1970b). Dans la rade de Toulon, l'herbier a presque complètement disparu (BOURCIER *et al.*, 1979). Naturellement, cette situation concerne aussi les autres rivages méditerranéens.

Une mention toute particulière doit être accordée aux récifs-barrières de *P. oceanica*. Ceux-ci ont en effet payé un lourd tribut à l'aménagement des ports, et cela depuis les temps les plus anciens ; nous ne saurons sans doute jamais s'il en a existé (ce qui est probable) dans le Lacydon (vieux port de Marseille), à Port-Vendres ou à Calvi (BOUDOURESQUE *et al.*, 1985). BOURCIER *et al.* (1979) émettent l'hypothèse que des récifs-barrières ont existé autrefois dans les baies de La Seyne et du Lazaret (rade de Toulon). Le récif-barrière le plus récemment disparu (PÉRÈS et PICARD, 1963) est celui de Bandol (Fig. 24), qui avait été étudié par MOLINIER et PICARD 1952 puis par LEDOYER 1962 : il se trouvait sous l'emplacement actuel du terre-plein du Casino. Dans la rade de Toulon, le récif-barrière des Vignettes a été partiellement détruit (ASTIER, 1975).

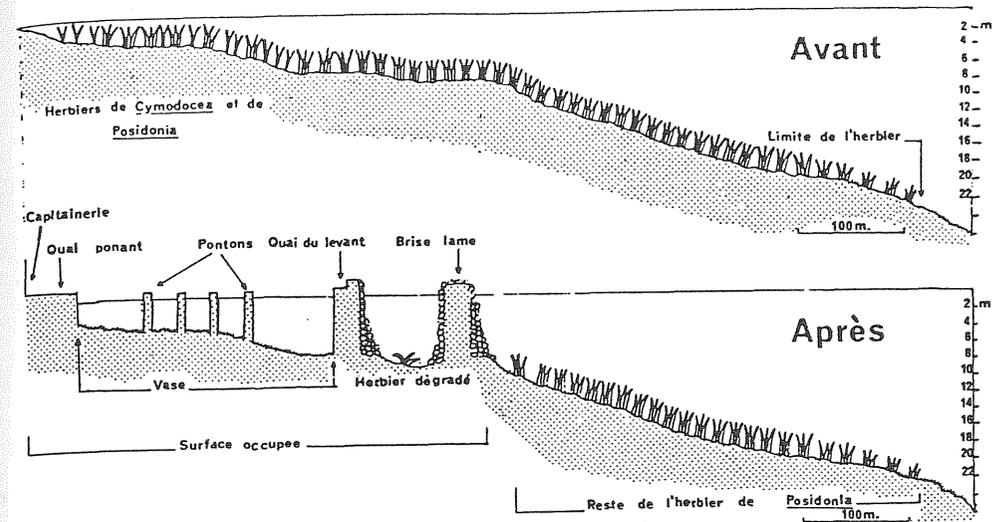


Fig. 21 : Exemple de réduction de l'herbier à *Posidonia oceanica* à la suite d'une restructuration de rivage : coupe perpendiculaire au quai ponant du port de Beaulieu-sur-mer (Alpes-Maritimes) (d'après MEINESZ et LAURENT, 1978).

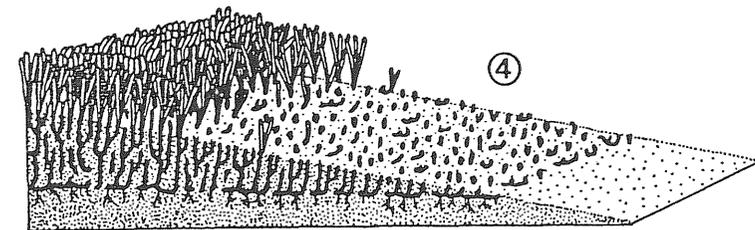


Fig. 22 : La remontée de la limite inférieure de l'herbier à *Posidonia oceanica* laisse en place une bande-témoin de matte morte (original).

Le récif-barrière de la baie de Port-Cros (Var), situé dans un Parc National, pourrait être considéré comme protégé depuis 1963. En fait, il a été montré, en fonction de documents photographiques anciens, puis d'observations effectuées depuis 1952, que ce récif n'a cessé de se dégrader (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970a ; BOUDOURESQUE *et al.*, 1975, 1980) (Fig. 25). La pollution de la baie et peut-être surtout sa sur-fréquentation par les plaisanciers en sont responsables ; plus de 200 bateaux ont été dénombrés dans la baie en une seule journée du mois d'août ; outre la pollution engendrée par ce véritable village flottant, jusqu'en 1981, de nombreux plaisanciers surestimaient la profondeur et venaient s'échouer sur le récif-barrière ; d'autres y étaient poussés par le vent à la suite d'une erreur de manoeuvre ou en raison d'un mauvais mouillage ; pour se dégager, ils contribuaient à éroder le récif (AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970a). Depuis 1981, une ligne de bouées protège la baignade dans le fond de la baie de Port-Cros, et par la même occasion le récif-barrière contre l'érosion par les bateaux de plaisance. BOUDOURESQUE *et al.* (1975) se demandaient si ce qui restait du récif-barrière n'était pas irrémédiablement condamné : sa situation dans une petite baie occupée par un port et consacrée en grande partie au mouillage pourrait rendre vaine toute tentative de protection. AUGIER et NIERI (1988) ont toutefois noté une stabilisation de la situation, et même localement le développement du récif.

e) Mesures de protection :

Posidonia oceanica est une espèce protégée en France (décret n° 111 NC du 20 janvier 1982, J. O. du 13 mai 1982 ; complété par l'arrêté ministériel du 19 juillet 1988, J. O. du 9 août 1988) : "Afin de prévenir la disparition d'espèces végétales menacées et de permettre la conservation des biotopes correspondants, il est interdit en tout temps et sur tout le territoire national de détruire, de colporter, de mettre en vente, de vendre ou d'acheter et d'utiliser tout ou partie des spécimens sauvages" de cette espèce. Par ailleurs, le décret n° 89-694 du 20 novembre 1989 stipule que "sont préservés, dès lors qu'ils constituent un site ou un paysage remarquable ou caractéristique du patrimoine naturel et culturel du littoral, sont nécessaires au maintien des équilibres biologiques ou présentent un intérêt écologique, (...) les milieux abritant des concentrations naturelles d'espèces animales ou végétales telles que les herbiers..."

Dans le volet "Méditerranée" du document final adopté par la CSCE (Conférence pour la Sécurité et la Coopération en Europe, Paris, 1990) figure l'alinéa suivant : "Les signataires de la Convention de Barcelone se sont engagés à adopter toutes les mesures appropriées pour la protection des peuplements de *Posidonia oceanica* et de toutes les autres phanérogames marines qui constituent des végétaux essentiels de l'écosystème méditerranéen, et à contrôler et réglementer la pêche au chalut et les autres activités entraînant la destruction des *Posidonia* et de toutes les autres phanérogames marines".

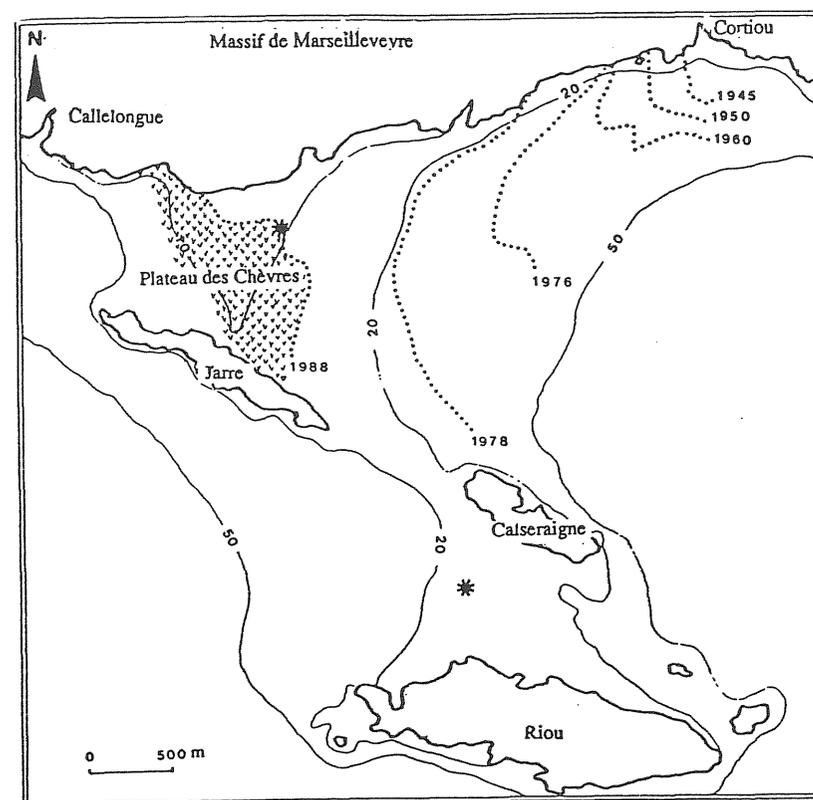


Fig. 23 : Evolution de la position de la limite inférieure de l'herbier à *Posidonia oceanica* entre la calanque de Cortiou et la calanque de Callelongue depuis 1945. D'après BLANC et JEUDY de GRISSAC (1978), complété par PERGENTI-MARTINI et PERGENT (1990). L'herbier situé entre Calseraigne et Riou n'a pas été représenté. Les astérisques correspondent à des balisages mis en place en limite d'herbier.

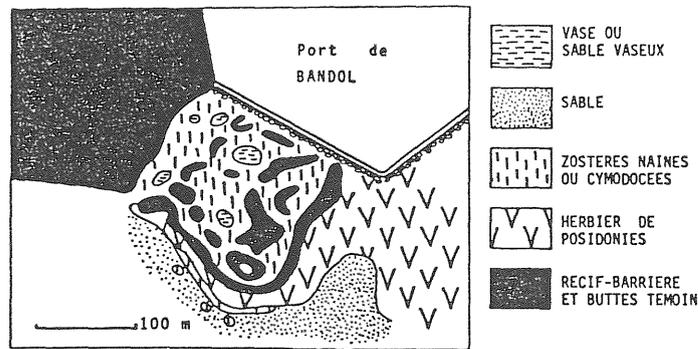


Fig. 24 : Le récif-barrière de Bandol (Bouche du Rhône), qu'il se présentait dans les années 50, entre le port (en haut à droite) et les zones urbanisées (en haut à gauche). L'ensemble du site est aujourd'hui recouvert par un terre-plein conquis sur la mer (d'après MOLINIER et PICARD, 1952, simplifié).

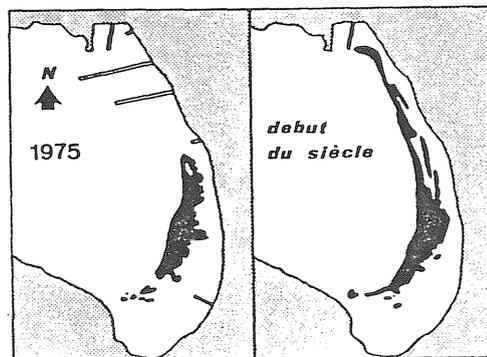


Fig. 25 : La régression du récif-barrière de la baie de Port-Cros (Var) (d'après BOUDOURESQUE *et al.*, 1975).

Il existe donc désormais un arsenal législatif permettant la protection effective des herbiers à *Posidonia oceanica*. Son efficacité est manifeste : des projets d'aménagement ont été bloqués ou modifiés afin de ne pas empiéter sur des herbiers. Avant de tracer un projet d'agrandissement du port de la Pointe-Rouge (Marseille), les services techniques de la ville ont fait procéder à la cartographie des herbiers à *P. oceanica* du secteur (FRANCOUR et MARCHADOUR, 1990).

La sensibilité de l'herbier à *Posidonia oceanica* à l'ensemble des activités humaines fait de celui-ci un indicateur biologique global de la qualité du milieu marin. C'est la raison pour laquelle MEINESZ (1977b) a mis en place un ensemble de balises à la limite inférieure de l'herbier, en rade de Villefranche-sur-mer (Alpes Maritimes), afin de surveiller de façon précise les modifications de cette limite. Le plus important système de surveillance de l'herbier est actuellement le "Réseau de Surveillance Posidonies", mis en place par le Conseil Régional de la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur, en liaison avec le GIS Posidonie et les Services Maritimes des départements concernés (BOUDOURESQUE *et al.*, 1990). Douze sites témoins, situés entre Nice et la Camargue, sont équipés de balisages (Fig. 26 et 27) en limite inférieure, tandis que les herbiers superficiels sont surveillés au moyen de photographies aériennes ; le retour sur chacun de ces sites se fait tous les trois ans (BERTRANDY *et al.*, 1986, 1989). La ville de Marseille, de son côté, fait suivre dans le secteur de Cortiou, l'évolution des herbiers de Posidonies consécutive à la mise en service de la station d'épuration (PERGENT *et al.*, 1988 ; PERGENT-MARTINI et PERGENT, 1990) ; de même, dans la baie du Prado (Marseille), des structures de suivi permanent (balises, carrés permanents, transects permanents) ont été mises en place (GRAVEZ *et al.*, 1990). Un balisage a également été mis en place dans la baie de La Ciotat (AUGIER *et al.*, 1984). Dans la Réserve de Scandola (Parc Naturel régional de la Corse), un carré permanent, situé dans l'herbier de Posidonies de la marina d'Elbu, vers 16 m de profondeur, est suivi depuis 1978 (BOUDOURESQUE *et al.*, 1981, 1986) ; dans la même station, en limite inférieure de l'herbier, vers 36 m de profondeur, un balisage est suivi depuis 1977 (MEINESZ, 1977a).

S'il ne faut pas sous-estimer l'importance des mesures qui protègent désormais l'herbier à *Posidonia oceanica*, ni l'effort de surveillance de ces herbiers, il convient toutefois de remarquer que la plupart des causes de leur régression demeurent. Le port de Golfe-Juan a été construit sur un herbier. La construction de stations d'épuration a amélioré la qualité des eaux usées rejetées, mais le courant ligurien continue à apporter d'Italie des eaux très polluées. Le mouillage forain n'a été réglementé que très localement (Parc National de Port-Cros, Réserve Naturelle de Scandola en Corse) alors que le nombre de bateaux de plaisance ne cesse de s'accroître. En baie de La Ciotat, le Service Maritime des Bouches-du-Rhône intervient régulièrement pour faire cesser le rejet sur l'herbier (tout à fait illégal) des produits de dragage du port (vase, ferrailles, etc.) (Fig. 28).

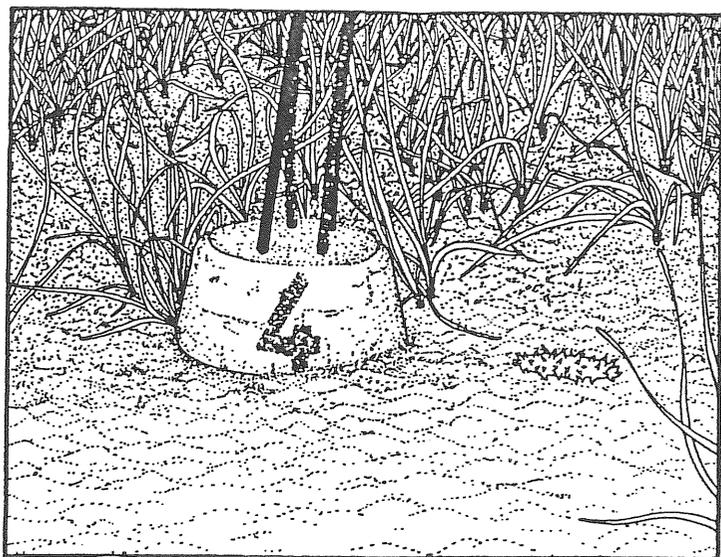


Fig. 26 : Une balise marquant la limite inférieure d'un herbier à *Posidonia oceanica*, dans une station du Réseau de Surveillance Posidonies mis en place par le Conseil Régional Provence-Alpes-Côte d'Azur. Elle est solidement fixée par des barres métalliques. Tous les trois ans, une photographie prise dans des conditions parfaitement standardisées permet de mesurer de façon très précise l'évolution de la limite (dessin Frabrice DI SANTO d'après une photographie, in BERTRANDY *et al.*, 1986).

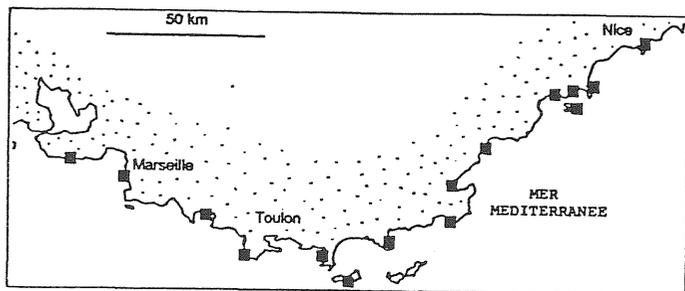


Fig. 27 : Emplacement des sites surveillés dans le cadre du "Réseau de Surveillance Posidonies", le long du littoral de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (d'après BOUDOURESQUE *et al.*, 1990).

Enfin, le très grave problème des chalutages sur l'herbier profond n'a reçu pour le moment aucune solution ; on commence à peine à mesurer l'ampleur des dégâts ; le long des côtes orientales de Corse, ce sont des surfaces immenses qui apparaissent fauchées, comme par des moissonneuses-batteuses ; dans le golfe de Giens, les traces des chaluts sont également nombreuses. En principe, ces herbiers se situant souvent à moins de trois milles de la côte, le chalutage y est interdit en France. En Espagne, le chalutage est interdit à moins de 50 m de profondeur (R. D. 679 du 25 juin 1988), et donc tous les herbiers à *P. oceanica* sont en principe inaccessibles au chalutage ; en réalité, 40 à 50 % de la surface des herbiers du Sud-est de l'Espagne sont soumis au chalutage (Alfonso RAMOS-ESPLA, comm. verb.). Une solution consiste à mettre en place des récifs anti-chaluts ; de tels récifs (cubes de 6-8 tonnes, remplis de hourdis anfractueux, traversés par 3 barres métalliques disposées en croix et faisant saillie sur plus de un mètre) ont été mis en place autour de la Réserve marine de Nueva Tabarca, près d'Alicante, en Espagne (MARTINEZ-PEREZ *et al.*, 1990 ; RAMOS, 1990).

Malgré les efforts qui ont été consentis, la protection des herbiers à *Posidonia oceanica* reste donc un problème d'actualité. On sait que leur régénération naturelle est exceptionnellement lente (MEINESZ et LEFEVRE, 1984), et nécessite plusieurs siècles : la destruction d'un herbier doit donc être considérée comme irréversible à l'échelle humaine (BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982). Des techniques de réimplantation à partir de boutures sont en cours d'expérimentation dans le Var, les Alpes Maritimes et en Corse (JEUDY DE GRISSAC, 1980 ; COOPER, 1982 ; MOLENAAR *et al.*, 1989 ; MEINESZ *et al.*, 1990 ; MOLENAAR, 1990) ainsi qu'en Italie (CINELLI, 1980) ; mais il est clair qu'elles seront relativement coûteuses, et qu'il sera donc difficile de les étendre à de très vastes surfaces ; en outre, la croissance de *P. oceanica* est très lente (CAYE, 1982), et la reconstitution d'un herbier demandera de toutes façons plusieurs décennies. Il convient enfin de ne pas sous-estimer le risque que ces techniques soient détournées de leur objectif (la reconquête des zones d'herbier perdues) et servent d'alibi à de nouvelles destructions (BOUDOURESQUE et MEINESZ, 1982).

Le récif-barrière du Brusuc (Var) continue à se dégrader. La lagune du Brusuc et son récif-barrière devraient être inclus dans une Réserve Naturelle, avec interdiction de la navigation sur et autour du récif-barrière. Par ailleurs, BOUDOURESQUE *et al.* (1985) ont proposé que le plateau récifal décrit à San Fiorenzu (Saint-Florent, Haute Corse) soit protégé (interdiction de la navigation sur et autour de la formation).

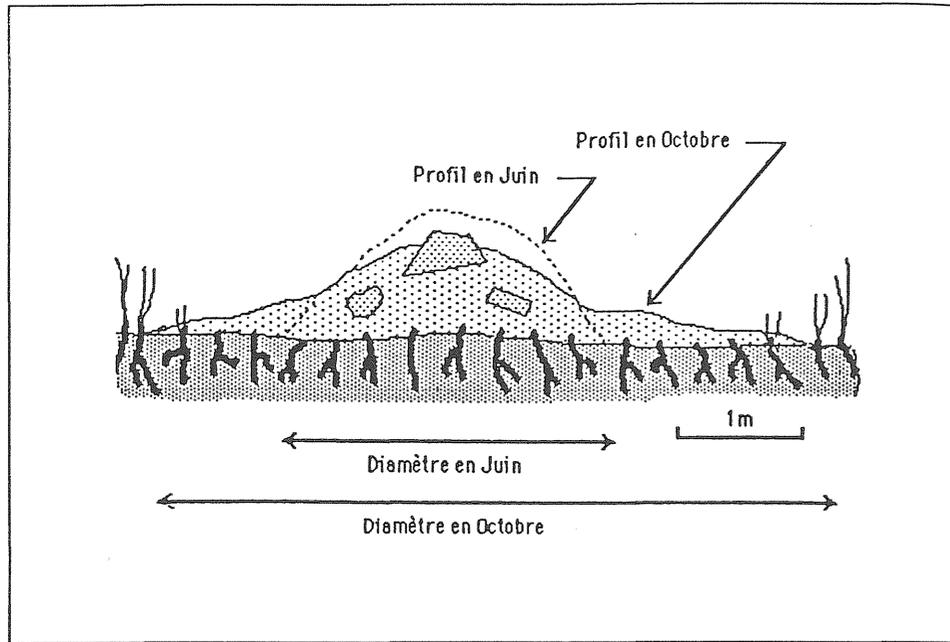


Fig. 28 : Rejet de matériaux de dragage sur l'herbier à *Posidonia oceanica* de la baie de la Ciotat, en février-mars 1985. Les matériaux rejetés ont formé des tas qui se sont progressivement étalés en ensevelissant une surface d'herbier (d'après LABOREL, 1985).

2. L'herbier à *Cymodocea nodosa*

a) Distribution géographique :

Le genre *Cymodocea* est représenté par quatre espèces largement réparties dans les mers tropicales ou subtropicales, sauf sur les côtes du continent américain (HARTOG, 1970). L'espèce *C. nodosa* est essentiellement une espèce méditerranéenne, mais elle se rencontre également dans l'Atlantique, sur les côtes ouest de l'Afrique, jusqu'en Mauritanie (CARRILLO et GIL-RODRIGUEZ, 1980 ; GONZALEZ-HENRIQUEZ, 1980). C'est, par sa fréquence et l'étendue de ses peuplements, la deuxième espèce de Phanérogame marine de Méditerranée. Sur les côtes françaises, elle est surtout présente dans le Var, les Alpes Maritimes et en Corse ; des Bouches du Rhône aux Pyrénées Orientales, les eaux sont en effet trop froides (MOLINIER et PICARD, 1952).

b) Structure et dynamique :

Cymodocea nodosa peut constituer divers types de peuplements :

- (i) Des herbiers monospécifiques denses, sur substrat meuble, de la surface à 15 m de profondeur (30 ha devant les plages de Nice, par exemple) ;

beaucoup plus rarement, ces herbiers se rencontrent en profondeur, entre 30 et 40 m de profondeur (VERLAQUE, 1987b).

- (ii) Des herbiers où il est associé à la Phanérogame *Zostera noltii* ou à l'Ulvoiphyceae *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (une dizaine d'hectares par exemple, dans le golfe Juan (Alpes Maritimes) (Fig. 29).
- (iii) Des peuplements épars dans les intermattes de l'herbier à *Posidonia oceanica* ou sur matte morte (par exemple en baie de Port-Man à Port-Cros : AUGIER et BOUDOURESQUE, 1970b).

Les rhizomes plagiotropes de *C. nodosa* peuvent croître de 2 m par an ; leur vitesse de croissance peut être aisément mesurée par l'observation des entrenœuds, très courts l'hiver et longs pour les autres saisons (CAYE et MEINESZ, 1985a,). Un tronçon de rhizome peut vivre une dizaine d'années (CAYE et MEINESZ, 1985a,) ; après leur mort les rhizomes sont beaucoup plus rapidement décomposés que ceux de *Posidonia oceanica*, de telle sorte qu'il n'y a pas édification d'une véritable matte. Des mattes de 50 cm d'épaisseur ont toutefois été observées, et il n'est pas rare que des plaques de lacis de rhizomes, en cours d'érosion, apparaissent surélevées au dessus du substrat.

c) Ecologie :

D'une façon générale, *Cymodocea nodosa* se rencontre de préférence en mode calme et semble supporter, mieux que *Posidonia oceanica*, de légères dessalures. Les plus vastes herbiers sont localisés dans des lagunes littorales (GUELORGET *et al.*, 1982 ; RAMOS-ESPLA et PEREZ-RUZAFSA, 1985). La répartition de *C. nodosa* serait moins due à des exigences écologiques qu'à l'action des brouteurs : très apprécié en particulier par le poisson *Sarpa salpa* (L., 1758) (VERLAQUE, 1987b) et par l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (TRAER, 1984), l'herbier est en effet cantonné à des "biotopes refuges" peu accessibles à ces derniers (VERLAQUE, 1987b).

La reproduction de *C. nodosa* se fait rarement par voie sexuée, bien que les fleurs soient régulièrement observées à la fin du printemps, et les fruits dès la fin de l'été (CAYE et MEINESZ, 1985a). En effet, les graines ne germent, sur nos côtes, que sous l'action d'une forte dessalure (CAYE et MEINESZ, 1985a) ; par ailleurs, le taux et la durée de cette dessalure sont rarement atteints dans les peuplements les plus étendus en mer ouverte. Ces populations seraient donc constituées de clones très proches ne se reproduisant *de facto* que par voie végétative (fragmentation des rhizomes, bouturage naturel).

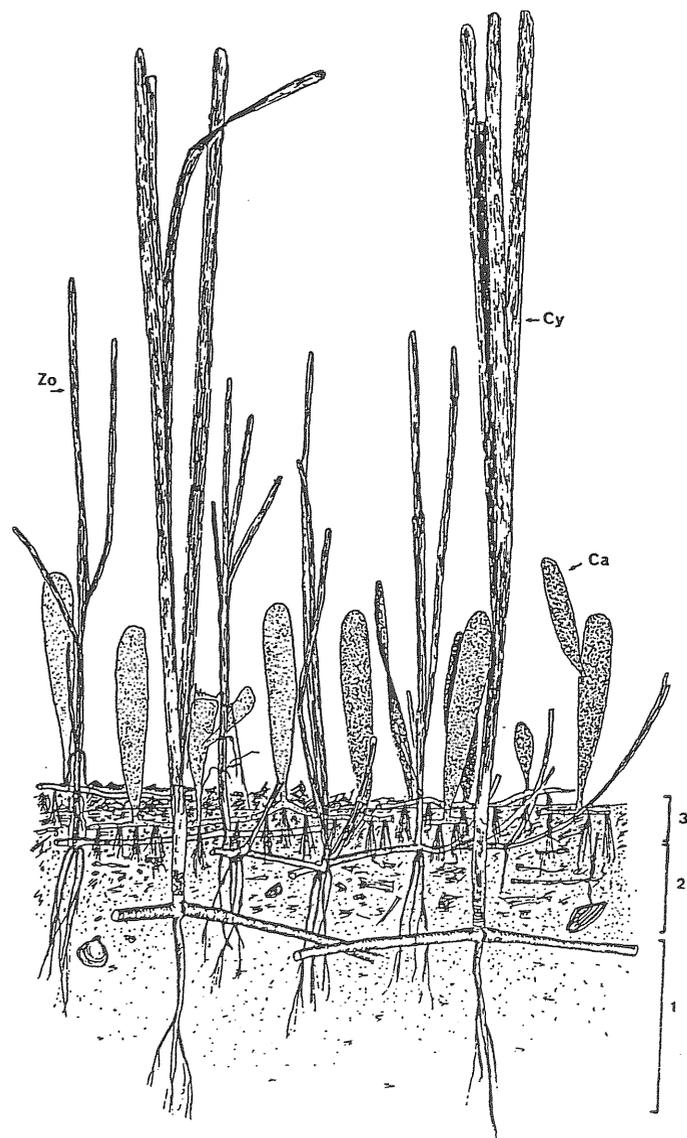


Fig. 29: Stratification des systèmes de fixation dans un herbier mixte à *Cymodocea nodosa* (Cy), *Zostera noltii* (Zo) et *Caulerpa prolifera* (Ca) des Alpes-Maritimes : rhizomes et racines des *Cymodocea* (1), des *Zostera* (2), stolons et rhizoïdes des *Caulerpa* (3) (d'après MEINESZ et SIMONIAN, 1983).

La faune et la flore de l'herbier à *C. nodosa* (LEDOYER, 1962, 1968 ; HARMELIN et SCHLENZ, 1963 ; BELLAN, 1964 ; AVCIN *et al.*, 1974 ; RIBERA-SIGUAN *et al.*, 1982 ; TEMPLADO-GONZALEZ, 1982 ; RAMOS-ESPLA et PEREZ-RUZAFÀ, 1985,...) ne sont pas, en outre, pour la grande majorité des espèces, caractéristiques de ce peuplement. PÉRÈS et PICARD (1964) en font un simple faciès d'épiflore de la biocénose des Sables Vaseux en Mode Calme (SVMC).

d) Menaces et mesures de protection

En France continentale, les plus grands herbiers de *C. nodosa* sont situés devant de grandes agglomérations (Menton, Nice, Cannes-sur-mer, Antibes, Cannes-Mandelieu, Fréjus) ; dans tous ces sites, des projets de création ou d'extension portuaires menacent d'une destruction irréversible le biotope de ces petites Phanérogames. D'autres herbiers sont situés dans les lagons localisés en arrière des récifs-barrières à *Posidonia oceanica* (Port-Cros, Le Brusç) ; les menaces qui pèsent sur ces récifs-barrières concernent également *C. nodosa*. Enfin, les herbiers situés dans les lagunes littorales de Corse sont vulnérables comme les lagunes elles-mêmes, en particulier dans le contexte du développement de l'aquaculture.

Comme *Posidonia oceanica*, *C. nodosa* est une espèce protégée en France (décret n° 111 NC du 20 janvier 1982, J.O. du 13 mai 1982, complété par l'arrêté ministériel du 19 juillet 1988, J.O. du 9 août 1988). Déjà, en 1975, les enquêteurs publics du projet de Port-Casino (baie ouest de Menton) avaient évoqué la présence de cette Phanérogame et l'altération certaine de ses peuplements sur plusieurs dizaines d'hectares pour donner un avis défavorable au projet, qui ne fut jamais réalisé.

3. L'herbier à *Zostera marina*

a) Distribution géographique :

Zostera marina ne constitue des herbiers étendus que dans les étangs saumâtres littoraux : Salse (MERCIER, 1973), Thau (SUDRY, 1910), Diana en Corse (GOUBIN C. LOQUES F., 1991). En mer ouverte, ses stations sont très ponctuelles : golfe de Fos (herbier important) et rade de Toulon (VERLAQUE et TINE, 1979).

b) Structure, dynamique et écologie :

Zostera marina, espèce à affinité froide, est surtout répandue dans l'Atlantique Nord (HARTOG, 1970) ; c'est la seule Phanérogame marine à atteindre le cercle polaire. En Méditerranée, elle est en limite méridionale d'aire de répartition ; elle y est confinée à des biotopes infralittoraux superficiels et très abrités.

Les herbiers à *Z. marina* ont surtout été étudiés dans l'Atlantique (LEDOYER, 1964 ; HARTOG, 1970,...), le Pacifique Nord (MUKAI *et al.*, 1979, 1980) et la mer Noire (KULIKOVA, 1974). Quant à la Méditerranée, les études sont peu nombreuses et la plupart ne concernent pas les côtes françaises. D'une façon générale, la faune et la flore sont plus pauvres que celles des herbiers à *Posidonia oceanica* ; elles conduisent à considérer ces herbiers comme de simples faciès d'épiflore de la "Biocénose Euryhaline et Eurytherme" ou de la "Biocénose des Sables Vaseux en Mode Calme" (PÉRÈS et PICARD, 1964 ; LEDOYER, 1962, 1968).

Les herbiers à *Z. marina* sont moins denses et moins réguliers que ceux à *Posidonia oceanica* ; en outre, il n'y a pas édification d'une matrice.

c) Menaces :

La vulnérabilité des herbiers à *Z. marina* tient moins à la pollution (à laquelle ils semblent moins sensibles que *Posidonia oceanica*) qu'à leur rareté en Méditerranée française.

Les herbiers à *Z. marina* étaient abondants dans l'étang de Berre (Bouches du Rhône), en particulier dans la baie de Saint Chamas (GOURRET, 1907 ; LEDOYER, 1966) ; ils en ont disparu à la suite de son dessalement (RIOUALL, 1972 ; PICARD, 1978). Une petite station existait à Bandol (Bouches du Rhône : PÉRÈS et PICARD, 1958) et a été détruite par un endigage (PÉRÈS et PICARD, 1964) ; elle se situait sous le Casino actuel. Une autre petite station existait dans la lagune du Brus (Var) (LEDOYER, 1962) ; elle n'a pas été retrouvée depuis.

d) Mesures de protection :

Comme tous les herbiers, ceux à *Z. marina* sont protégés en France par le décret n°89-694 du 20 septembre 1989. Il conviendrait en outre de prendre un "arrêté de biotope" pour les stations de *Z. marina* situées en mer ouverte.

C) Les peuplements des substrats durs circalittoraux : Jean-Georges HARMELIN

Les fonds rocheux du littoral français de Méditerranée recèlent un patrimoine biologique d'une très grande richesse, ainsi que des paysages sous-marins réputés, qui constituent une ressource de plus en plus exploitée par le tourisme sous-marin.

Parmi les peuplements des fonds rocheux circalittoraux, on distingue traditionnellement (PÉRÈS et PICARD, 1964) plusieurs assemblages : le coralligène *sensu lato*, qui regroupe le coralligène de paroi et le concrétionnement coralligène, le peuplement des grottes semi-obscurées et celui des grottes obscures. Ces entités cénotiques peuvent avoir une extension spatiale très variable et former des enclaves au sein d'autres communautés.

1. Le coralligène

a) Conditions de milieu

La distribution des peuplements coralligènes est soumise à une combinaison de facteurs qui agissent plus ou moins sélectivement sur les différents composants. Les principaux facteurs sont la lumière, la circulation hydrologique, la température, le dépôt sédimentaire et les interactions biologiques (WEINBERG, 1978). Le coralligène de paroi se rencontre sur des roches où les algues calcaires ne peuvent édifier de concrétionnement épais du fait d'un pendage trop important et/ou d'un éclaircissement trop diminué par la profondeur. Il est précédé à faible profondeur (15-40 m) par un "précoralligène" (PÉRÈS et PICARD, 1964), assemblage de transition avec les peuplements infralittoraux plus photophiles (MARINOPOULOS, 1989). Il est remplacé en profondeur, entre 90 et 130 m, par la communauté de la roche (PÉRÈS, 1967) avec, en particulier, un renouvellement important de la faune d'éponges (VACELET, 1969) se manifestant par l'apparition d'espèces septentrionales ne supportant pas le réchauffement estival des niveaux supérieurs. Le développement des concrétionnements coralligènes est soumis aux tolérances lumineuses de leurs principaux constructeurs, les Corallinacés. Du fait de leur sciaphilie, ces algues calcaires sont limitées vers le haut par les forts éclaircissements et ont une extension en profondeur déterminée par l'énergie minimale pour leur photosynthèse. Dans les régions à forte turbidité, comme à Banyuls-sur-mer (LAUBIER, 1966) ou dans le golfe de Fos (HONG, 1980), on observe un décalage vers les petites profondeurs (15-20 m) du concrétionnement coralligène. Le phénomène inverse est observé dans les eaux très limpides, comme en Corse. Le coralligène *sensu lato* admet des régimes thermiques assez divers : l'amplitude de variation saisonnière peut être étendue dans les niveaux supérieurs (12-13°C, LAUBIER, 1966) et être relativement réduite et proche du minimum hivernal dans les niveaux inférieurs (90-100 m). Le coralligène peut également tolérer des fluctuations assez grandes de salinité (LAUBIER, 1966). Une circulation hydrologique active est favorable à la plupart des composants du coralligène alors qu'une forte sédimentation en particules fines leur est néfaste.

b) Structure et particularités du peuplement.

Le coralligène de paroi est marqué physionomiquement par l'abondance de grands invertébrés sessiles de forme dressée : des gorgones, surtout (*Paramuricea clavata*, *Eunicella cavolinii*, *E. singularis*, *Lophogorgia ceratophyta*), d'autres cnidaires comme *Alcyonium acaule*, *Gerardia savaglia*, de grands bryozoaires branchus (*Adeonella calveti*, *Hornera* spp., *Myriapora truncata*, *Pentapora fascialis*, *Smittina cervicornis*, ...), des éponges comme *Axinella polypoides*. Ces grandes formes dressées sont les éléments les plus typiques du peuplement coralligène *sensu lato*, avec un nombre assez restreint d'espèces encroûtantes ou vagiles, parmi lesquelles on peut citer les algues *Palmophyllum crassum*, *Peyssonnelia* spp., les éponges *Acanthella acuta*, *Dictyonella incisa*, *Hexadella racovitzai*, *Spongia agaricina* (VACELET, comm. pers.), des cnidaires (*Parerythropodium coralloides*, *Paralcyonium elegans*, ...), des bryozoaires (*Schizomavella mamillata*,

Turbicellepora coronopusoidea, ...), des échinodermes (*Astrospartus mediterraneus*, *Antedon mediterraneus*, *Centrostephanus longispinus*, *Echinus melo*, *Hacelia attenuata*). Il faut noter que l'abri offert par le microrelief des parois ou des organismes dressés permet l'épanouissement en sous-strate de la plupart des composants de la communauté des grottes semi-obscurées, qui ont une part très significative dans la richesse spécifique des parois ombragées. Ce phénomène est particulièrement accentué dans le coralligène de concrétionnement, du fait de sa structure.

Les concrétionnements coralligènes sont des constructions biogènes pouvant atteindre plusieurs mètres d'épaisseur ; ils peuvent couvrir de très grandes surfaces sur des fonds peu pentus ou former des corniches sur les falaises sous-marines (LABOREL, 1987). Ils sont généralement édifiés à partir d'un soubassement rocheux, mais peuvent être créés par l'agrégation de petits éléments figurés sur un substrat meuble ("coralligène de plateau", PÉRÈS et PICARD, 1964). Les principaux agents constructeurs sont des algues rouges calcifiées : Corallinaceae (*Mesophyllum lichenoides*, *Pseudolithophyllum expansum*, *P. cabiochae*, ...) et Peyssonneliaceae (*Peyssonnelia rosa-marina*). Selon l'espèce constructrice dominante, la texture des charpentes peut être feuilletée ou massive (LABOREL, 1961 ; HONG, 1980). Des constructeurs secondaires, hôtes des charpentes algales, contribuent plus ou moins significativement selon les espèces à l'édification ou à la consolidation du concrétionnement ; ce sont des invertébrés sciaphiles à test ou squelette calcaire : foraminifères, bryozoaires, polychètes serpulidés, scléractiniaires, mollusques. La plupart de ces constructeurs secondaires appartiennent au peuplement des grottes. Dans les parties anciennes du concrétionnement, les espaces de la charpente sont colmatés par des particules d'origine terrigène ou bioclastique et des processus de diagenèse conduisent à la formation d'une biolithite consolidée (HONG, 1980). Cette dynamique constructrice est en partie contrebalancée par l'action de foreurs des substrats calcaires (microphytes, éponges clones, sipunculides *Phascolosoma* et *Aspidosiphon*, mollusques *Lithophaga* et *Gastrochaena*) ou de rongeurs comme l'oursin *Sphaerechinus granularis*.

Le développement tridimensionnel des constructeurs engendre une structure très anfractueuse, avec juxtaposition de microhabitats très divers agencés en une mosaïque stratifiée (Fig. 30). Cette hétérogénéité environnementale à très petite échelle spatiale se traduit par la coexistence d'organismes d'origine très diverse : des représentants de plus de 10 biocénoses différentes (HONG, 1982) peuvent être ainsi mêlés dans ce "carrefour éco-éthologique" (LAUBIER, 1966). La richesse spécifique du concrétionnement coralligène est de ce fait remarquable (651 espèces dans quatre stations proches de Marseille ; HONG, 1980).

Bien que d'une richesse parfois spectaculaire, le peuplement de poissons du coralligène sensu lato comprend peu d'éléments caractéristiques (HARMELIN, 1990) : la plupart des espèces rencontrées fréquentent aussi les fonds rocheux infralittoraux ou les grottes sous-marines. Les espèces les plus typiques sont un Serranidé planctonophage qui forme des troupes nombreuses en pleine eau : le barbier (*Anthias anthias*), le labre coquette (*Labrus bimaculatus*), le chapon (*Scorpaena scrofa*), un gobie (*Gobius vittatus*) et, dans les horizons inférieurs, deux labres : *Acantholabrus palloni* et *Lappanella fasciata*.

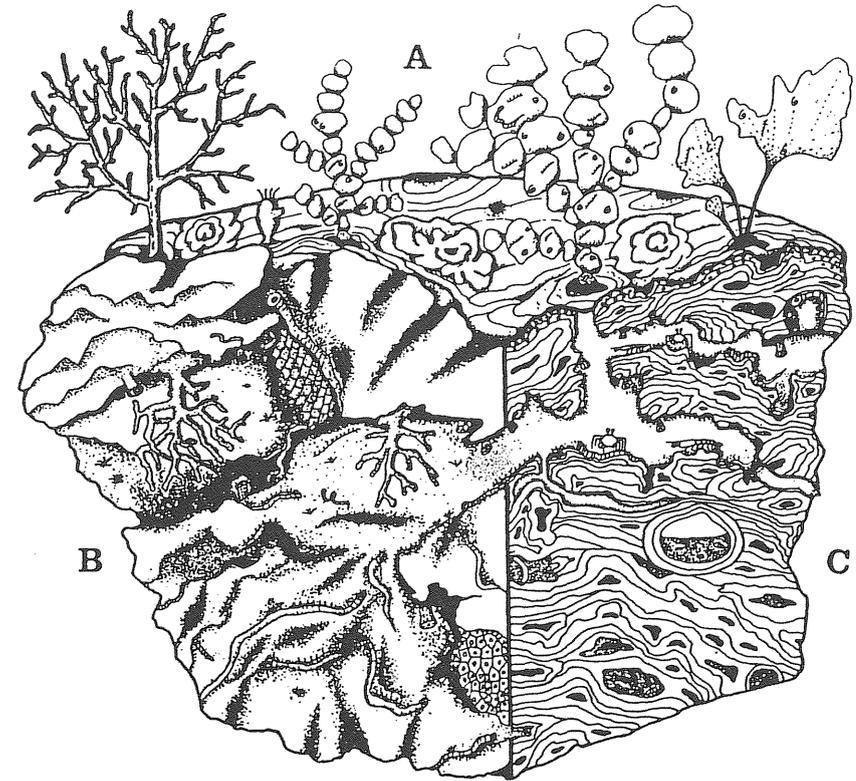


Fig. 30 : Schéma d'un bloc de concrétionnement coralligène montrant sa structure anfractueuse et son peuplement associé. A : face supérieure, avec algues calcaires, algues vertes *Halimeda* et *Udotea*, et gorgone *Eunicella*. B : face inférieure avec, dans les anfractuosités, du corail rouge, des serpulides, des bryozoaires. C : coupe montrant le réseau de cavités dans le concrétionnement. D'après HONG 1982).

2. Les grottes sous-marines

a) Conditions de milieu.

Le passage du milieu extérieur à l'intérieur d'une grotte, ou d'une quelconque cavité, se traduit par des modifications profondes de l'environnement physique ; Celles-ci ont des répercussions spectaculaires sur les peuplements cavernicoles (fig. 31), avec des particularités biologiques exceptionnelles (HARMELIN *et al.*, 1985).

La diminution de la lumière, brutale, va jusqu'à son extinction complète, qui est plus ou moins précoce selon la topographie de la grotte. Dans une grotte linéaire, l'énergie lumineuse mesurée à 50 m de l'entrée est identique à celle existant à 400 m de profondeur (PASSELAIGUE, 1989). Deux grandes entités cénotiques ont été définies avec le paramètre lumière comme descripteur physique (LABOREL et VACELET, 1958, 1959 ; PÉRÈS et PICARD, 1964) : (1) la biocénose des grottes semi-obscurées, qui occupe la première partie des grottes où la lumière est insuffisante pour la photosynthèse des macrophytes, mais où un riche peuplement recouvre totalement les parois avec une biomasse élevée ; (2) la biocénose des grottes obscures, établie dans les parties reculées avec une couverture des parois très partielle (10-40 %), une biomasse dix fois plus faible que dans la zone précédente (FICHEZ, 1989), une production considérablement réduite (HARMELIN, 1980), et la présence de nombreuses espèces transfuges des peuplements profonds (POULIQUEN, 1969 ; VACELET, 1976 ; ZIBROWIUS, 1971). La seconde conséquence majeure est la réduction de la circulation hydrologique et, par là, des apports de l'extérieur. L'isolement hydrologique des parties reculées est aggravé en cas de configuration ascendante de la grotte (réseau karstique) par un phénomène de piégeage de l'eau chaude estivale ; la différence de température avec l'extérieur peut ainsi atteindre 7°C (PASSELAIGUE et BOURDILLON, 1985). Des études récentes (FICHEZ, 1989, 1990 a, b, c, 1991) ont montré une concordance remarquable entre les données benthiques (zonation, biomasse, ...) et la réduction de la quantité et de la qualité des apports trophiques venant de l'extérieur. Les particularités biologiques très originales des grottes obscures littorales paraissent ainsi déterminées par une situation d'oligotrophie très prononcée et d'éloignement de la zone photique extérieure, source de production primaire, qui n'est pas sans évoquer une certaine analogie avec le domaine aphotique profond.

b) Structure et particularité du peuplement

Le peuplement des parties semi-obscurées des grottes se caractérise par la disparition des grandes formes érigées et, en particulier, des filtreurs passifs, comme les gorgones (HARMELIN *et al.*, 1985). Il comprend une très riche faune d'éponges (POULIQUEN, 1972) qui forment des revêtements épais (*Agelas oroides*, *Aplysina cavernicola*, *Reniera fulva*, *R. viscosa*, ...). Les cnidaires sont également bien représentés avec le corail rouge (*Corallium rubrum*), dont les colonies jointives peuvent couvrir de grandes surfaces, et de nombreux scléactiniaires (*Caryophyllia inornata*, *Hoplangia pruvoti*, *Leptopsammia durotrix*, *Phyllangia mouchesi*, ...) souvent réunis en agrégations monospécifiques (ZIBROWIUS, 1976). Les bryozoaires, bien que physionomiquement moins marquants, sont très abondants (*Celleporina caminata*, *Escharoides coccinea*, *Sertella mediterranea*, *Smittoidea reticulata*, ...). Les crustacés et les poissons sont présents avec des grandes espèces très recherchées comme les cigales (*Scyllarides arctus*, *S. latus*), la langouste (*Palinurus elephas*), le homard (*Homarus gammarus*) pour les premiers et, pour les seconds, le mérrou (*Epinephelus guaza*), le corb (*Sciaena umbra*), la mostelle (*Phycis phycis*), le congre (*Conger conger*). D'autres espèces plus petites sont très typiques de ce type de biotope, comme les crevettes *Palaemon serratus* et *Lysmata seticaudata*, le poisson *Gammogobius steinitzi*.

Le peuplement des grottes obscures est appauvri en espèces comparé à celui de la zone semi-obscurée, mais à un degré qui diffère selon les groupes ; il est faible (20 %) pour les éponges et les bryozoaires et très fort (80 %) pour les scléactiniaires (HARMELIN *et al.*, 1985). On observe une diminution générale de la taille des individus.

Parmi les éponges, on peut citer l'espèce "hypercalcifiée" *Petrobiona massiliana*, une relique des peuplements des Pharétronides constructeurs de récifs au Paléozoïque (VACELET, 1964), les démosponges *Spirastrrella cunctatrix*, *Diplastrella bistellata*, *Discodermia polydiscus*. Une hexactinellide (*Opsacas minuta*, identif. J. VACELET) a été découverte récemment dans une grotte de la côte provençale à configuration descendante (VACELET *et al.*, sous presse) ; c'est la première signalisation à faible profondeur en zone tempérée d'un représentant de ce groupe d'éponges essentiellement bathyal et psychrophile. Les bryozoaires comprennent de nombreuses espèces vivant aussi dans le bathyal supérieur ; ils présentent la particularité de constituer par endroit des agrégations plurispécifiques formant des encroûtements nodulaires ou vermiculés (HARMELIN, 1986). Les chéilostomes *Setosella cavernicola*, *Ellisina sp.*, *Puellina pedunculata*, *P. corbula*, les cyclostomes *Plagioecia inoedificata* et *Diaperoecia indistincta* sont parmi les espèces les plus caractéristiques de cet environnement obscur oligotrophe. La faune vagile de ce biotope est marquée par l'abondance parfois extrême du mysidacé *Hemimysis speluncola*, qui forme des essaims migrant à l'extérieur pour la phase nocturne (PASSELAIGUE, 1989), ainsi que par la présence des décapodes *Herbstia condyliata*, *Galathea strigosa* et *Stenopus spinosus*, des poissons *Thorogobius ephippiatus*, *Apogon imberbis* et surtout *Oligopus ater*, une espèce qui vit jusqu'à 800 m de profondeur et qui appartient à une famille (Bythitidae) typiquement cavernicole ou bathyale.

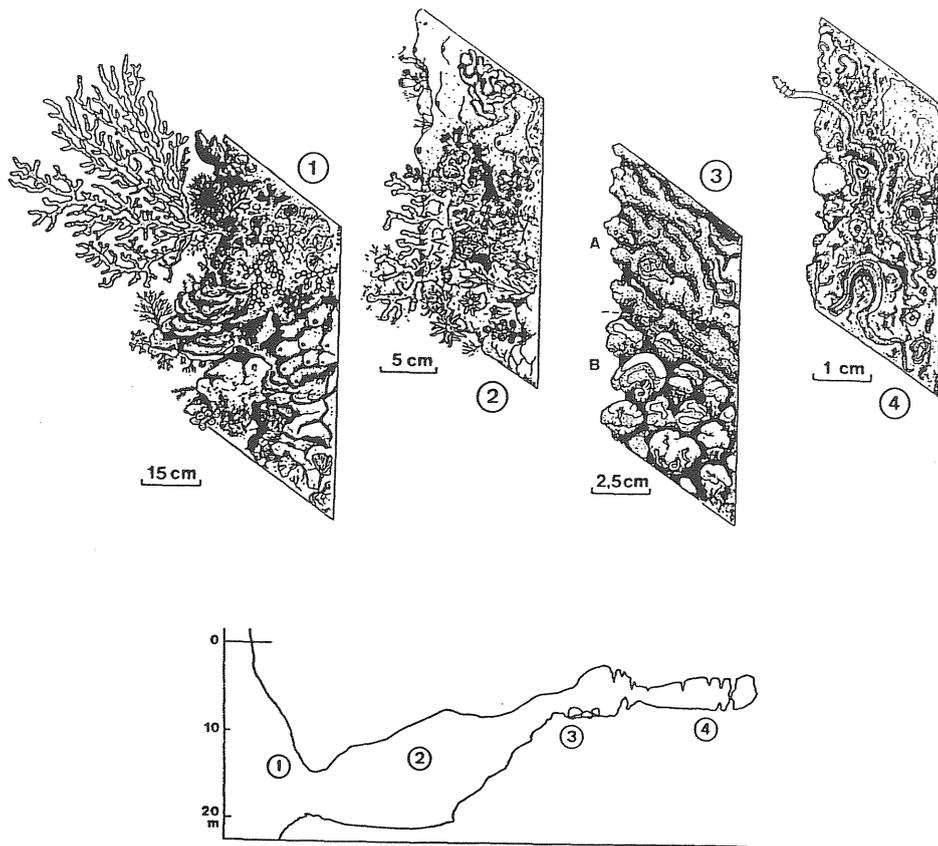


Fig. 31 : Quatre phases de la succession des peuplements de substrats durs entre l'entrée d'une grotte sous-marine d'origine karstique et ses chambres terminales obscures. 1 : biocénose coralligène (dominance d'algues calcaires, de gorgones et de grandes éponges) ; 2 : biocénose des grottes semi obscures (dominance de corail rouge, de scléactiniaires, d'éponges et de bryozoaires) ; 3 : écotone GO/GSO (dominance de bryozoaires, en crêtes parallèles (A) ou en nodules (B)) ; 4 : biocénose de grottes obscures. D'après HARMELIN *et al.*, 1985).

3. Menaces

Comme toutes les communautés littorales, le coralligène et les grottes sous-marines subissent les effets, plus ou moins marqués localement, de la pollution et de la pêche. De plus, étant des objectifs privilégiés du tourisme sous-marin, les sites réputés sont soumis à une fréquentation massive, dont la croissance incontrôlée peut devenir inquiétante.

En situation de forte pollution, il est généralement difficile de faire la part de l'action directe des altéragènes chimiques sur les composants des peuplements de substrats durs de celle de l'accroissement des dépôts de particules fines. Ces dépôts ont, en plus d'un rôle de rétention des polluants, un effet mécanique en altérant le fonctionnement de l'épifaune et de l'épiflore et en supprimant par ennoyage une part des microhabitats disponibles. Ces effets sont, bien sûr, d'autant plus marqués que le pendage des fonds et le courant sont faibles.

Dans une région recevant des pollutions multiples (golfe de Fos), l'altération d'un concrétionnement coralligène (HONG, 1980, 1983) se traduit par une diminution de la richesse spécifique globale, qui atteint 45 %, et par une réduction encore plus forte de la densité en individus, de l'ordre de 75 %. L'appauvrissement est particulièrement marqué pour les bryozoaires, les crustacés, et surtout les échinodermes. L'activité constructrice du concrétionnement est considérablement réduite, d'une part en raison d'une diminution qualitative et quantitative des éléments constructeurs et, d'autre part, par accroissement de l'abondance relative des foreurs (sipunculides et sans doute aussi cliones). Certaines situations d'enrichissement des masses d'eau en matières organiques peuvent amener une prolifération des échinides (HARMELIN *et al.*, 1981) et, en particulier, de *Sphaerechinus granularis*, dont l'impact du rongement du concrétionnement peut être notable (LAUBIER, 1966).

L'évaluation des effets de la pollution sur les peuplements des grottes est dans sa phase préliminaire. D'après les particularités physiques et biotiques de cet habitat, on peut supposer (1) que le faible renouvellement hydrologique peut avoir des conséquences inverses selon que le profil de la grotte est ascendant ou descendant : dans le premier cas, relative protection des parties basses surélevées grâce à une décantation des particules dans les parties basses proches de l'entrée ; dans le deuxième cas, piégeage des altéragènes dans les parties obscures ; (2) une reconstitution extrêmement lente et aléatoire du peuplement des zones obscures après une mortalité catastrophique, en raison de l'éloignement écologique des sources exogènes de recrutement de ce peuplement très particulier et de sa très faible dynamique (HARMELIN, 1980).

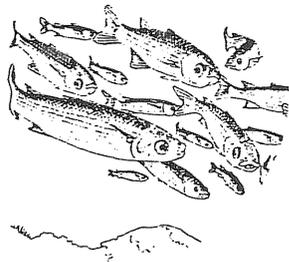
Des cas de mortalité catastrophique touchant sélectivement certains éléments de la faune coralligène ont été observés ces dernières années, les plus spectaculaires concernant des octocoralliaires : gorgones et corail rouge (HARMELIN, 1984 ; RIVOIRE, 1987). La nature de l'agent létal n'a pu être déterminée, mais ce dernier semble avoir eu des origines diverses et avoir été véhiculé par les masses d'eau de la dérive liguro-provençale, avec une action très locale et à faible profondeur (< 30 m) dans un cas, et à grande profondeur (> 80 m) et sur une zone géographique beaucoup plus vaste dans un autre cas (ARNOUX *et al.*, 1992).

Les actions de pêche, professionnelle ou amateur (en particulier, chasse sous-marine), ont amené une modification de la structure des peuplements par raréfaction de certaines espèces comme les grands crustacés (langouste, homard, cigale), des poissons comme le mérou, le corb. Pour le corail rouge, très recherché en raison de sa forte valeur commerciale, l'abandon en France de la technique de récolte par la croix de St André a permis d'éliminer la menace que représentait cet engin traînant pour l'ensemble du biotope. La récolte en plongée, plus sélective, touche essentiellement les plus grands individus, qui sont devenus très rares. Toutefois, cette exploitation ne paraît pas être actuellement une menace grave pour la persistance de l'espèce dans les fonds circalittoraux avec une densité et un potentiel de reproduction convenables. Mais un contrôle encore plus sévère de l'exploitation (taille minimale) peut s'avérer nécessaire en cas d'évolution de la demande pour cette ressource.

Dans les zones les plus fréquentées, la multiplication des mouillages peut entraîner des dommages pour l'épibiose des roches et pour le biotope lui-même (bris du concrétionnement, retournement des blocs). Le tourisme sous-marin, en pleine expansion, peut avoir un certain impact négatif, en dehors même de toute action de prédation : arrachage involontaire de grands épibiontes, modification du comportement de certains animaux vagiles, émission de bulles dans les grottes, où elles restent piégées au plafond en détruisant une partie du peuplement.

4. Mesures préconisées

Épuration de tous les rejets en mer ; éloignement de ceux-ci des biotopes coralligènes. Multiplication des aires protégées où une gestion de la fréquentation et des activités peut se faire. Education des utilisateurs du milieu marin.



V. UNE NOUVELLE MENACE POUR LES BIOCÉNOCÈSES LITTORALES DE MÉDITERRANÉE / L'EXPANSION DE L'ALGUE INTRODUITE CAULERPA TAXIFOLIA : Charles F. BOUDOURESQUE et Alexandre MEINESZ

Introduction

L'algue verte *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh est largement répandue dans l'ensemble des mers tropicales : Brésil, Venezuela, Colombie, Costa-Rica, Antilles, Golfe de Guinée, Mer Rouge, Somalie, Kenya, Tanzanie, Madagascar, Maldives, Seychelles, Pakistan, Inde, Ceylan, Bangladesh, Malaisie, Indonésie, Philippines, Vietnam, Chine, Japon, Hawaii, Fidji, Nouvelle-Calédonie, Australie, etc (HARVEY, 1860 ; SVEDELIUS, 1906 ; OKAMURA, 1912 ; ANAND, 1940 ; EUBANK, 1946 ; TAYLOR, 1960 ; NIZAMUDDIN, 1964 ; HAMMER et GESS-NER, 1967 ; VALET, 1968 ; HACKETT, 1969 ; SRINIVASAN, 1973 ; ISLAM, 1976 ; JAASUND, 1976 ; OLIVEIRA-FILHO, 1977 ; TAYLOR, 1977 ; SARTONI, 1978 ; SCHNETTER, 1978 ; MAGRUDER et HUNT, 1979 ; MENEZ et CALUM-PONG, 1982 ; FARGHALY, 1980 ; LAWSON et JOHN, 1982 ; MAGRUDER et HUNT, 1982 ; DONG et TSENG, 1984 ; KEMPERMAN et STEGENGA, 1986 ; UNTAWALE et JAGTAP, 1989 ; COPPEJANS et BEECKMAN, 1990 ; SOUTH, 1991 ; TSUDA, 1991 ; COPPEJANS et PRUD'HOMME VAN REINE, 1992).

En 1989, *Caulerpa taxifolia* a été observée en mer ouverte à Monaco, où elle serait présente depuis 1984 (MEINESZ et HESSE, 1991). Cette espèce était cultivée dans divers aquariums marins tropicaux d'Europe, au moins depuis le début des années 80 (MEINESZ *et al.*, 1993a) ; en outre, à la fin des années 80, de nombreux magasins d'aquariophilie la commercialisaient, en particulier en France et en Espagne (BOUDOURESQUE et GOMEZ-GARRETA, 1992) ; l'hypothèse la plus vraisemblable est que *C. taxifolia* se soit échappée d'un aquarium (MEINESZ et HESSE, 1991 ; BOUDOURESQUE et GOMEZ-GARRETA, 1992 ; MEINESZ *et al.*, 1993a).

A) Répartition géographique et cinétique d'expansion

Caulerpa taxifolia a été trouvée pour la première fois en France à Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes ; 5 km à l'est de Monaco), où elle aurait été observée dès 1987 par des plongeurs locaux (MEINESZ *et al.*, 1993a et b). En 1990, *C. taxifolia* est signalée également dans le Var, à Toulon. Son expansion devient alors relativement rapide. En 1991, elle est signalée dans les Alpes-Maritimes à Cap d'Ail et Menton, dans le Var à Agay et au Lavandou, dans les Pyrénées-Orientales à Saint-Cyprien. En 1992, elle est observée en Italie à Livorno (Francesco CINELLI, comm. verb.) et à Imperia (Porto Maurizio ; RELINI et TORCHIA, 1992), dans les Alpes-Maritimes à Villefranche, dans le Var à Hyères, au Brusco et aux Lecques et à Majorque (Baléares) à Cala Dor (POU *et al.*, 1993). Enfin, en 1993, *C. taxifolia* a été observée en Sicile à Messina (Carla ORESTANO, comm. verb.), à l'île d'Elba (Francesco CINELLI, comm. verb.), dans divers ports de Ligurie (San Remo, Bordighera, Diana marino, San Bartolomeo al Mare : Giuseppe TRIPALDI, comm. verb.) et dans les Alpes-Maritimes à Cap-Ferrat et Théoule. Selon MEINESZ *et al.*