

LES ETUDES
DE BIONOMIE BENTHIQUE MEDITERRANEENNE
ET LEURS INCIDENCES GENERALES

par

J.M. PERES

Depuis une dizaine d'années les travaux d'un certain nombre de laboratoires méditerranéens, parmi lesquels la Station Marine d'Endoume, ont fait faire à la connaissance du benthos méditerranéen des progrès considérables. La bionomie benthique de la Méditerranée, ébauchée par MARION et développée pour la première fois par PRUVOT est maintenant assez bien connue surtout sous l'angle qualitatif. Le point de vue quantitatif a été beaucoup moins travaillé, si l'on excepte quelques résultats dus à SPARCK et les nombreuses publications de VATOVA, limitées à l'Adriatique, et dont l'auteur a lui-même fait une synthèse en 1949. Un de mes collaborateurs poursuit en ce moment des travaux de cet ordre sur les sables infralittoraux terrigènes, et doit les étendre à divers fonds de la marge continentale au cours de l'été et de l'automne 1958. Mais il m'a paru indispensable, avant de mettre en route des travaux quantitatifs sur les peuplements benthiques, d'assurer la délimitation de ceux-ci. Or je pense que cette délimitation doit être essentiellement qualitative, c'est-à-dire basée sur des comparaisons de listes floristiques et faunistiques permettant de déterminer les espèces caractéristiques de chaque peuplement, espèces caractéristiques qui ne sont pas forcément numériquement dominantes.

La présence d'un certain nombre d'espèces caractéristiques, jointe à un ensemble de critères abiotiques, qui sont d'ailleurs responsables au premier chef du groupement des espèces, permet de définir et de délimiter un peuplement, et je pense qu'il n'y a pas d'inconvénient à désigner ce peuplement sous le nom de biocœnose, même si les rapports d'interdépendance qui lient les diverses espèces ne nous sont pas connus. En effet, le fait que nous ignorons les détails de ces rapports n'empêche pas qu'ils existent et c'est cela qui importe. Les auteurs qui ont employé

la méthode quantitative, méthode qui délimite des communautés sur la base des espèces numériquement ou pondéralement dominantes, ont fréquemment pris pour des unités de peuplement indépendantes des états transitoires d'autres peuplements, ou de simples faciès de ceux-ci qui ne diffèrent que par la prépondérance numérique (temporaire ou permanente) d'une ou d'un petit nombre d'espèces sans que pour cela la composition du reste du peuplement soit affectée. Il semble que les fluctuations naturelles (intrinsèques, commandées par des rapports de prédation, etc. . .) du nombre des individus d'une population soient suffisamment répandues pour empêcher d'admettre la généralité du principe quantitatif de la délimitation des unités de peuplement. Les méthodes quantitatives, indispensables dans l'étude de la biomasse et de la productivité des mers doivent, à mon sens être subordonnées à la délimitation qualitative des unités de peuplement. C'est dans cet esprit que mon collaborateur J. PICARD et moi-même avons rédigé notre Manuel de Bionomie benthique de la Méditerranée (1958).

À première vue il peut paraître bizarre d'étudier en détail, en vue d'en tirer des conclusions d'ordre général, le benthos d'une méditerranée, c'est-à-dire d'une mer n'ayant avec l'Océan que des communications médiocres. En fait, pour un certain nombre de causes que je vais essayer de développer, la bionomie benthique de la Méditerranée de l'Ancien Monde présente un intérêt général qui dépasse largement le cadre géographique limité de cette mer.

I. LES PARTICULARITES D'ORDRE GEOGRAPHIQUE

La Méditerranée présente une relative hétérogénéité climatique, même quand on considère séparément les deux bassins qui la constituent.

Géographiquement parlant, la séparation entre les deux bassins est marquée par le détroit de Messine et le seuil joignant la pointe W. de Sicile (par exemple le Cap Lilibeo) au Cap Bon.

Au point de vue biologique la situation est assez différente.

Le *Bassin occidental biologique* correspond sensiblement aux limites géographiques mais il faut y ajouter les côtes orientale et méridionale de la Sicile. Quant à l'Adriatique, qui dépend topographiquement du bassin oriental, elle présente, dans sa partie centrale, un climat hydrologique et des peuplements très analogues à ceux qui sont typiques dans le bassin occidental ; la partie septentrionale dont les eaux ont une salinité diminuée et sont

soumises à un refroidissement hivernal assez accusé, et qui présente des marées d'une amplitude assez importante, a un caractère assez particulier.

Le bassin occidental considéré dans son ensemble présente trois aires principales où s'observent des anomalies.

La côte algérienne d'une part, soumise aux influences des eaux atlantiques pénétrant par le détroit de Gibraltar ; le Golfe du Lion et le Golfe de Gênes d'autre part, dont les eaux peuvent subir en hiver un refroidissement plus accusé qu'il n'est de règle dans le reste du bassin occidental, en raison de la fréquence et de l'intensité des vents du secteur Nord.

Au voisinage immédiat de ces golfes, ou dans ceux-ci même, de petites aires privilégiées peuvent échapper à ces restrictions. Par exemple la région située au S.E. de Gênes (Portofino, Rapallo) où la température des eaux, un peu supérieure aux valeurs moyennes du reste du bassin permet l'existence, dans l'étage circalittoral, de véritables enclaves de peuplements à faciès orientaux ; de même sur la Riviera française, de Menton aux Iles d'Hyères, de nombreuses espèces d'affinités subtropicales se développent normalement dans l'étage infralittoral, et il en est de même encore dans certaines baies des Iles Baléares (notamment la baie de San Antonio à Ibiza).

Quoi qu'il en soit, et à l'exception de ces zones d'anomalies, le bassin occidental conserve un caractère tempéré accusé.

Le Bassin oriental biologique comprend toutes les côtes du Nord de l'Afrique situées à l'E. du 11^e degré de longitude E., toutes les côtes de Grèce à l'E. du Cap Gallo et sans doute aussi du Cap Gallo à Corfou, les côtes de Crète, toute la partie de la mer Egée située au S. de la ligne joignant le Cap Doro d'Eubée à Antipsara, les côtes S. de Turquie, les côtes du Liban, de Syrie, et de Palestine. En ce qui concerne la mer Egée, une réserve s'impose : dans certaines passes, l'importance des masses d'eau en provenance de la Mer de Marmara (c'est-à-dire en dernière analyse de la Mer Noire) et qui s'écoulent vers le SW. de la mer Egée est suffisante pour provoquer un brassage important et continu (parfois en rapport avec des remontées d'eaux de profondeur), ce qui entretient dans ces aires une température relativement basse ; on y observe alors des enclaves des peuplements occidentaux. Quant au N. de la Mer Egée il reste pratiquement inconnu à l'heure actuelle mais il est très probable qu'il a un caractère tempéré.

A l'exception des aires d'anomalies dont il vient d'être question

le bassin oriental dans son ensemble montre des affinités subtropicales nettes.

Bien que, comme je viens de le dire, le bassin occidental présente plutôt un caractère tempéré et le bassin oriental un caractère subtropical, la présence d'enclaves de caractère opposé dans l'un et l'autre de ces bassins permet d'établir d'intéressantes homologies entre les peuplements tempérés et les peuplements subtropicaux. Dans l'ensemble d'ailleurs les grands traits des peuplements restent les mêmes et ce sont surtout des différences de faciès qui sont perceptibles. J'en donnerai quelques exemples.

On sait que les Phanérogames marines du g. *Halophila* sont un des éléments dominants des Herbiers infralittoraux des mers tropicales. En Méditerranée existe une espèce, *Halophila stipulacea*, qui est réputée être entrée par le Canal de Suez vers 1890, alors qu'il s'agit peut-être d'une forme qui était passée inaperçue des prospecteurs avant cette date. Or *H. stipulacea* se surimpose en beaucoup de points du bassin oriental à la banale *Cymodocea nodosa* de la Méditerranée occidentale, qu'elle peut aller jusqu'à éliminer. Les peuplements de *H. stipulacea* ne représentent qu'un faciès de la biocénose de la pelouse de Cymodocées (1).

Les Gastéropodes sessiles du g. *Vermetus* sont typiquement tropicaux et la plupart des auteurs, notamment aux Bermudes où ces animaux édifient des formations assez importantes, les ont considérés comme « intertidaux » c'est-à-dire ressortant à ce que nous appelons l'étage mésolittoral. En fait, la présence du *Vermetus cristatus* dans certaines portions de la Méditerranée où les eaux ne subissent pas un refroidissement hivernal trop accusé montre par la composition du peuplement accessoire qu'il s'agit d'une espèce appartenant à la frange supérieure de l'étage infralittoral située en dessous du mésolittoral inférieur à Mélobésiées. *Vermetus cristatus* y est associé à un certain nombre d'autres espèces subtropicales comme le Pagure *Calcinus ornatus*, le Pélécy-pode foreur *Lithophaga aristata* et l'Oursin *Arbaciella elegans*.

Un exemple encore : il existe sur les côtes orientales de Tunisie, à la limite supérieure de l'étage circalittoral, des fonds où abonde la grande Crevette *Penæus kerathurus*, fonds qui sont tout à fait comparables aux fonds à Pénéides du Golfe du Mexique et de diverses mers tropicales. Ces fonds, enrichis en matières organiques pour des raisons inhérentes à un régime particulier de cou-

(1) Quoiqu'elle soit également susceptible de se surimposer à d'autres biocoénoses.

rants, viennent ici se substituer aux sables précoraligènes à Ascidies, ce qui permet de les considérer comme représentant la partie supérieure de l'étage circalittoral. Cette interprétation, paraît d'après le reste du peuplement des fonds tropicaux à Pénéides, pouvoir être étendue à bon nombre de ceux-ci.

En principe, ces exemples de passage des peuplements tempérés à des peuplements tropicaux sont limités aux horizons relativement superficiels ; plus profondément, les différences de température entre les deux bassins s'atténuent. Il existe cependant encore, pour la biocénose coralligène de l'étage circalittoral, des différences appréciables entre les peuplements occidentaux et les peuplements orientaux. Dans le bassin occidental le peuplement des fonds coralligènes est dominé par des Alcyonaires, des Gorgonaires et de grands Bryozoaires calcifiés (les proportions respectives de ces diverses formes variant avec les faciès). En Méditerranée orientale au contraire, les Alcyonaires et Gorgonaires paraissent absents et les grands Bryozoaires calcifiés peu nombreux, tandis qu'on y trouve une grande abondance d'Eponges et de Madréporaires. Parmi ceux-ci abonde *Madracis pharensis* qui paraît caractéristique et qui est associé à une série d'autres formes (*Leptopsammia pruvoti*, *Caryophyllia smithi*, etc. . .) qui sont assez rares en Méditerranée occidentale mais prennent ici un grand développement.

Actuellement même, la faune Sud-orientale de la Méditerranée est en train de s'enrichir de nombreux éléments tropicaux issus de la Mer Rouge, le barrage hydrologique des lacs Amers ayant beaucoup perdu de son importance par lessivage progressif depuis un siècle des masses salines accumulées sur le fond. De nombreux recoupements au sujet des équivalences entre les peuplements tropicaux et les peuplements tempérés pourront en découler dans peu d'années, notamment au large des côtes d'Israël.

II. LES CARACTERES DES VARIATIONS DE NIVEAU

La Méditerranée est une mer dans laquelle les variations de niveau d'origine lunisolaires sont généralement faibles et couramment dépassées par les fluctuations d'origine météorologique. Il est essentiel de tenir compte de l'exiguïté et de l'irrégularité des variations de niveau (à l'exception des deux zones privilégiées que sont le N. de l'Adriatique et le fond du Golfe de Syrte) pour comprendre la structure de l'étage mésolittoral méditerranéen ; celui-ci se trouve en effet dégagé de l'influence des ma-

rées de grande amplitude (et notamment de l'étalement sur l'ensemble de l'étage de l'influence du ressac) qui perturbent l'étagement ou plutôt le masquent par développement de ceintures mono- ou oligospécifiques d'Algues. Ces ceintures, si frappantes au point de vue physiologique ne sont, en fait qu'une surimposition tout à fait accessoire. Par exemple, dans la portion N. de l'Adriatique, soumise à des marées dont l'amplitude peut atteindre 1,5 m, la ceinture de *Fucus virsoides* vient se superposer au sous-étage mésolittoral inférieur dont il sera question plus loin et qui est ainsi masqué.

La Méditerranée présente donc, sur presque toutes ses côtes, à l'état « pur » la subdivision de l'étage mésolittoral en deux sous-étages : le mésolittoral supérieur caractérisé par des peuplements denses des Cirripèdes thoraciques les plus tolérants (ici des *Chtamalus*) ; le mésolittoral inférieur caractérisé par des peuplements de Mélobésiées (parmi lesquelles les deux espèces essentielles sont *Neogoniolithon Notarisi* et *Lithophyllum tortuosum* (= *Tenarea tortuosa*). L'amplitude minime des variations de niveau permet, à partir de la deuxième de ces Algues, l'établissement dans le bassin occidental seulement (particularité inexplicable jusqu'ici) de la formation connue sous le nom de corniche (ou trottoir) de *Lithophyllum*, formation qui fait défaut sur les côtes atlantiques du Portugal et au Maroc où pourtant *Lithophyllum tortuosum* est prospère. D'ailleurs R. MOLINIER et J. PICARD ont montré que, dans l'extrême Sud de la côte méditerranéenne espagnole (région de Motril) qui est intéressée par l'onde de marée atlantique (assez amortie d'ailleurs), le sous-étage mésolittoral inférieur disparaissait. Dans les aires où les variations de niveau de la mer calme sont pratiquement nulles comme cela se produit dans des bassins étendus ne communiquant avec la Méditerranée que par un orifice étroit on observe une anomalie un peu différente : les deux sous-étages sont fusionnés comme l'a observé P. HUYE dans les Golfes de Patras et Lepante ; on trouve alors mêlés les *Chtamalus* et les *Rivularia* (algues qui sont propres au mésolittoral inférieur).

III. L'ECLAIREMENT PARTICULIEREMENT IMPORTANT DES FONDS MEDITERRANEENS

On sait que l'on désigne sous le nom de facteurs climatiques des facteurs généraux qui régissent la localisation d'un étage déterminé dans une région naturelle déterminée. L'éclaircissement

est le plus important des facteurs climatiques pour les étages du système littoral quoique l'humectation intervienne aussi pour les étages supra- et mésolittoral. Cet éclaircissement est conditionné par la pénétration qualitative et quantitative des radiations solaires pénétration qui est fonction de trois facteurs : la latitude, la nébulosité, la transparence de l'eau ; cette dernière dépend elle-même de l'importance des apports terrigènes et de la densité des populations pélagiques.

En Méditerranée, d'une façon générale, il y a une pénétration élevée donc un gradient d'éclaircissement très dilaté, ce qui est très favorable notamment à la discrimination des étages. Cette discrimination est beaucoup plus facile par exemple qu'en Manche où la nébulosité est plus forte, la latitude plus élevée, et où les courants de marée entretiennent une turbidité élevée. Il est bien difficile par exemple de fixer la limite entre l'infra-littoral et le circa-littoral lorsque, comme en certains points des côtes de la Manche, le maërl (formation typiquement circa-littorale) arrive jusqu'au niveau des basses-mers de grande vive-eau.

De plus la turbidité a fréquemment pour corollaire une teneur relativement élevée en matières organiques ; ce facteur édaphique devient alors prédominant et provoque la substitution de peuplements de succession édaphique aux peuplements de la série évolutive climatique ce qui est évidemment défavorable à l'établissement d'une coupe typique c'est-à-dire d'une coupe basée essentiellement sur les peuplements correspondant à des conditions édaphiques moyennes. Ces valeurs moyennes des facteurs édaphiques sont très souhaitables si on peut pouvoir effectuer des comparaisons valables entre plusieurs régions naturelles.

L'influence des matières organiques mises en suspension par les marées est évidente sur de nombreux points des côtes de l'Atlantique nord-oriental où les peuplements sessiles des substrats solides (roche) sont à base de *Corallina* diverses avec, dans l'horizon tout à fait superficiel, des peuplements de diverses espèces du g. *Mytilus*.

Si l'on envisage maintenant l'ensemble de la Méditerranée on constate que les différences de pénétration de la lumière en profondeur entre le Nord du bassin occidental par exemple et le centre du bassin oriental (Grèce et Crète par exemple), aboutissent à d'importantes modifications des peuplements. Un exemple particulièrement net est celui du maërl (« gravelle grosse »). On sait que ce fond est couvert de thalles de *Lithothamnium* branchues « libres » qui sont essentiellement *Lithothamnium cal-*

careum var. *squarrulosa* et *Lithothamnium solutum*. Dans le bassin occidental cette formation descend généralement jusque vers 40-50 m de profondeur. Dans le bassin oriental, où la nébulosité est plus faible, les rayons du soleil plus verticaux et les eaux particulièrement transparentes (notamment en raison de l'extrême pauvreté du plancton) ces Lithothamniées descendent couramment jusque vers 70 et même 100 m de profondeur. De plus on voit alors s'établir sur ce maërl, à partir de 60 m environ, un peuplement dense de l'Algue Verte *Palmophyllum crassum* qui permet de dire qu'il y a un véritable faciès oriental à *Palmophyllum* du maërl. D'ailleurs on observe également en Méditerranée orientale une fréquente extension vers la profondeur de la biocœnose précoraligène des fonds meubles représentée notamment par son faciès à *Vidalia volubilis*.

Ces extensions en profondeur des biocœnoses du précoralique de substrat meuble et de la biocœnose du maërl ont pour résultat de raréfier considérablement dans le bassin oriental les surfaces occupées par les Fonds Détritiques Côtiers, dont ces biocœnoses, ainsi décalées, viennent occuper l'espace bathymétrique habituel en Méditerranée occidentale. Si le biotope est ainsi masqué la biocœnose ne disparaît pas complètement et, dans de nombreux fonds de maërl de la Méditerranée orientale on observe un petit stock d'espèces caractéristiques des Fonds Détritiques Côtiers. Les plus communes sont *Tellina balaustina*, *T. donacina*, *T. serrata*, *Aporrhais pespelicani*, *Turritella triplicata*, et, à un moindre degré, *Stylocidaris affinis*, *Ophiura albida*. La plus grande fréquence des cinq premières espèces vient de ce qu'il s'agit d'espèces nettement détritivores, et qui trouvent dans ces gravelles, toujours mêlées d'un peu de vase, des conditions sinon favorables du moins compatibles avec leur mode de collecte de la nourriture.

IV. L'HOMOTHERMIE DES EAUX PROFONDES DE LA MEDITERRANEE

Le fait que les eaux profondes de la Méditerranée sont homothermes aux environs de 13° C à partir d'une profondeur voisine de 300 m, permet dans une certaine mesure de disjoindre la température des autres facteurs de la distribution des Invertébrés benthiques.

En Atlantique les formes eurybathiques, celles qui par exemple vont de l'étage circalittoral jusqu'à l'étage mésobathyal doivent

être en même temps eurythermes. En Méditerranée au contraire des espèces sténothermes pour des températures de l'ordre de 13° à 15-16° peuvent être eurybathiques et c'est la raison pour laquelle certaines formes, qui ne dépassent pas l'étage circalittoral en Atlantique, peuvent descendre à plusieurs milliers de mètres en Méditerranée. Ces espèces eurybathiques en Méditerranée pourraient être beaucoup plus nombreuses qu'elles ne le sont si les conditions nutritielles précaires (issues d'une circulation déficiente) n'éliminaient toutes celles dont les exigences alimentaires dépassent les possibilités des grands fonds méditerranéens.

En revanche il faut bien souligner que la connaissance du système bathyal de la Méditerranée ne peut être d'aucun secours pour la compréhension du système bathyal des Océans et des mers ouvertes. Les conditions nutritielles anormales évoquées plus haut interviennent pour rendre la faune très clairsemée (sauf en quelques aires privilégiées) et l'homothermie de profondeur aux environs de 13° C élimine de cette faune toutes les espèces sténothermes froides atlantiques (beaucoup plus nombreuses que les sténothermes tempérées susceptibles de descendre en profondeur). La profondeur médiocre (350 m au maximum) du Déroit de Gibraltar empêche la pénétration actuelle des peuplements mésobathyaux et infrabathyaux de l'Atlantique, et comme nous le verrons plus loin les régressions survenues au cours du Quaternaire n'ont laissé subsister pratiquement aucune forme relicte appartenant à ces deux étages. Les deux dernières causes invoquées font que la Méditerranée est occupée jusqu'à ses plus grands fonds par l'étage épibathyal.

V. LA LENTEUR DE LA SEDIMENTATION

Sauf dans certaines aires placées sous influences d'apports fluviatiles la sédimentation actuelle paraît généralement, en Méditerranée, plus lente qu'elle ne l'est en mer ouverte. Le résultat en est que, en de nombreux points, on retrouve sur le fond des vestiges importants des thanatocœnosés. La succession de celles-ci peut permettre de suivre les variations du niveau de la mer au cours du Quaternaire comme cela a été établi par J.M. PERES et J. PICARD. Par exemple : sur le bord de la marge continentale par 120-130 m de profondeur, dans la région située immédiatement à l'E. de Marseille et soumise à des apports fins minimes, les Fonds Détritiques du large situés par 120-130 m de profon-

deur montrent à côté de la biocœnose actuelle et des tests morts issus de celles-ci (*Caryophyllia clavus*, *Chlamys clavata*, *Chlamys varia*, *Dentalium panormum*) des traces des anciens niveaux de la mer. On trouve aussi, mêlées à ces restes actuels, les fractions suivantes : a) De petits galets fluviatiles qui ne peuvent avoir été déposés que dans des fonds très restreints (quelques mètres au maximum et marquent ainsi la position du rivage lors de la dernière grande régression de la Méditerranée. b) Des restes très altérés (notamment rongés par les Cliones) d'une faune à tendance coralligène où l'on reconnaît à côté d'espèces-pilotes de la biocœnose coralligène comme les Bryozoaires *Hippodiplosia fascialis* et *Porella cervicornis*, d'assez nombreux débris de *Lithothamnium calcareum* var. *squarrulosa*, diverses Mélobésiées sur des galets, des coquilles ou des débris de *Flabellum anthophyllum*, des Mollusques : *Cerithium vulgatum*, *Lucina borealis*, *Pecten jacobaeus*, *Lima inflata*. Cette faune paraît avoir vécu vers 40-45 m de profondeur et représente donc un net retour de la mer. c) Des restes, beaucoup plus abondants et moins altérés (quoique subfossiles) d'une faune telle que celle qu'on rencontre actuellement dans des fonds de sable et gravier fin situés vers 70-80 m de profondeur et dont les éléments dominants sont *Cardita aculata*, *Pitaria rudis* et sa var. *mediterranea*, *Venus ovata* associés à d'autres espèces moins nombreuses : *Aporrhais pespelicani*, *Turritella triplicata*, *Arca diluvii*, *Arca lactea*, *Venus casina*, *Venus brongniarti*, *Astarte fusca*, *Tellina balaustina*, *Isocardia cor*, *Corbula gibba*, *Chlamys multistriata*. Cette faune, plus profonde que la précédente, marque la dernière étape de la progression de la mer avant l'époque actuelle, et correspond assez bien à la biocœnose des fonds Détritiques côtiers.

En résumé les recherches méditerranéennes me paraissent devoir apporter à la Bionomie benthique en général une contribution, dont l'importance dépasse largement le cadre géographique limité de cette mer.

Seule l'étude du système bathyal méditerranéen révèle des caractères trop particuliers (pauvreté qualitative et quantitative, existence d'un seul étage en raison de l'homothermie) pour qu'on puisse le comparer avec le système bathyal des Océans.

Pour le système littoral en revanche les recherches méditerranéennes ouvrent, dans l'ordre général, les perspectives suivantes : 1) variété climatique de l'ensemble de la Méditerranée permettant d'établir des homologues entre divers peuplements tempérés et tropicaux ;

- 2) amplitude faible des marées luni-solaires réalisant un étage mésolittoral très schématique ;
- 3) insolation moyenne importante et forte transparence des eaux assurant un étalement *maximum* du gradient d'éclairement en profondeur ce qui facilite la discrimination des étages infralittoral, circalittoral, bathylittoral ;
- 4) facilité relative de l'étude des thanatocœnoses récentes.

Aucune autre mer du monde ne présente peut-être des conditions aussi favorables et la facilité avec laquelle les peuplements décrits dans les mers les plus variées s'inscrivent dans le cadre bionomique tracé par nous pour les peuplements méditerranéens me paraît être la meilleure preuve de l'intérêt primordial des études méditerranéennes pour la bionomie benthique générale.