

Peuplement de la grotte sous-marine de l'île de Bagaud (parc national de Port-Cros, France, Méditerranée)

**Jean-Georges HARMELIN*, Nicole BOURY-ESNAULT*,
Renaud FICHEZ**(**), Jean VACELET*, Helmut ZIBROWIUS***

Résumé : Le peuplement de la seule grotte sous-marine du parc national de Port-Cros, localisée sur la côte de l'île de Bagaud a été inventorié en plongée. Cette grotte peu profonde (8 m) comprend deux chambres offrant des degrés d'obscurité variés, un confinement faible, et une production inhabituelle d'oxydes de manganèse à partir de fissures dans la paroi postérieure. Les communautés sessiles sont dominées en couverture et en nombre d'espèces par les éponges (47 espèces). Les groupes dominants secondaires en couverture sont les bryozoaires (29 espèces), les scléactiniaires (5 espèces) et les polychètes serpulides et spirorbes (18 espèces). Les brachiopodes (5 espèces) et les mollusques (6 espèces) ne présentent qu'une contribution mineure à la couverture des parois. Dix espèces de crustacés (2 mysidacés et 8 décapodes) et 19 espèces de poissons, dont 11 résidents, ont été répertoriées visuellement. Malgré des caractères physiques limitants (petite taille de la grotte, profondeur faible, exposition), tous ces groupes comprennent des composants typiques des communautés des grottes obscures, qui peuvent aussi être distribués sur la pente continentale, et aussi des espèces rares ou mal connues. Ces assemblages sont aussi caractérisés par l'absence de quelques espèces qui, habituellement, sont parmi les plus communes dans les grottes de Méditerranée nord-occidentale et présentes aussi, localement, dans les habitats ombragés plus profonds. La production d'oxydes de manganèse dans la chambre postérieure est peut-être responsable de certaines de ces exclusions (e.g. les bryozoaires cyclostomes) et des malformations observées sur les spicules siliceux de certaines éponges.

Abstract: Communities of a submarine cave at Bagaud Island, (Port-Cros National Park, France, Mediterranean). The communities in the only submarine cave known in the national park of Port-Cros have been surveyed by SCUBA diving. This shallow cave (8 m) comprises two small chambers offering various degrees of darkness, low confinement, and an unusual production of manganese oxides from cracks in the back wall. Sessile communities were dominated both in cover and species richness by sponges (47 species). Secondary dominants in cover included bryozoans (29 species), scleractinians (5 species) and serpulid and spirorbid polychaetes (18 species). Brachiopods (5 species) and molluscs (6 species) were subordinate components of the wall and roof fauna. Ten species of crustaceans (2 mysids and 8 decapods) and 19 fish species, including 11 resident species, were recorded visually. Despite limiting physical characters (small cave size, shallow depth, exposure), all these groups included typical components of dark cave

* Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France. Tél. : 04 91 04 16 00. E-mail : jharmel@com.univ-mrs.fr

** Centre IRD de Nouméa, BP A5, 98848 Noumea CEDEX, Nouvelle Calédonie.

communities that also occur on the continental slope, as well as rare or poorly known species. These assemblages were also characterised by the absence of some species among the most common components of other NW Mediterranean cave communities and which occur locally in deeper shaded habitats. The production of manganese oxides in the back chamber may possibly be responsible of part of these exclusions (e.g. cyclostome bryozoans), and of abnormality affecting spicules in some siliceous sponge species.

INTRODUCTION

Les grottes sous-marines et les cavités plus petites sont des foyers de biodiversité en zone littorale pour un large éventail d'organismes qui ne dépendent pas directement de l'énergie lumineuse pour leur fonctionnement. En particulier, les invertébrés qui ont un mode de vie fixée bénéficient de l'espace que les végétaux et les organismes qui leur sont associés obligatoirement ne peuvent occuper dans cet environnement. De nombreuses études, souvent faites en Méditerranée, ont montré les particularités physiques et biotiques de ces habitats cryptiques, qui en font des sites d'un immense intérêt écologique (e.g. Laborel et Vacelet, 1959 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Zabala *et al.*, 1989 ; Bianchi et Morri, 1994). L'originalité des communautés cavernicoles par rapport à celles des habitats ouverts s'accroît avec la réduction de l'éclairage et aussi de la circulation hydrologique, donc des échanges avec les milieux productifs. La composition, la structure et la dynamique des communautés qui sont établies dans les chambres obscures sont ainsi fortement marquées par la pénurie alimentaire et l'isolement. Cette situation est d'autant plus drastique que l'architecture de la grotte, sa taille, sa profondeur et la configuration du site contribuent au confinement des chambres internes. Les grottes sont des exemples typiques d'habitat fragmenté pour les organismes à faible capacité de dispersion tout au long de leur cycle de vie. Toutefois, des petites cavités proches peuvent constituer des relais pour certains d'entre eux. Les relations entre la faune des grottes et celle de la pente continentale sont maintenant bien connues, qu'il s'agisse d'espèces eurybathes, les plus courantes (revue dans Harmelin *et al.*, 1985), ou d'espèces strictement profondes pouvant s'établir dans certaines grottes dites "froides" (Vacelet *et al.*, 1994 ; Vacelet et Boury-Esnault, 1995).

Les grottes sous-marines sont fréquentes sur les côtes de la Provence calcaire du fait de l'envoyage des réseaux karstiques au cours de la dernière transgression, mais sont plus rares en Provence métamorphique. La présence d'une grotte dans le parc national de Port-Cros est particulièrement intéressante, comme élément patrimonial, mais aussi par sa localisation sur une île relativement éloignée d'autres sites cavernicoles. Cette grotte présente aussi un environnement minéralogique très particulier (Alloué et Harmelin, 2001), qui pourrait en faire un atelier unique pour certaines études expérimentales.

MATERIEL ET METHODES

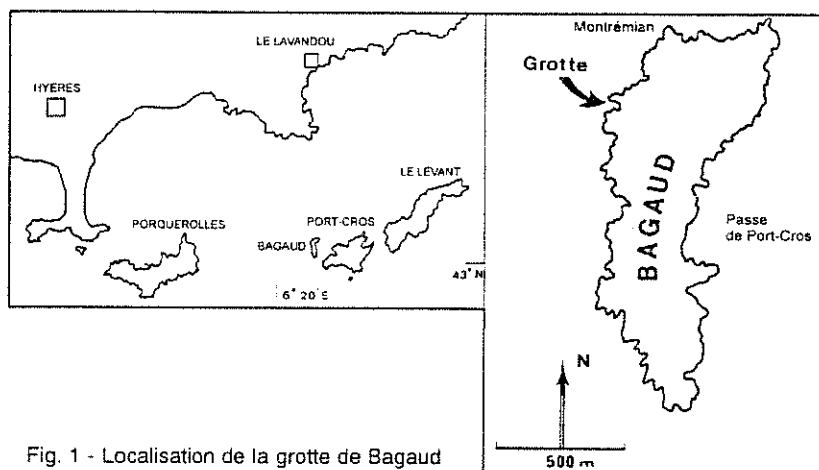


Fig. 1 - Localisation de la grotte de Bagaud

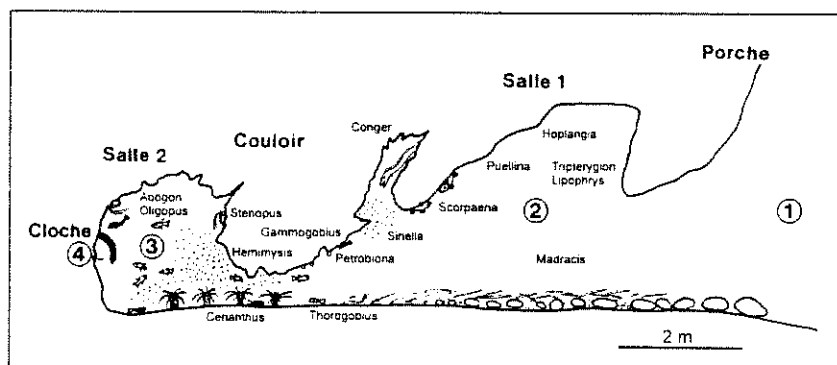


Fig. 2 - Coupe de la grotte de Bagaud et localisation de quelques composants majeurs du peuplement.

Site

La grotte étudiée est située sur la face ouest de l'île de Bagaud (approximativement $43^{\circ}00,9'N$; $06^{\circ}21,6'E$), à environ 400 m au sud de la pointe Montrémian (Fig. 1). Comme l'archipel d'Hyères en général, l'île de Bagaud est constituée de terrains métamorphiques, quartzites et micaschistes (Bronner, 1986). Les fonds devant cette côte sont en pente modérée et sont en grande partie couverts par un herbier à *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Deille au delà d'une bordure rocheuse superficielle, qui s'étend généralement de la surface à 6-12 m de profondeur et se prolonge au large en quelques points par des dorsales. La grotte s'ouvre au fond d'une petite indentation du liseré côtier aux parois abruptes, dont la profondeur est de 13 m à l'extérieur de ce vallon sous-marin et 8 m au niveau de l'entrée de la grotte (profondeur de la voûte du

porche : environ 4 m). Du fait de l'orientation de la côte et de la topographie locale, la grotte est exposée aux houles des secteurs nord à sud. Elle est composée de deux salles de dimensions modestes, reliées par un petit couloir. La salle antérieure (salle 1) mesure environ 6 m de long pour 4 m de large. Du fait de la petitesse de l'entrée et de la disposition de cette salle, la lumière est rapidement diminuée. Les parois latérales et le plafond sont très irréguliers, avec des failles, des surplombs et des replats. Le plancher est couvert de galets et de sédiment, le plus souvent recouvert par une couche de débris végétaux, principalement *P. oceanica*, qui attestent de la puissance des échanges avec l'extérieur. Cette salle se poursuit du côté est par un couloir court, étroit et très faillé, qui débouche par une chatière dans une petite salle (environ 3 m x 2 m au plancher et 3 m de haut). Cette salle terminale (salle 2) est entièrement obscure, avec un plancher vaseux, généralement parsemé de débris végétaux, et des parois très sombres (cf ci-dessous) (Fig. 2).



Fig. 3 - Cloche d'oxydes de manganèse. Grotte de Bagaud, salle 2.

La grotte de Bagaud présente une particularité minéralogique remarquable (Boury-Esnault *et al.*, 1987). Elle est le lieu d'une production exceptionnelle d'oxyde de manganèse, qui la différencie des autres grottes de Provence, où les parois des parties obscures sont couvertes d'enduits ferro-manganésifères, qui se déposent très lentement et dont la source ionique est l'eau de mer (Allouc et Harmelin, 2001). Les dépôts d'oxyde de manganèse concernent surtout les parties hautes du couloir et la salle 2. Leur production semble liée à un point situé au fond de la salle 2, matérialisé par une formation en cloche renversée d'environ 60 cm de haut (Fig. 3), dont les parois friables, de 3 à 5 cm d'épaisseur, sont faites essentiellement d'oxyde de manganèse (Boury-Esnault *et al.*, 1987, Allouc et Harmelin, 2001). Les parois verticales de la salle 2 sont également recouvertes de dépôts d'oxyde de manganèse, qui sont plus épais dans les parties supérieures de part

et d'autre de la cloche. Celle-ci est le lieu de suintements d'eau douce, dont l'intensité varie selon la saison et qui sont supposés être responsables de la dissolution et du transfert dans le milieu marin du manganèse des sols de Bagaud (Ailouc et Harmelin, 2001 et données inédites). En 1986, la salinité à l'intérieur de la cloche variait ainsi de 5,30‰ en mars à 22,85‰ en septembre, tandis qu'au centre de la salle 2, plus stable, elle n'était pas significativement différente de celle observée dans la salle 1 et à l'extérieur (38,1-38,4‰).

Méthodes d'étude

Les travaux dans la grotte ont été exécutés en plongée ; ils comprenaient des inventaires directs des organismes fixés et mobiles immédiatement identifiables, des prélèvements pour identification et mesures (biométrie, biomasse) au laboratoire, et des relevés photographiques standardisés.

L'évaluation de la couverture des principaux composants de la faune fixée de la salle 1 de la grotte de Bagaud a été faite à partir de 15 macrophotographies au rapport 1/6 (Nikonos "avec objectif 28 mm + objectif additionnel Nikonos, Kodachrome 64", champ photographié : 14 cm x 21 cm) réalisées en décembre 1988 dans la partie médiane et arrière de la salle 1. Les diapositives ont été examinées sous une loupe binoculaire pourvue d'un oculaire équipé d'un quadrillage portant 10 points distribués au hasard (oculaire 10, grossissement 6). Le pourcentage de couverture des différentes catégories d'organismes sessiles a été évalué par la méthode des points (Sutherland et Karlson, 1977), qui consiste dans la quantification du nombre de points superposés à chacune des catégories dans 10 champs oculaires (soit 100 points) pris au hasard dans le cadre photographié.

Des petits fragments de parois ou d'espèces non identifiées *in situ* ou d'après les photographies ont été prélevés et fixés (formol ou alcool) avant étude au laboratoire.

L'inventaire du peuplement de la salle 2 a été complété par la recherche des restes de squelettes d'organismes accumulés dans le sédiment du plancher. Pour cela, les bioclastes calcaires ont été extraits du sédiment vaseux par tamisage et par flottaison des éléments légers, principalement fibres de *P. oceanica*. La biomasse de la couverture biotique de la partie médiane de la salle 1 a été mesurée sur deux échantillons de paroi prélevés à droite et à gauche de cette salle. La masse sèche de matière organique (MS) a été obtenue à partir de la masse sèche totale (séchage à 100 °C) déduite de la masse sèche sans cendres (calcination 450 °C) (Fichez, 1990).

La faune mobile a été inventoriée essentiellement par observation visuelle à chaque intervention dans la grotte (une douzaine entre 1985 et 1999) en éclairant chaque portion de celle-ci selon un parcours standardisé. Les mysidacés ont été capturés au moyen d'une époussette à maille fine.

RESULTATS

Répartition générale des peuplements sessiles

La grotte de Bagaud présente le schéma classique de répartition des peuplements en fonction de l'éclairement et de la circulation hydrodynamique (Laborel et Vacelet, 1959 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Fichez, 1990). Du fait de la configuration et de la taille du site, l'écotone correspondant au remplacement des peuplements à dominance d'algues macroscopiques par les peuplements à dominance animale au niveau du porche est très court.

La couverture biotique des parois est de 100% dans la partie antérieure de la salle 1. Elle diminue ensuite quand la distance à l'entrée augmente et tombe à moins de 50% dans la partie postérieure et dans le couloir, puis à moins de 20% dans la salle 2. Dans la partie médiane de la salle 1, la couverture des parois par la faune fixée macroscopique atteint un pourcentage moyen d'environ 87% (Tableau 1), avec une variabilité faible entre les placettes (coefficient de variation CV = 8,3%). Les spongiaires sont largement dominants avec une couverture moyenne des parois de près de 45% et une variabilité modérée (CV = 47%) tandis que les bryozoaires viennent en second rang et occupent environ 20% des parois (CV = 55%). Au fond de la salle 1, le taux de couverture des bryozoaires augmente alors que ceux de l'ensemble de la couverture biotique et des éponges diminuent (Boury-Esnault *et al.*, 1987). Deux autres groupes d'invertébrés fixés, les sclérectiniaires et les polychètes serpulides et spirorbés, présentent chacun un taux de couverture relativement élevé (> 10%). On note la forte variabilité entre les échantillons de parois des sclérectiniaires (CV > 100%) et des autres composants de la faune fixée (CV > 200%), qui indique une distribution nettement agrégative des éléments secondaires de la communauté. Il y a une corrélation négative significative ($p < 0.05$) entre le taux de couverture des spongiaires et celui des bryozoaires ($r = -0,710$) et des sclérectiniaires ($r = -0,602$), mais aucune corrélation n'a été observée entre la couverture des éponges et celle des serpulides. Toutefois, ces tendances demandent à être vérifiées sur un nombre plus grand de placettes. Les algues macroscopiques ne sont pas représentées dans cette partie de la grotte et les autres composants visibles de la communauté (foraminifères, mollusques bivalves, crustacés cirripèdes et brachiopodes) n'ont qu'une contribution minime ($0,05 \ll 1\%$) et très variable à la couverture des parois (Tableau 1). La couverture biotique des parois de la salle 1 est parti-culièrement peu épaisse par rapport à ce qui est observé dans les grottes karstiques de la Provence calcaire dans les mêmes situations environnementales. Sa biomasse observée dans la partie médiane de cette salle est seulement de 53,3 g MS m² sur la paroi verticale ouest et de 67,4 g MS m² sur la paroi est.

Tableau 1. Taux moyen de couverture (écart-type entre parenthèses) des principaux groupes d'organismes encroûtants sur les parois du milieu de la salle 1 de la grotte de Bagaud.

Groupes	Couverture (%)
Spongiaires	44,60 (20,87)
Bryozoaires	19,47 (10,72)
Scléractiniaires	11,07 (12,24)
Polychètes Serpulides	10,13 (6,38)
Crustacés Cirripèdes	0,13 (0,35)
Foraminifères	0,80 (1,94)
Mollusques Bivalves	0,07 (0,26)
Brachiopodes	0,30 (0,70)
TOTAL	86,53 (7,22)

Spongiaires

Comme dans la plupart des habitats peu éclairés de Méditerranée, les spongiaires constituent l'élément dominant de la faune fixée sur les parois de la grotte de Bagaud, tant en surface couverte et en biomasse qu'en nombre d'espèces. Deux séries d'inventaires espacées de 5 ans (1987 et 1992) ont répertorié 47 espèces dans l'ensemble de la grotte et ont montré que certaines espèces présentaient de nettes fluctuations de population, surtout à l'entrée de la grotte.

Au niveau du porche, les éponges viennent en concurrence avec des algues macroscopiques, calcifiées ou molles, dont la couverture est encore notable. Les principales espèces sont alors *Crambe crambe*, *Phorbas tenacior* et *Cliona viridis*. En 1987, ce peuplement comprenait aussi de larges plaques de *Pleraplysilla spinifera* qui couvraient jusqu'à 900 cm², mais qui n'étaient plus apparents en 1992. Par ailleurs, *Chondrosia reniformis*, dont l'absence avait été remarquée en 1987, a colonisé ultérieurement cette partie de la grotte avec plusieurs individus de taille notable. D'autres espèces, comme *Phorbas fictitius*, *Raphidophylus jolicoeuri* et *Cacospongia mollior*, sont aussi relativement abondantes en 1992.

Dans la salle 1, les éponges sont bien représentées (27 espèces) et dominent la couverture du substrat (Tableau 1). Les plus grandes d'entre elles sont trois démosponges, *Agelas oroides*, *Diplastrella bistellata* (Fig. 4) et *Spirastrella cunctatris*, qui couvrent des surfaces verticales de 500 à 1000 cm². Vraisemblablement à cause de l'hydrodynamisme pouvant régner dans cette grotte, *Agelas oroides* présente un morphotype revêtant, très différent de sa forme habituelle massive pourvue de digitations osculifères. La présence de la Calcispongia *Clathrina clathrus* à la base des parois témoigne aussi d'un dynamisme hydrologique accentué (Borojevic, 1967). Les éponges calcaires sont, d'une manière générale, abondantes et la plupart d'entre elles sont des espèces nouvelles présentes dans beaucoup de grottes, mais qui n'ont jamais été décrites. La pharétronide *Petrobiona massiliana* est présente

dans les anfractuosités de la salle 1 et dans le couloir. Cette éponge hypercalcifiée, relique des récifs à spongiaires du Mésozoïque (Vacelet, 1964), est typique des biotopes obscurs bien drainés par la circulation hydrologique. Deux espèces de *Reniera*, *R. mucosa* et *R. fulva*, ont été répertoriées dans cette partie de la grotte, mais leur présence est plus modeste que dans les vastes grottes plus calmes de Provence ou, à plus grande profondeur, sous les surplombs des fonds coralligènes. L'absence de *Aplysina cavernicola* est remarquable.

Dans la salle 2, la couverture des parois par les spongiaires est beaucoup plus faible qu'en salle 1. L'espèce dominante est *Plakina trilopha*, une espèce représentée normalement par des individus de petite taille mais qui prend ici un développement inhabituel. Au total, 16 espèces encroûtantes de spongiaires ont été observées. Ce lot d'espèces a la particularité de comprendre 6 espèces de *Rhabderemia*, parmi lesquelles on note deux espèces probablement nouvelles et *R. toxigera*, qui n'avait pas été retrouvée depuis sa découverte par Topsent (1892) dans le coralligène de Banyuls-sur-mer. Il faut signaler également des spécimens de *Penares helleri* dont la surface dépasse 600 cm².

Une particularité remarquable des spongiaires de la salle 2 est la fréquence particulièrement élevée des malformations affectant les spicules siliceux. Ce phénomène est très marqué chez *Rhabderemia toxigera*, ainsi que chez *Erylus euastrum*, dont les individus présents en salle 1 sont normaux.

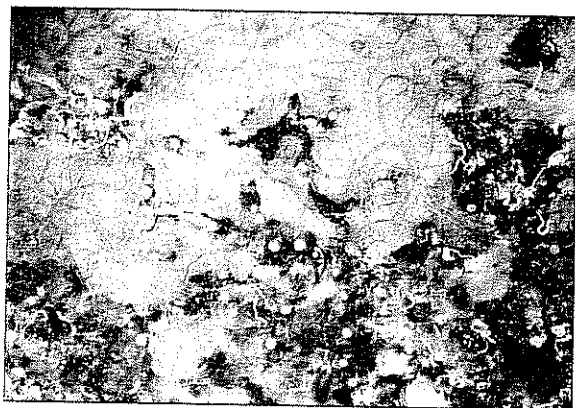


Fig. 4 - *Diplastrella bistellata*,
une des éponges en plaque dominantes dans la grotte de Bagaud, fond de salle 1.

Cnidaires

Le peuplement de cnidaires de la grotte comprend principalement des scléactiniaires et des cérianthes. Le peuplement de scléactiniaires de la grotte de Bagaud est limité à 5 espèces : *Caryophyllia inornata* (Duncan, 1878), *Guynia annulata* Duncan, 1872, *Hoplangia durotrix* Gosse, 1860, *Madracis pharensis* (Heller, 1868), *Paracyathus*

pulchellus (Philippi, 1842). L'absence de *Leptopsammia pruvoti* Lacaze-Duthiers, 1897 est remarquable. Cette espèce jaune vif facile à reconnaître est pourtant généralement présente dans les autres grottes méditerranéennes, ainsi que sous les surplombs peu profonds autour de Port-Cros.

Parmi les espèces recensées, *H. durotrix* forme un faciès dans les diverticules du plafond de la salle 1 (Fig. 2) avec une forme peu ou non ramifiée, position typique, analogue à celle dans des grottes de la région de Marseille (Zibrowius, 1980). *Caryophyllia inornata* accompagne *H. durotrix* dans le même microhabitat mais y est remarquablement rare tandis que quelques petits individus existent aussi dans le couloir et dans la salle 2. De rares individus de *P. pulchellus* ont été vus dans les parties supérieures du côté ouest de la salle 1, mélangés à des *C. inornata* et des *H. durotrix*. *Madracis pharensis* est également abondant par endroits, surtout sur le flanc est de la salle 1, où la forme rubannée constitue un faciès (Fig. 5), et dans le couloir. Cette espèce pénètre aussi dans la salle 2, juste au-dessus de la chatière. *Guynia annulata* est une espèce trop petite pour être reconnue sur place. Elle a été obtenue à plusieurs reprises (éclats de roche, grattages) dans la partie supérieure du couloir et dans la salle 2, ainsi que sous la forme de squelettes tombés dans le sédiment de la salle 2. Dans d'autres sites méditerranéens (région de Marseille, Crète), *G. annulata* peut être abondant près de zones supérieures de grottes influencées par des arrivées d'eau douce (ce qui caractérise aussi la salle 2 de la grotte de Bagaud). - Malgré des recherches prolongées, *Ceratotrochus magna-gonii* Cecchini, 1914, typique de zones obscures appauvries dans les grottes de Marseille, n'a pas été trouvé dans celle de Bagaud.

Une dizaine de cérianthes, *Cerianthus membranaceus* (Spallanzani, 1784), de grande taille, occupaient le plancher vaseux du couloir et de la salle 2.

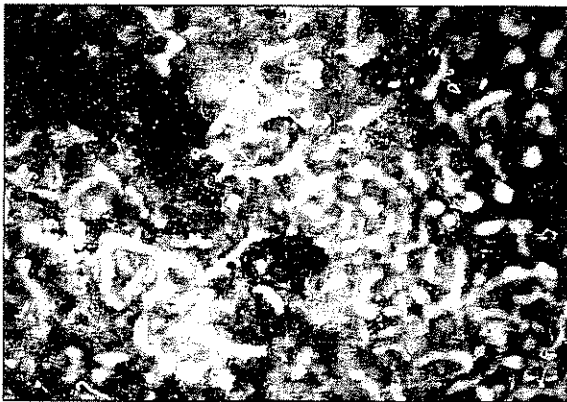


Fig. 5 - Forme en ruban du scléactiniaire *Madracis pharensis* dans la grotte de Bagaud, milieu de salle 1.

Polychètes Serpulidae et Spirorbidae

Au total, 18 espèces de polychètes à tube calcifié, serpules et spirorbes, ont été reconnues dans la grotte de Bagaud : *Filigranula annulata* (O.G. Costa, 1861), *Hydroides pseudouncinata* Zibrowius, 1968, *Janita fimbriata* (Delle Chiaje, 1822), *Janua* sp., *Josephella marenzelleri* Caullery & Mesnil, 1896, *Metavermilium multicristata* (Philippi, 1844), *Protolaeospira striata* (Quiévreux, 1963), *Pileolaria heteropoma* (Zibrowius, 1968), *Vinearia koehleri* (Caullery & Mesnil, 1897), *Protula* sp., *Semivermilium crenata* (O.G. Costa, 1861), *Serpula cavernicola* Fassari & Mollica, 1991, *S. concharum* Langerhans, 1880, *S. vermicularis* Linnaeus, 1767, *Spiraserpula massiliensis* (Zibrowius, 1968), *Spirobranchus polytrema* (Philippi, 1844), *Vermiliopsis labiata* (O.G. Costa, 1861), *Vermiliopsis monodiscus* Zibrowius, 1968.

Trois espèces sont relativement abondantes. La première, *Spiraserpula massiliensis*, est distribuée en taches dans la salle 1, dans lesquelles l'agrégation dense des tubes dressés dans leur partie terminale forme un gazon. La seconde espèce fréquente est le serpule *Semivermilium crenata*, qui domine dans les recoins obscurs de la salle 1 et du couloir, ainsi que dans la salle 2, où elle devient plus clairsemée. Enfin, *Janua* sp. est par endroits abondant, y compris sur les éponges. La forme répertoriée ici comme *Serpula cavernicola*, présente dans les parties supérieures de la première salle, fait partie du complexe d'espèces habituellement réunies sous *S. vermicularis*. Cette forme caractérisée par un gros tube blanc à paroi interne brunâtre est connue aussi de grottes dans la région de Marseille et dans l'Algarve (Sud du Portugal). *Janita fimbriata* et *V. monodiscus* ont été trouvés dans les diverticules obscurs du couloir et dans la salle 2. En général, ces deux espèces sont typiques des zones obscures des grottes qui sont appauvries et présentent des dépôts d'enduit d'oxydes ferro-manganésifères.

Les tubes des serpules montrent souvent dans la grotte de Bagaud un gradient net de brunissement. Celui-ci correspond à une couverture d'enduit d'oxyde de manganèse, qui est nulle dans la partie la plus récente du tube et qui s'épaissit en fonction de l'âge. Ce brunissement peut aussi se manifester sous forme de bandes, dont les limites sont bien tranchées dans les parties les plus récentes, ce qui indique une croissance discontinue. Chez *Semivermilium crenata*, le dépôt d'oxydes de manganèse est plus précoce et plus intense sur les crêtes longitudinales très saillantes, qui caractérisent le tube de cette espèce.

Mollusques

Les mollusques participent faiblement à la couverture des parois de la grotte de Bagaud (Tableau 1). Deux espèces de bivalves paraissent bien représentées, *Neopycnodonte cochlear* (Poli, 1795) et *Lasaea rubra* (Montagu, 1803). Le bivalve foreur *Lithophaga lithophaga* (Linnaeus, 1758), est présent, mais l'abondance de cette espèce

protégée, qui est grande dans les parois calcaires des grottes karstiques, n'a pu être évaluée car cela aurait demandé une destruction trop importante de la couverture d'invertébrés sessiles. Un jeune individu (longueur : 17-20 mm) de l'opisthobranchie Notaspidea *Berthella ocellata* (Delle Chiaje, 1828) (identification J. Templado) a été photographié dans la salle 2, sur une portion de paroi où l'épibiose n'était que modérément affectée par les dépôts d'oxydes de manganèse. Ce Pleurobranchidae relativement rare est connu des biotopes littoraux sombres, grottes ou anfractuosités de roches profondes, où il se nourrit d'éponges, en particulier des homoscléromorphes comme *Plakina trilopha*, qui est bien représentée dans la salle 2 (Cattaneo-Vietti, 1982, 1986).

Le tri des éléments bioclastiques de la vase du plancher de la salle 2 a permis de découvrir une espèce nouvelle de gastéropode Heterobranchia de la famille des Hyalogyrinidae : *Hyalogyra zibrowii* Warén, 1997 (Warén *et al.*, 1997). Le genre *Hyalogyra* Marshall, 1988 comprend deux autres espèces, connues du bathyal des parages de Nouvelle-Zélande et de Fidji. La famille Hyalogyrinidae Warén & Bouchet, 1993 est elle-même composée essentiellement d'éléments bathyaux. Les coquilles d'un minuscule bivalve d'affinités profondes mais bien connu des grottes, *Dacrydium hyalinum* (Monterosato, 1875), ont été récoltées avec celles de *H. zibrowii*. Ces bioclastes comprenaient aussi des coquilles de divers mollusques qui provenaient de communautés extérieures à la grotte : *Barbatia barbata* (Linnaeus, 1758), *B. scabra* (Poli, 1795), *Bolma rugosa* (Linnaeus, 1767), *Cerithium* sp., *Gibbula vimontiae* (Monterosato, 1884) *Haliotis tuberculata* (Linnaeus, 1758), *Manzonina crassa* (Kanmacher, 1798), *Melaraphe neritoides* (Linnaeus, 1758), *Scissurella costata* d'Orbigny, 1824, *Xenoskenea pellucida* (Monterosato, 1874), et un Vermetidae non identifié (Warén *et al.*, 1997 ; H. Zibrowius, non publié).

Brachiopodes

Bien que ce groupe soit peu représenté en Méditerranée, avec seulement 14 espèces bien documentées, dont une espèce nouvelle, *Tethyrhynchia mediterranea*, récemment découverte dans les grottes de la région de Marseille (Logan et Zibrowius, 1994), cinq espèces ont été reconnues dans la grotte de Bagaud : *Argyrotheca cistellula* (Searles-Wood, 1841), *A. cordata* (Risso, 1826), *A. cuneata* (Risso, 1826), *Neorania anomala* (Müller, 1776) et *Megathiris detruncata* (Gmelin, 1790).

Toutes ces espèces sont représentées par des valves récoltées dans le sédiment de la salle 2 (*A. cordata* et *A. cuneata*, probablement transportés). Des individus vivants de *C. anomala* et *M. detruncata* (salles 1 et 2), de *A. cuneata* (salle 1) et de *A. cistellula* (couloir et salle 2) ont aussi été trouvés. *Argyrotheca cordata* n'a pas été obtenu vivant, mais pourrait vivre dans la salle 1. Deux espèces sont parti-

Tableau 2. Distribution des espèces de spongiaires dans la grotte de Bagaud.

Espèces	Porche	Salle 1	Couloir	Salle 2
<i>Aaptos aaptos</i> (Schmidt, 1864)	-	X	-	X
<i>Agelas oroides</i> (Schmidt, 1864)	-	X	-	-
<i>Axinella damicornis</i> (Esper, 1794)	-	X	-	-
<i>Batzella inops</i> (Topsent, 1891)	X	-	-	-
<i>Cacospongia mollior</i> Schmidt, 1862	X	X	-	-
<i>Chondrosia reniformis</i> Nardo, 1847	X	-	-	-
<i>Clathria</i> sp	-	-	-	X
<i>Clathrina clathrus</i> (Schmidt, 1864)	X	X	-	-
<i>Clathrina</i> sp.1	-	-	-	X
<i>Clathrina</i> sp.2	-	X	X	X
<i>Crellidae</i>	-	X	-	-
<i>Dendroxea lenis</i> (Topsent, 1892)	-	X	-	-
<i>Dictyonella incisa</i> (Schmidt, 1880)	-	X	-	-
<i>Diplastrella bistellata</i> (Schmidt, 1862)	-	X	-	-
<i>Erylus euastrum</i> (Schmidt, 1868)	-	X	X	X
<i>Eurypon</i> sp	-	X	-	-
<i>Halicnemias cf patera</i> Bowerbank, 1864	-	X	-	-
<i>Hymedesmia pansa</i> Bowerbank, 1862	-	X	-	-
<i>Ircinia dendroides</i> (Schmidt, 1862)	-	X	-	-
<i>Ircinia fasciculata</i> Pallas, 1766	-	X	-	-
<i>Jaspis johnstoni</i> (Schmidt, 1862)	-	-	-	X
<i>Merlia deficiens</i> Vacelet, 1980	-	-	X	-
<i>Microciona toxitenus</i> (Topsent, 1925)	-	X	-	-
<i>Oscarella tuberculata</i> Schmidt, 1868	-	X	-	-
<i>Oscarella viridis</i> Muricy <i>et al.</i> , 1996	-	-	X	-
<i>Penares helleri</i> (Schmidt, 1864)	-	-	-	X
<i>Petrobiona massiliensis</i> Vacelet & Lévi, 1958	-	X	-	-
<i>Petrosia ficiformis</i> (Poiret, 1789)	-	X	X	-
<i>Phorbas fictitius</i> (Bowerbank, 1866)	X	-	-	-
<i>Phorbas tenacior</i> (Topsent, 1925)	X	-	-	-
<i>Plakina trilopha</i> Schulze, 1880	-	-	-	X
<i>Prosuberites</i> sp.	-	X	-	-
<i>Raphidophilus jolicoeuri</i> Topsent, 1892	X	-	-	-
<i>Reniera fulva</i> Topsent, 1893	-	X	-	-
<i>Reniera mucosa</i> Griessinger, 1972	-	X	-	-
<i>Rhabderemia gallica</i> Soest & Hooper, 1993	-	-	-	X
<i>Rhabderemia spinosa</i> Topsent, 1896	-	-	-	X
<i>Rhabderemia topsenti</i> van Soest & Hooper, 1993	-	X	-	X
<i>Rhabderemia toxigera</i> Topsent, 1892	-	-	-	X
<i>Rhabderemia</i> sp1	-	-	-	X
<i>Rhabderemia</i> sp2	-	-	X	-
<i>Rhaphisia laxa</i> Topsent, 1892	-	-	-	X
<i>Spirastrella cunctatrix</i> Schmidt, 1868	-	X	-	X
<i>Spirastrella minax</i> (Topsent, 1888)	-	-	-	X
<i>Spongia officinalis</i> Linnaeus, 1759	X	-	-	-
<i>Stylopus dujardini</i> (Bowerbank, 1866)	-	X	-	-
<i>Terpios fugax</i> Duchassaing & Michelotti, 1864	-	X	-	-
Nombre total espèces	8	27	6	16

culièrement abondantes dans certaines zones : *M. detruncata* surtout dans le couloir et *C. anomala* surtout dans la salle 2. A noter que *Tethyrhynchia mediterranea*, la minuscule espèce découverte dans les zones obscures et appauvries des grottes de la région de Marseille, n'a pas encore été trouvée dans la grotte de Bagaud.

Bryozoaires

Le peuplement de bryozoaires échantillonné sur des fragments de parois de la salle 1 et du couloir (environ 1500 cm²) comprend 29 espèces (Harmelin, 2002), qui se répartissent en 25 chélostomes et seulement 4 cyclostomes. Parmi les chélostomes, les ascophores dominent largement (18 espèces). Les rapports en nombre d'espèces cyclostomes / chélostomes et cyclostomes / ascophores sont ainsi particulièrement faibles (0,16 et 0,22). L'espèce la plus abondante, *Puellina radiata* (Moll, 1803), couvre près de 10% des portions de parois échantillonnées dans la salle 1 et peut former des faciès. Ce cribrimorphe encroûtant présente une capacité particulière à fixer les oxydes de manganèse sur les parties exposées des zoïdes, qui paraît supérieure à celle des autres bryozoaires encroûtants. Deux ascophores, *Escharina vulgaris* (Moll, 1803) et *Escharoides coccinea* (Abildgaard, 1806), partagent le second rang d'abondance avec 2,3-2,4% de couverture, suivis par deux Anascina Calloporidae du genre *Crassimarginatella* : *C. solidula* (Hincks, 1860) et *C. crassimarginata* (Hincks, 1880) (0,9% de couverture). Ces espèces sont des formes typiques des habitats obscurs littoraux ou profonds, comme d'autres rencontrées dans la grotte, telles que *Liripora violacea* (Harmelin, 1976), *Coronellina fagei* (Gautier, 1962), *Copidozoum planum* (Hincks, 1880), *Puellina pedunculata* Gautier, 1956, *P. cassidainsis* (Harmelin, 1984), *Escharina dutertrei* (Audouin, 1826) et *E. hyndmanni* (Johnston, 1847). L'espèce la plus intéressante est une *Hemicyclopora* trouvée dans la salle 1, qui a été attribuée à l'espèce fossile du Néogène, *H. collarina* Canu & Lecointre, 1930 (Harmelin, 2002). Cette espèce n'a été rencontrée qu'en quelques rares occasions dans d'autres grottes méditerranéennes. L'absence des grands ascophores dressés habituels dans les habitats ombragés méditerranéens, comme *Adeonella calveti* et *Reteporella* spp., doit être notée.

Crustacés

Dix espèces ont été répertoriées, dont deux mysidacés [*Hemimysis margalefi* Alcaraz, Riera & Gili, 1986, *Siriella jaltensis* (Zerniavsky, 1868)], et huit décapodes [*Dromia personata* (Linnaeus, 1759), *Herbstia condyliata* (Fabricius, 1787), *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816), *Palaemon serratus* (Pennant, 1777), *Palinurus elephas* (Fabricius, 1787), *Pisa* sp., *Scyllarus arctus* (Linnaeus, 1758) et *Stenopus scaber* (Rafinesque, 1814)]. Ces espèces sont caractéristiques des grottes et leur répartition spatiale dans la grotte de Bagaud est conforme à ce que l'on observe dans les grottes beaucoup plus vastes. Ainsi dans la

salle 1, la crevette *L. seticaudata* et la petite cigale *S. arctus* étaient particulièrement fréquentes dans les failles horizontales des parois verticales, parfois en compagnie de quelques petites langoustes, tandis que la crevette bouquet *P. serratus* était présente en abondance sur les replats envasés, avec de petits essaims de *Siriella jaltensis*. Dans la salle 2, la crevette cavernicole *Stenopus scaber* était particulièrement abondante et un individu de *Dromia personata* portant un morceau de spongiaire a été vu. Un essaim de *H. margalefi* se tenait dans la partie terminale du couloir et dans la salle 2 (Ledoyer, 1989) (Fig. 2). Cet *Hemimysis* a probablement le même comportement de migration vers l'extérieur selon un rythme circadien que l'espèce voisine, *H. spelunca* Ledoyer, 1963, qui forme aussi des essaims au fond des grottes, dont le comportement a été très étudié à Marseille (Passelaigue et Bourdillon, 1986). *Hemimysis margalefi*, qui a été décrite des îles Baléares, tend à remplacer actuellement *H. spelunca* dans les grottes de la région marseillaise (P. Chevaldonné, comm. pers.).

Poissons

Les poissons rencontrés dans la grotte se répartissent en résidents (11 espèces) et en visiteurs occasionnels (8 espèces) (Tableau 3). Les deux espèces résidentes les plus abondantes sont *Apogon imberbis* (plus d'une vingtaine dans la salle 2) et la petite rascasse rouge (*Scorpaena notata*). L'apogon est une espèce typique des cavités de grandes ou petites dimensions, qui est présente avec une grande fidélité au fond de la salle 1, dans le couloir et dans la salle 2. La petite rascasse rouge fréquente plus particulièrement les fonds durs peu éclairés, comme le coralligène, la sous-strate de l'herbier à *Posidonia oceanica* et les concrétions sur les fonds détritiques. Dans la grotte de Bagaud, elle est surtout présente sur les replats et dans les anfractuosités de la salle 1 et du couloir, où elle paraît se nourrir activement des mysidacés. Parmi les espèces résidentes, deux gobies, *Gammogobius steinitzi* et *Thorogobius ephippiatus*, bien différents par leur taille et leur fréquence, sont des habitants typiques des grottes, où ils occupent des microhabitats nettement distincts. Le premier est une très petite espèce rarement signalée, qui se tient sur les parois rocheuses verticales, ici dans la salle 1. Le gobie léopard (*T. ephippiatus*), de plus grande taille (jusqu'à une douzaine de cm), est rencontré en abondance sur le plancher et les replats recouverts de sédiment, surtout dans le couloir et la salle 2 (Fig. 2). L'analyse des contenus stomacaux de ce gobie a montré qu'il consommait des *Hemimysis* dans les grottes marseillaises (M. Harmelin-Vivien, comm. pers.). Un autre poisson typiquement cavernicole observé dans la grotte de Bagaud est le Bythitidé *Oligopus ater*, dont un exemplaire au moins est présent en permanence dans la salle 2. Cette espèce bien adaptée à la vie dans l'obscurité (présence de pores sensitifs très développés) est distribuée jusque dans les niveaux supérieurs de l'étage bathyal (Bauchot et Pras, 1980), mais peut se

trouver aussi dans les cavités littorales obscures. Le congre (*Conger conger*) a été classé parmi les espèces résidentes bien que la présence d'un individu de taille moyenne n'ait été remarquée qu'en quelques occasions, dans la partie supérieure du couloir et dans la salle 2. Pour cette espèce, qui se nourrit la nuit probablement à l'extérieur, la grotte représente un abri diurne. Il en est de même du corb (*Sciaena umbra*), qui était irrégulièrement présent dans la grotte de Bagaud avant les années 90 (Boury-Esnault *et al.*, 1987) et qui semble nettement plus fréquent depuis. En effet, il a été rencontré 7 fois au cours de 9 visites entre 1990 et 1999. Il s'agissait d'individus solitaires ou en groupe allant jusqu'à cinq individus, généralement de taille moyenne à petite (15-25 cm LT), mais parfois plus grande (30-40 cm LT). Le corb est un poisson dont la population est en expansion à Port-Cros, où plusieurs points de concentrations à faible profondeur sont suivis régulièrement (Harmelin et Marinopoulos, 1993 et données non publiées). La grotte de Bagaud pourrait donc devenir un gîte permanent approprié pour cette espèce. Les poissons non résidents rencontrés dans la grotte sont des espèces démersales à domaine vital peu étendu, très communes à l'extérieur, comme le crénilabre *Symphodus tinca*, la girelle *Coris julis* ou le serran *Serranus cabrilla*, mais aussi des poissons de pleine eau planctonophages vivant normalement en banc, comme la mendoule *Spicara maena* ou l'oblade *Oblada melanura* (Harmelin, 1987). La présence sporadique dans la salle 1 des premiers s'explique par la petite taille de la grotte et sa contiguïté avec leur habitat normal tandis que la présence d'individus isolés d'espèces de pleine eau est beaucoup plus accidentelle.

Tableau 3. Liste et répartition spatiale des poissons résidents et visiteurs dans la grotte de Bagaud.

Espèces	Salle 1	Couloir	Salle 2
Espèces résidentes			
<i>Apogon imberbis</i> (Linnaeus, 1758)	-	X	X
<i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)	-	X	X
<i>Gammogobius steinitzi</i> Bath, 1971	X	X	-
<i>Gobius</i> sp.	X	-	-
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	X	X	-
<i>Lipophrys nigriceps</i> (Vinciguerra, 1883)	X	-	-
<i>Oligopus ater</i> Risso, 1810	-	-	X
<i>Scorpaena notata</i> (Rafinesque, 1810)	X	X	X
<i>S. porcus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	-
<i>Thorogobius ephippiatus</i> (Lowe, 1839)	-	X	X
<i>Tripterygion</i> sp.	X	-	-
Espèces de passage			
<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus, 1758)	X	-	-
<i>Coris julis</i> (Linnaeus, 1758)	X	-	-
<i>Mullus surmuletus</i> Linnaeus, 1758	X	-	-
<i>Oblada melanura</i> (Linnaeus, 1758)	X	-	-
<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758	-	X	X
<i>Serranus cabrilla</i> (Linnaeus, 1758)	X	-	-
<i>Spicara maena</i> (Linnaeus, 1758)	X	-	-
<i>Symphodus tinca</i> (Linnaeus, 1758)	X	-	-

DISCUSSION

Bien qu'elle soit de dimensions modestes, peu profonde et très isolée des vastes grottes localisées plus à l'ouest sur le littoral provençal, la grotte de Bagaud accueille un nombre remarquable d'espèces dont le caractère cavernicole est prononcé. Ces espèces sont aussi bien des espèces fixées, comme l'éponge *Petrobiona massiliana*, le scléactiniaire *Guynia annulata*, le serpule *Janita fimbriata*, ou le bryzoaire *Coronellina fagei*, que des espèces mobiles, comme les crustacés *Hemimysis margalefi* et *Stenopus scaber* ou le poisson *Oligopus ater*. La diversité des éponges *Rhabderemia* (6 espèces dont deux non décrites) dans la partie postérieure de cette grotte est également remarquable. Le réseau des petites cavités qui existe dans la zone littorale constitue probablement une ressource en habitats exploitable par la plupart de ces espèces. Ainsi, les petites dalles de schiste accumulées à 8-10 m de profondeur à la pointe de la Galère (face nord de Port-Cros) abritent *P. massiliana* et *C. fagei* sur leurs faces inférieures (Harmelin, 2002). La présence dans cette grotte d'espèces rares, comme le bryzoaire *Hemicyclopora collarina*, ou récemment décrites, comme le mollusque *Hyalogyra zibrowii*, atteste que ce type d'habitat aphotique de la zone littorale est encore mal connu.

La communauté d'invertébrés sessiles de la salle 1 se singularise par l'absence d'espèces normalement très communes dans les grottes de la côte provençale. Les exemples les plus flagrants sont la démosponge *Aplysina cavernicola*, le scléactiniaire *Leptopsammia pruvoti* et certains types de bryzoaires, comme les grands ascophores dressés ou les cyclostomes, qui sont anormalement peu représentés. Ces organismes sont pourtant présents à Port-Cros (Vacelet, 1976 ; Zibrowius, 1980) sur les surplombs des parois rocheuses profondes, à la Gabinière ou devant la pointe du Vaisseau, par exemple. La petite taille de la grotte, sa localisation à faible profondeur et, en conséquence, son exposition aux forces hydrodynamiques, peuvent être responsables de ces absences. Le facteur exposition est un puissant déterminant écologique (Riedl, 1971). Il est certainement responsable ici de certains aspects de la structure des peuplements de cette grotte, comme la faible épaisseur de couverture biotique des parois, illustrée par la forme revêtante de l'éponge *Agelas oroides*, et la relative abondance des spirorbes et des éponges calcaires dans la salle 1. Mais la production intense d'oxydes de manganèse, une particularité exceptionnelle de cette grotte, peut aussi avoir un rôle sélectif non négligeable sur la faune des parois.

L'environnement minéralogique particulier de la grotte de Bagaud est aussi probablement responsable des malformations spiculaires qui affectent les spongiaires de la salle 2. Cette grotte pourrait à ce titre devenir un site naturel expérimental dans le cadre d'une étude sur les bioindicateurs de métaux lourds.

La présence de feuilles et de fragments de rhizomes de *Posidonia oceanica* en masse sur le plancher de la salle 1 et même éparpillés dans la salle 2 indique un transport vers le fond de la grotte en période de tempête. Ce transfert d'éléments extérieurs vers l'intérieur de la grotte est confirmé par l'étude des bioclastes calcaires extraits du sédiment vaseux du plancher de la grotte. Cette grotte présente donc un degré de confinement faible dans sa partie antérieure et très variable dans le temps dans sa partie postérieure. Elle bénéficie ainsi en permanence, par ces débris végétaux accumulés sur le plancher, d'une source de matières organiques qui entrent dans un processus de dégradation et doivent participer de manière significative au fonctionnement des communautés de cette grotte. Cette production secondaire locale est ainsi probablement responsable du nombre inhabituel de grands cérianthes.

L'écosystème des grottes est fragile, particulièrement en raison de la dynamique très faible des composants les plus typiques des communautés (Harmelin *et al.*, 1985 ; Harmelin, 1994), et donc du faible potentiel de restauration des peuplements après destruction. Pour cette raison et parce que la grotte de Bagaud est le seul habitat cavernicole du parc national de Port-Cros, il serait souhaitable de limiter au maximum les interventions humaines dans ce site.

REMERCIEMENTS

Nous remercions particulièrement José Templado, Madrid, Pierre Chevaldonné, Mireille Harmelin-Vivien et Michel Ledoyer, Marseille, pour les identifications et les informations qu'ils nous ont fournies. Cette étude a bénéficié d'un financement et d'une aide logistique par le parc national de Port-Cros.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLOUC J., HARMELIN J.-G., 2001. – Les dépôts d'enduits manganoferrifères en environnement marin littoral. L'exemple de grottes sous-marines en Méditerranée nord-occidentale. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 172, 6 : 765-778.
- BAUCHOT M.-L., PRAS A., 1980. – *Guide des poissons marins d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Lausanne, Paris.
- BIANCHI C.-N., MORRI C., 1994. – Studio bionomico comparativo di alcune grotte marine sommerse : definizione di una scala di confinamento. *Ist. Ital. Speleo.*, 6-II : 107-123.
- BOROJEVIC R., 1967. – Importance de l'étude de la répartition écologique pour la taxonomie des éponges calcaires. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 15 : 116-119.
- BOURY-ESNAULT N., FICHEZ R., HARMELIN J.-G., VACELET J., ZIBROWIUS H., 1987. – *La grotte de Bagaud. Aspects faunistiques et écologiques*. Rapport PNPC 86036, Parc national de Port-Cros, 35 pp.
- BRONNER G., 1986. – *De schiste et d'eau. Archipel d'Hyères*. Cahier de découverte n°8. Parc national de Port-Cros, Fr. : 1-84.
- CATTANEO-VIETTI R., 1982. – Opisthobranch molluscs of the Sorrentine Peninsula caves. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova, Ital.*, 50 (suppl.) : 376-377.
- CATTANEO-VIETTI R., 1986. – On Pleurobranchomorpha from Italian seas (Molluscs : Opisthobranchia). *Veliger*, 28, 3 : 302-309.

- CINELLI F., FRESI E., MAZZELLA L., PANSINI M., PRONZATO R., SVOBODA A., 1977. – Distribution of benthic phyto- and zooecoenoses along a light gradient in superficial marine cave. *Biology of benthic organisms*, B.-F. KEEGAN, P.-O. O'CEIDIGH et P.-J.-S. BOADEN eds., Pergamon Press, Oxford : 173-183.
- FICHEZ R., 1990. – Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia*, 207 : 61-69.
- HARME LIN J.-G., 1987. - Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc national de Port-Cros, France). *P.S.Z.N.I : Mar. Ecol.*, 8 (3) : 263-284.
- HARME LIN J.-G., 1994. – Le peuplement des substrats durs circalittoraux. *Les Biocénoses Marines et Littorales de Méditerranée, Synthèse, Menaces et Perspectives*, D. BELLAN-SANTINI, J.-C. LACAZE & C. POIZAT eds., Secrét. Faune Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 118-126.
- HARME LIN J.-G., sous-presse (2002). – Biodiversité des habitats cryptiques du parc national de Port-Cros (Méditerranée, France). Assemblages de bryozoaires d'une grotte sous-marine et des faces inférieures de pierres. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park, Fr.*, 19 :
- HARME LIN J.-G., VACELET J., VASSEUR P., 1985. – Les grottes sous-marines obscures : un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys, Fr.*, 11 : 214-229.
- HARME LIN J.-G., MARINOPOULOS J., 1993. – Recensement de la population de corbs (*Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 : Pisces) du parc national de Port-Cros (Méditerranée, France) par inventaires visuels. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park, Fr.*, 15 : 265-276.
- LABOREL J., VACELET J., 1959. – Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *C. R. Acad. Sci. Paris (Série D), Fr.*, 248 : 2619-2621.
- LEDOYER M., 1989. – Les mysidacés (Crustacea) des grottes sous-marines obscures de Méditerranée nord-occidentale et du proche Atlantique (Portugal et Madère). *Marine Nature*, 2, 1 : 39-62.
- LOGAN A., ZIBROWIUS H., 1994. – A new genus and species of rhynchonellid (Brachiopoda, Recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea. *P.S.Z.N.I : Mar. Ecol.*, 15 (1) : 77-88.
- PASSELLAIGUE, F., BOURDILLON, A., 1986. – Distribution and circadian migrations of the cavernicolous mysid *Hemimysis speluncola* Ledoyer. *Stygologia*, 2 : 112-118.
- RIEDL R., 1971. – Water movement : Animals. *Marine Ecology* 1 (2), O. Kinne ed., Wiley Interscience, London : 1123-1149.
- SUTHERLAND J.-P., KARLSON R.-H., 1977. – Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 47 : 425-446.
- TOPSENT E., 1892. – Diagnoses d'éponges nouvelles de la Méditerranée et plus particulièrement de Banyuls. *Arch. Zool. Expér. Génér.* 10 : 17-29.
- VACELET J. 1964. – Étude monographique de l'éponge calcaire Pharétronide de Méditerranée, *Petrobiona massiliana* Vacelet et Lévi. Les Pharétronides actuelles et fossiles. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume, Fr.*, 34 (50) : 1-125.
- VACELET J., 1976. – Inventaire des Spongiaires du Parc National de Port-Cros. *Trav. Scient. Parc nation. Port-Cros*, 2 : 167-186.
- VACELET J., BOURY-ESNAULT N., HARME LIN J.-G. 1994. – Hexactinellid Cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep-Sea Research* I, 41 : 965-973.
- VACELET J, BOURY-ESNAULT N., - 1995. - Carnivorous sponges. *Nature*, 373 : 333-335.
- WARÉN A., CAROZZA F., ROCCHINI R., 1997 (1996). – Description of two new species of Hyalogyrinidae (Gastropoda, Heterobranchia) from the Mediterranean. *Boll. Malacologico*, Ital., 32, 1-4 : 57-66.
- ZABALA M., RIERA T., GILI J.-M., BARANGÉ M., LOBO A., PEÑUELAS J., 1989. – Water flow, trophic depletion, and benthic macrofauna impoverishment in a submarine cave from the Western Mediterranean. *P.S.Z.N.I : Mar. Ecol.*, 10 : 271-287.
- ZIBROWIUS H., 1980. – Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mém. Inst. Océanogr.*, Monaco, 11 : 1-284, pl. 1-107.