

ORGANISATION SPATIALE DES COMMUNAUTES SESSILES DES GROTTEs SOUS-MARINES  
DE MEDITERRANEE

Jean-Georges HARMELIN - Station Marine d'Endoume - Centre d'Océanologie  
de Marseille - 13007 Marseille, France.

ABSTRACT - In the mediterranean submarine caves, the physical and biotic environmental gradient determined by rapid light extinction and strong decrease in water circulation involves particular spatial organization in the two cryptic communities inhabiting the semi-obscure zone and the totally obscure one. The three-dimensional heterogeneity decreases dramatically in the semi-obscure zone relatively to the outside and is nearly inexistant in the obscure recesses, involving drastic reductions in spatial niche diversity and consequently in species richness. The rich saturated community of the semi-obscure zone tends to be organized in a patchy pattern. Patches characterized by a high dominance structure ("facies") realized by climacic perennant species (scleractinians, *Corallium*, bryozoans) are expected to be spatially distributed according to a hierarchic competitive displacement toward different ecotone margins. On the other hand, the centrally located patches monopolized by the highly competitive Demosponges are considered as the ultimate issue of the competitive equilibrium of this biologically accommodated community. In the obscure zone, spatial distribution of the organisms is mainly physically controlled and depends on the rate of water renewal, that is principally on the amount of allochthonous food input.

INTRODUCTION - Dans l'enceinte abritée de l'environnement extérieur qu'est une grotte sous-marine; le fort gradient physique existant entre l'entrée et le fond et correspondant à la réduction de l'éclaircissement et des échanges hydrologiques se traduit par une sélection taxonomique, une diminution de la biomasse, du recouvrement biotique et de la production. Les répercussions secondaires affectent la nature et le degré des interactions biotiques, la structure et l'organisation spatiale des deux communautés qui se partagent cet habitat : la biocénose des grottes semi-obscures (GSO) et celle des grottes obscures (GO).

HETEROGENEITE TRIDIMENTIONNELLE - L'élimination des algues calcifiées qui, en milieu ouvert ombragé, sont génératrices par leur activité constructrice de multiples microhabitats (Hong, 1982) n'est pas compensée dans les grottes semi-obscures par une bioconstruction animale équivalente. Une grande partie du substrat y est par contre occupée par des formes encroûtantes plus ou moins massives (éponges surtout) dont la couverture individuelle peut être très grande et qui ne sont pas productrices d'habitats secondaires, sauf pour quelques épibiontes. Elles peuvent engendrer un amoindrissement considérable de l'hétérogénéité spatiale et, par là, de la diversité du peuplement lorsqu'elles monopolisent le substrat. Avec la disparition dès l'entrée de la strate des grands

organismes dressés, qui sont dépendants d'une circulation importante, et la relative rareté des formes érigées de taille intermédiaire, l'essentiel du fractionnement biologique de l'espace vertical et de sa diversification est le fait, en situation GSO, de foreurs et surtout d'organismes dont l'élévation ne dépasse pas 3 à 10 cm. Dans l'exemple méditerranéen, cette strate est représentée par des sclérectiniaux solitaires ou coloniaux (*Caryophyllia*, *Leptopsammia*, *Hoplanguia*, *Madracis*...), par le corail rouge, par des bryozoaires plus ou moins érigés (*Celleporina*, *Celleporaria*, *Sertella*...). Les microhabitats ainsi créés sont utilisés par des espèces de très petite taille (foraminifères, hydraires, serpulides, brachiopodes, bryozoaires, mollusques...) qui y trouvent un refuge contre la compétition spatiale. Il y a ainsi, dès le début du gradient cryptique, c'est-à-dire dès que la communauté devient exclusivement animale, une réduction de l'extension verticale du peuplement et une diminution de la diversité en niches spatiales. Ce changement d'échelle de l'hétérogénéité architecturale de la communauté par rapport à l'extérieur est un facteur intervenant sur la richesse tant des espèces sessiles que mobiles (Dean, 1981). Bien que ce facteur ne soit probablement pas le seul en cause, on note qu'avec un même effort d'échantillonnage, Ledoyer (1966) a trouvé 71 espèces vagiles dans le peuplement coralligène à *Paramuricea* et 40 espèces seulement dans celui à *Coralium* des grottes semi-obscurées, diminution qui n'était qu'un simple appauvrissement sans renouvellement d'espèces. Dans les grottes obscures, la réduction de l'hétérogénéité physiographique s'accroît fortement et atteint son maximum dans les boyaux confinés. L'élimination quasi-totale des formes dressées, même de petite dimension, la faible activité des foreurs et l'espacement des individus font de la communauté GO un assemblage non stratifié verticalement dans son aspect le plus commun. Toutefois, une situation intermédiaire est rencontrée dans les grottes obscures méditerranéennes au niveau de la zone de transition GSO-GO, où les ressources énergétiques sont suffisantes pour que se manifestent des faciès à bryozoaires (Harmelin, 1983, sous-pressé). On y observe une microstratification verticale grâce aux constructions en crêtes parallèles ou en nodules des bryozoaires encroûtants. Les recoins de ce micro-relief sont occupés par des petites espèces de rang secondaire qui forment l'essentiel du peuplement des portions les plus défavorisées des mêmes grottes. Cette hiérarchisation de l'espace vertical génératrice de diversité (35 espèces de bryozoaires pour 5 prélèvements de 400 cm<sup>2</sup>) n'est possible dans cette communauté qu'à un niveau moyen de carence alimentaire. Une augmentation des ressources aurait pour résultat un accroissement de la dominance des espèces qui conduisent ces faciès, ou, à un degré plus fort, l'intervention d'opportunistes sciaphiles migrant du peuplement GSO voisin.

DISTRIBUTION BIDIMENSIONNELLE - Une des caractéristiques de la communauté sessile GSO est qu'elle paraît très peu touchée par des perturbations physiques ou biologiques d'amplitude moyenne (prédation, broutage, bouleversements physiques) dont on connaît l'importance comme agents du maintien d'une forte diversité (revues de Connell, 1978; Huston, 1979) en réduisant les populations des espèces dominantes et en remettant ainsi en cause les processus d'exclusion compétitive. Ces perturbations, si elles existent en situation GSO, ne semblent affecter que des portions très réduites du peuplement, voire seulement d'individus. La libération de petites surfaces paraît plus souvent être due à la mortalité naturelle partielle ou totale des organismes et à leur fluctuation de recouvrement. Cette dernière concerne surtout des éléments secondaires de la communauté, principale-

ment des éponges (Lobo, comm.pers.; Harmelin, donn.non publ.). L'occupation de ces microhabitats par des éléments fugitifs de petite taille est suffisante pour maintenir une forte diversité en terme de richesse spécifique. Mais cette fraction secondaire plus ou moins fluctuante est normalement trop dispersée pour affecter le développement de la fraction dominante. Celle-ci est composée d'éléments très pérennants dont la coexistence est régie par un équilibre dynamique basé sur un réseau complexe d'interactions (Buss, 1979a; Jackson & Buss, 1975). La complexité de ce système accroît les risques de désorganisation, en particulier la tendance à l'établissement de monopoles localisés, c'est-à-dire de "faciès" (*sensu* Pérès & Picard, 1964).

Ces faciès sont un fait d'observation courant dans les grottes méditerranéennes. Les espèces qui en sont responsables sont souvent des Cnidaires (*Parazoanthus axinellae*, *Leptopsammia pruvoti*, *Madracis pharensis*, *Hoplangia durotrix*, *Corallium rubrum*), mais aussi des bryozoaires chéilostomes et des démosponges. Toutefois, ces dernières sont déjà les composants dominants de la communauté GSO dans son aspect le plus diversifié et leur "faciès" ne correspond qu'à une accentuation de leur dominance. D'une manière générale, les espèces conductrices de ces faciès sont les éléments les plus typiques de la communauté en place; elles sont caractérisées par une durée de vie très longue, une croissance très lente (attestée par des expériences de colonisation) et par une apparition tardive dans la succession écologique (démosponges : Panzini & Pronzato, 1981; Vacelet, 1980; corail rouge : Harmelin, 1980). Il ne s'agit donc pas de cas de préemption de l'espace par des espèces plus ou moins pionnières ("inhibition model", Connell & Slatyer, 1977), mais de faciès climaciques réalisés par des stratégies *K*. Dans les grottes architecturalement simples, les faciès ont une localisation bien définie : voute à proximité de l'entrée pour le corail rouge, parties hautes et plafonds pour le bryzoaire *Celleporina caminata* et les scléractiniaires *Hoplangia durotrix* et *Madracis pharensis* (Zibrowius, 1976), parois verticales au niveau de l'écotone GSO-GO pour une succession de faciès de bryozoaires d'affinités GSO puis GO (Harmelin, sous presse). Cette distribution ne semble pas se faire au hasard mais paraît plutôt être le résultat d'un classement hiérarchique des espèces conductrices des faciès selon leur aptitude compétitive et/ou leur prédilection pour certains microenvironnements physiques. Selon un schéma hypothétique, le faciès à démosponges occuperait une situation centrale dans le biotope GSO, représentant la situation d'équilibre compétitif (Huston, 1979) du nodum de cette communauté. Par contre, la localisation des autres faciès correspondrait à une satellisation aux marges du biotope. Dans ces situations écotonales, une certaine désorganisation des biocénoses en présence et des conditions physiques particulières permettraient à certaines espèces climaciques de s'approprier l'espace. Celles-ci peuvent alors même déborder dans le biotope voisin (biotope étant pris dans son sens strict d'espace biocénotique, Pérès & Picard, 1964), grâce à une dynamique de masse et à un élargissement de la niche réalisée provoqué par la forte compétition intraspécifique (Pianka *in* Barbault, 1981). C'est le cas du faciès à corail rouge qui peut se mêler aux algues photophiles au débouché des grottes peu profondes. Les colonies de l'octocoralliaire développent alors une forme en plaque qui représente une stratégie de conquête rapide du territoire (Kaufmann, 1970) et de confrontation directe avec les autres organismes sessiles (Buss, 1979b). La zonation des faciès à bryozoaires sur l'écotone GSO-GO peut être interprétée dans le cas étudié (grotte de la Triperie) comme un refoulement compétitif vers l'intérieur pour l'espèce GSO (*Escharoides coccinea*) qui conduit le premier faciès; par contre,

pour les espèces GO (*Coronellina fagei*, *Crassimarginatella solidula*) qui marquent les faciès contigus du côté interne, il s'agirait plutôt d'une appropriation des portions de l'espace GO les plus favorisées sur le plan trophique (c'est-à-dire aux frontières du biotope GSO) par les espèces les plus dynamiques de la communauté GO.

Au delà de cette zone écotonale privilégiée, l'organisation spatiale de la communauté GO a un caractère clairsemé et est essentiellement régie par des facteurs physiques liés à la circulation hydrologique. Les effets favorables de celle-ci (transferts de nutriments et de propagules) ou contraignants (carence alimentaire, soupoudrage de vase) selon son niveau se manifestent sur le gradient général longitudinal comme sur des microgradients latéraux. De plus, la grande pérennité des composants GO, la très faible dispersion des larves (durée de vie courte + stagnation hydrologique), et le recrutement très limité favorisent la persistance des effets d'évènements historiques qui se traduisent par la constitution d'îlots de vie où certaines espèces sont particulièrement bien représentées alors qu'elles sont absentes ou très rares dans des grottes ou même des salles voisines. La stabilité de ces "multiple stable points" (Sutherland, 1974), qui peuvent être réduits à l'extrême à un seul individu colonial, n'est envisageable dans ce milieu sans contraintes spatiales et sans agents biotiques réducteurs que par un contrôle de la taille des populations par la mortalité naturelle et la carence en nutriments.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT R., 1981 - Ecologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200p.
- BUSS L.W., 1979-a - Bryozoan overgrowth interactions : the interdependence of competition for space and food. *Nature*, 281 :475-477.
- BUSS L.W., 1979-b - Habitat selection, directional growth and spatial refuges : why colonial animals have more hiding places. *in* Biology and Systematics of Colonial Organisms, edit. G. Larwood & B.R. Rosen, :459-497. Academic Press, London & New York.
- CONNELL J.H., 1978 - Diversity in tropical rain-forests and coral reefs. *Science*, 199 :1302-1310.
- CONNELL J.H., SLATYER R.O., 1977 - Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Natur.*, 111 :1119-44
- DEAN T.A., 1981 - Structural aspects of sessile invertebrates as organizing forces in an estuarine fouling community. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 53 (2) : 163-180.
- HARMELIN J.G., 1980 - Etablissement des communautés de substrats durs en milieu obscur. Résultats préliminaires d'une expérience à long terme en Méditerranée. *Mem. Biol. marina e Oceanogr. Suppl.* 10 :29-52.
- HARMELIN J.G., 1983 - Etablissement des faciès à Bryozoaires dans les milieux cryptiques méditerranéens. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28,3 :259-261.
- HARMELIN J.G. - Bryozoan dominated assemblages in mediterranean cryptic environments. *Sous presse*.
- HONG J.S., 1982 - Contribution à l'étude des peuplements d'un fond de concrétionnement coralligène dans la région marseillaise en Méditerranée Nord-Occidentale. *Bull. Kordi*, 4 :27-51.
- HUSTON M., 1979 - A general hypothesis of species diversity. *Am. Natur.*, 113 :81-101.
- JACKSON J.B.C., BUSS L.W., 1975 - Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 72,12 :5160-5163.

- KAUFMANN K.W., 1970 - A model for predicting the influence of colony morphology on reproductive potential in the phylum Ectoprocta. *Biol.Bull.*, 139 :426.
- LEDOYER M., 1966 - Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. I Introduction. Données analytiques sur les biotopes de substrat dur. *Rec.Trav.Sta.mar.Endoume*, 56(Bull.40) :103-149.
- PANSINI M., PRONZATO R., 1981 - Etude des spongiaires des substrats artificiels immergés durant quatre ans. *Vie et Milieu*, 31(1) :77-82.
- PERES J.M., PICARD J., 1964 - Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec.Trav.Sta.mar.Endoume*, 47(Bull.31) :1-137.
- SUTHERLAND J.P., 1974 - Multiple stable points in natural communities. *Am.Natur.*, 108 :859-873.
- VACELET J., 1980 - L'installation des Spongiaires sur les substrats nouvellement immergés. *Mem.Biol.marina e Oceanogr.Suppl.10* :95-111
- ZIBROWIUS H., 1976 - Les Scléroractiniales des grottes sous-marines en Méditerranée et dans l'Atlantique nord-oriental (Portugal, Madère, Canaries, Açores). *Pubbl.Staz.Zool.Napoli*, 40 :516-545.

