



GROTTES MARINES DE MÉDITERRANÉE : DES HABITATS REMARQUABLES À PROTÉGER

Mentions légales : Les appellations employées dans ce document et la présentation des données qui y figurent n'impliquent de la part du Centre d'Activités Régionales pour les Aires Spécialement Protégées (SPA/RAC) et le Programme des Nations Unies pour l'Environnement / Plan d'Action pour la Méditerranée (UNEP/MAP) aucune prise de position quant au statut juridique des États, territoires, villes ou zones, ou de leurs autorités, ni quant au tracé de leurs frontières ou limites.

Droits d'auteur : Tous les droits de propriété des textes et des contenus de différentes natures de la présente publication appartiennent au SPA/RAC. Ce texte et contenus ne peuvent être reproduits, en tout ou en partie, et sous une forme quelconque, sans l'autorisation préalable du SPA/RAC, sauf dans le cas d'une utilisation à des fins éducatives et non lucratives, et à condition de faire mention de la source.

© 2021 Programme des Nations Unies pour l'Environnement
Plan d'Action pour la Méditerranée
Centre d'Activités Régionales pour les Aires Spécialement Protégées
Boulevard du Leader Yasser Arafat
B.P.337 - 1080 Tunis Cedex – TUNISIE
E-mail : car-asp@spa-rac.org

Pour des fins bibliographiques, cette publication peut être citée comme suit :
SPA/RAC-UNEP/MAP, 2020. Grottes marines de Méditerranée : des habitats remarquables à protéger. par Gerovasileiou, V., Bianchi, C.N. Ed. SPA/RAC, Tunis : 82 pp.

Conception graphique et mise en page :
Meriem Ben Rejeb, www.atheris-communication.com

Crédit photo de couverture :
Vasilis Gerovasileiou



Le présent document a été préparé dans le cadre du projet Medkeyhabitats II financé par la fondation MAVA.

Pour plus d'informations, consultez :
www-spa-rac.org

**GROTTES MARINES
DE MÉDITERRANÉE :
DES HABITATS
REMARQUABLES
À PROTÉGER**

AVANT-PROPOS

Les grottes sous-marines sont des « cavités naturelles suffisamment grandes pour permettre une exploration directe par l'homme ». Les grottes sous-marines sombres sont des enclaves sans lumière du milieu marin, avec un éclairage inférieur à 0,01% et un espace assez confiné, sont souvent des réservoirs de biodiversité inconnus et des refuges pour des communautés généralement très peu résilientes.

Les grottes sous-marines sont des entités spécifiques facilement accessibles en raison de leur profondeur souvent peu importante et de leur proximité avec la côte. De plus, les grottes, au moins dans leurs parties « semi-sombres », constituent des paysages de grande valeur esthétique ou archéologique et sont donc souvent visitées, ce qui entraîne des dommages mécaniques, en particulier, de la part des plongeurs. L'utilisation de méthodes destructives (par exemple la dynamite) dans les travaux de développement côtier est susceptible d'affecter de manière significative ces habitats.

Les grottes sous-marines sont particulièrement bien représentées dans tous les littoraux karstiques rocheux ou fracturés et sont probablement très répandues au niveau méditerranéen. Bien que nous n'ayons pas une vue exhaustive de la situation, les Parties à la Convention de Barcelone ont adopté en 2013, le Plan d'action régional communément appelé « Plan d'action pour les habitats obscurs¹ » afin de :

- Conserver l'intégrité, la fonctionnalité (état de conservation favorable) des habitats en maintenant

les principaux services écosystémiques (p. e : puits de carbone, recrutement et production halieutiques, cycles biogéochimiques) et leur intérêt en termes de biodiversité (par exemple : diversité spécifique, génétique),

- Encourager la restauration naturelle des habitats dégradés (réduction des impacts d'origine humaine),
- Améliorer les connaissances sur les populations sombres (par exemple : emplacement, richesse spécifique, fonctionnement, typologie).

Bien que les connaissances scientifiques sur les habitats sombres aient augmenté au cours des dernières décennies, il existe encore aujourd'hui un manque important d'information et la rareté des informations sur l'état actuel de ces habitats (distribution, densité des espèces clés, etc.) est due (i) au coût élevé et des difficultés d'accès, et (ii) au manque de données historiques et de séries chronologiques.

Ce document vise à établir une première revue des données récentes disponibles concernant la distribution des grottes marines, leur biodiversité, leur structure et le fonctionnement de leur écosystème, leur dynamique, leur état écologique, l'impact et le potentiel de gestion. C'est également un travail de collaboration auquel toutes les Parties contractantes ont contribué par le biais de consultations internes.

¹ Plan d'action pour la conservation des habitats et espèces associés aux monts sous-marins, aux grottes sous-marines et canyons, aux fonds durs aphotiques et phénomènes chimio-synthétiques en mer Méditerranée

TABLE DES MATIÈRES

1. GROTTES MARINES ET ESPÈCES CAVERNICOLES	7
2. RÉPARTITION	11
3. ÉTUDE BIOLOGIQUE DES GROTTES MARINES DE LA MÉDITERRANÉE	15
3.1. Études taxonomiques	15
3.2. Descriptions bionomiques	15
3.3. Gradients environnementaux et fonctionnement des écosystèmes	18
4. GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX ET BIOLOGIQUES	21
4.1. Principaux gradients environnementaux	21
4.1.1. Disponibilité de la lumière	21
4.1.2. Circulation de l'eau et paramètres associés	21
4.1.3. Vitesse du courant	22
4.1.4. Température de l'eau	22
4.1.5. Apport d'eau douce	23
4.1.6. Sédimentation	23
4.2. Gradients biologiques	23
4.2.1. Couverture et abondance biologiques	23
4.2.2. Diversité	24
4.2.3. Biomasse	24
4.2.4. Stratification volumétrique	24
4.3. A échelle biologique du confinement hydrologique	25
5. BIONOMIE	29
5.1. Cadrage bionomique et hétérogénéité	29
5.2. Les zones biotiques de Riedl	29
5.3. Les biocénoses caveuses semi-obscurées et sombres de Pérès et Picard	30
5.3.1. La biocénose des grottes semi-obscurées	31
5.3.2. La biocénose des grottes sombres	32
5.4. Communautés de substrat mou	33
5.4.1. Macrobenthos	34
5.4.2. Meiobenthos	34
6. FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES	37
6.1. Appauvrissement trophique	37
6.1.1. Diminution de la quantité de nourriture	37
6.1.2. Dégradation de la qualité des aliments	37
6.1.3. Stratégies pour atténuer l'appauvrissement trophique	38
6.1.3.1. Migrations des nychthémères	38
6.1.3.2. Épipiose et phorèse	38
6.1.3.3. Chemo-litho-autotrophie	39
6.1.4. Analogies avec les écosystèmes des grands fonds marins	39
6.2. Organisation trophique	40
6.2.1. Producteurs secondaires	41
6.2.2. Consommateurs	41
6.2.3. Détritviores et omnivores	41
6.2.4. Migrants	42
6.2.5. Décomposeurs	42

6.3. Autres interactions biotiques	42
6.3.1. Concurrence interspécifique spatiale	42
6.3.2. Ingénierie des écosystèmes	43
7. DYNAMIQUE ET SAISONNALITÉ	45
8. BIODIVERSITE	49
8.1. Diversité globale et modèles régionaux	49
8.2. Biote des grottes marines	52
9. VALEUR DE CONSERVATION ET MENACES ACTUELLES	59
9.1. Valeur de conservation	59
9.2. Menaces et impacts	60
9.3. Priorités et suggestions en matière de conservation	60
10. LACUNES DES CONNAISSANCES SCIENTIFIQUES ET FUTURES ORIENTATIONS DE LA RECHERCHE	63
BIBLIOGRAPHIE	65



Semi-submerged tunnel in Saria Island, Greece.
© V. Gerovasileiou

1. GROTTES MARINES ET ESPÈCES CAVERNICOLES

Le terme "grotte" est couramment utilisé pour décrire une ouverture depuis la surface dans un creux naturel souterrain ou sous-marin, qui peut être pénétrée par l'homme (Gunn, 2004 ; Romero, 2009). Les grottes peuvent être horizontales, verticales, ou une combinaison des deux, et leur grande dimension (c'est-à-dire la longueur ou la profondeur) est supérieure aux dimensions de la section transversale à l'entrée (Gunn, 2004 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016b). Ils sont formés par différents processus dans divers types de roches (par exemple, carbonatées ou volcaniques). La plupart des grottes sont formées par la dissolution du substrat rocheux par l'eau circulant à travers les fissures et les pores (connues sous le nom de *grottes de solution* ou *grottes karstiques*) tandis que les grottes marines (également connues sous le nom de *grottes littorales* ou *marines*), sont généralement formées par l'abrasion de l'action des vagues (Riedl, 1966 ; Cicogna *et al.*, 2003 ; Gunn, 2004). Ainsi, il existe différents systèmes de classification et terminologies concernant leur origine et leur processus de formation (*spéléogénèse*), le type de roche hôte et le régime hydrique, tandis que des termes locaux existent dans plusieurs cas (par exemple "Vrulja" en Croatie pour les cours d'eau souterrains se déversant sous le niveau de la mer - voir Surić *et al.*, 2010). Selon Bianchi *et al.* (1996), le terme de grotte marine est défini comme une cavité d'origines diverses, entièrement ou partiellement occupée par la mer, accessible à l'homme, qui présente un développement horizontal et volumétrique important : un critère possible est que le rapport entre les nombres exprimant le volume total (en m³) et la surface d'entrée (en m²) doit être supérieur à 1, et que la largeur de l'entrée ne doit pas dépasser la moyenne interne.

Récemment, un glossaire standard, basé sur la terminologie existante pour les systèmes de grottes marines et anchialines¹ et leur biote, a été élaboré par l'équipe éditoriale de la base de données du World Register of marine Cave Species (WoRCS) (voir Gerovasileiou *et al.*, 2016b). Les grottes marines peuvent être classées en trois catégories principales en fonction de leur niveau de submersion : (a) submergées, s'étendant sous le niveau de l'eau ; (b) semi-submergées, s'étendant - au moins partiellement - au niveau de la surface de l'eau ; et/ou (c) intertidales, qui sont exposées et affectées par la dynamique de la surface de la mer. La morphologie des grottes peut également être variable, les types les plus visibles étant les grottes à *extrémité aveugle* (se terminant par un cul-de-sac), les tunnels (s'ouvrant sur des entrées à deux ou plusieurs extrémités), les fosses (grotte verticale avec des passages horizontaux négligeables) ou des morphologies plus complexes (consistant

en des réseaux de passages croisés qui forment des motifs distinctifs) (Riedl, 1966 ; Palmer, 1991 ; Field, 1999 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016b).

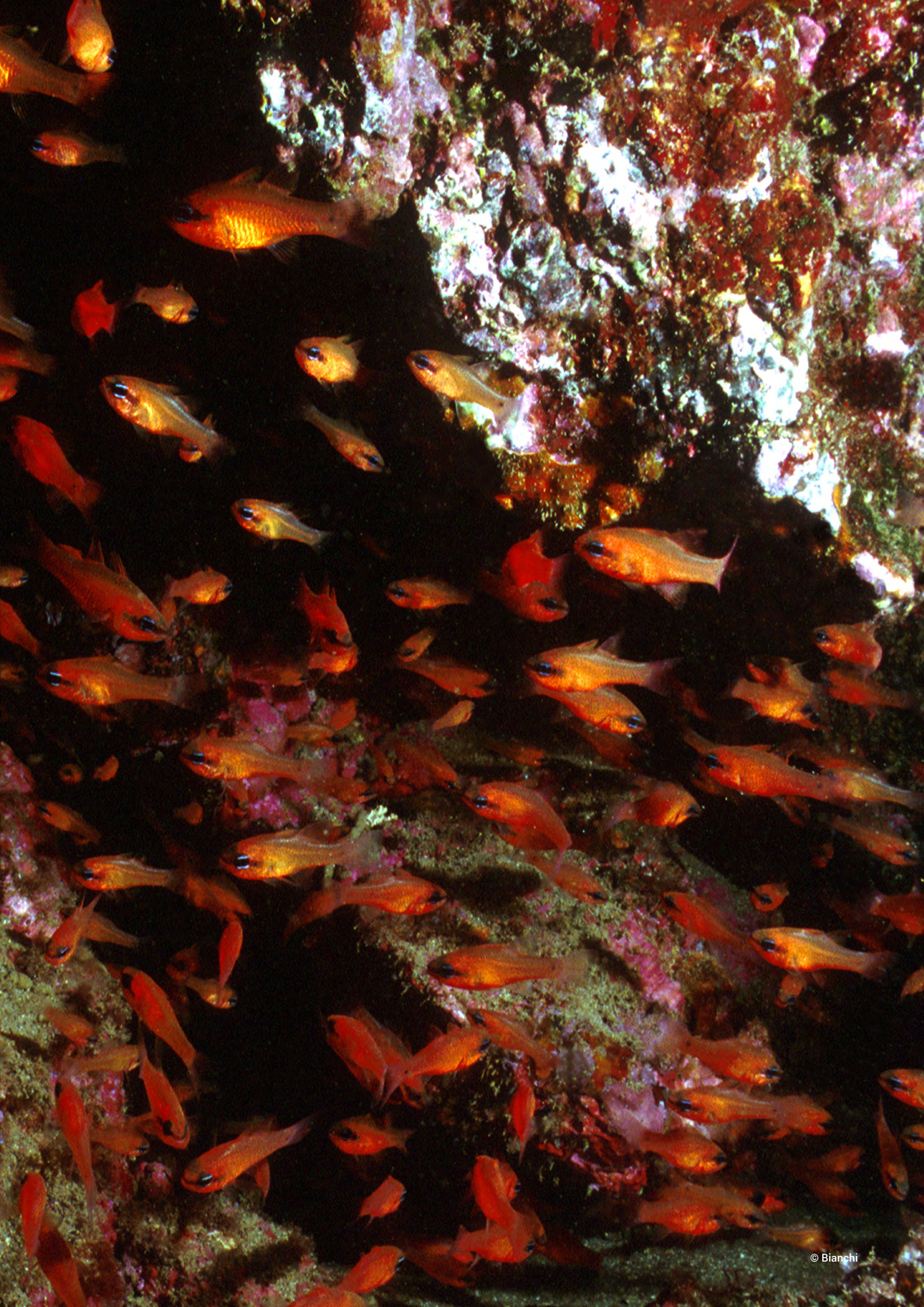
Les biotes des grottes aquatiques peuvent être classés en quatre grandes catégories écologiques (Culver & Pipan, 2009 ; Romero, 2009 ; Culver & White, 2012 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016b) : (a) *les stygobionts* (ou exclusifs aux grottes *sensu lato*), qui sont des cavernicoles aquatiques obligatoires, adaptés à la vie souterraine (par exemple, perte de pigmentation et de vision) ; (b) *les stygophiles*, espèces aquatiques qui peuvent vivre et compléter leur cycle de vie à l'intérieur des grottes, mais que l'on peut également trouver dans des habitats appropriés en dehors des grottes (par exemple sous les rochers, eaux profondes) ; (c) *les stygoxènes*, espèces aquatiques qui vivent dans les grottes, mais qui n'y accomplissent pas leur cycle de vie et se déplacent périodiquement à l'extérieur (par exemple, en trouvant un abri dans les grottes pendant la journée, mais en cherchant des sources de nourriture dans des habitats extérieurs proches pendant la nuit) ; (d) *les visiteurs accidentels* (ou aléatoires), qui peuvent entrer dans les grottes par hasard (par exemple, en étant entraînés par les courants ou en étant désorientés et perdus), mais ne peuvent survivre dans cet environnement que pendant de courtes périodes.

Les grottes marines abritent un biote diversifié (voir chapitre 8). Contrairement aux grottes terrestres, elles ne sont pas "suffisamment" isolées du milieu extérieur en raison de la continuité du milieu aqueux (Bianchi *et al.*, 1996). Ainsi, la majorité des espèces enregistrées dans ce type d'habitat pourraient être caractérisées comme des stygophiles (par exemple les éponges et les bryozoaires qui se trouvent également dans des environnements faiblement éclairés à l'extérieur des grottes, comme les récifs coralligènes et les eaux plus profondes) ou des stygoxènes (par exemple les crustacés et les poissons présentant des mouvements nyctéméraux à l'intérieur-extérieur des grottes pour se nourrir) (Riedl, 1966 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Bianchi *et al.*, 1996 ; Bussotti *et al.*, 2018). Cette dominance des espèces cryptobiotiques (c'est-à-dire préférant les habitats cryptiques) et bathyphiles dans les grottes marines a également été caractérisée comme une "troglobiose secondaire" (Cattaneo & Pastorino, 1974), puisque ces espèces proviennent de milieux externes mais sont également très caractéristiques des grottes marines. Néanmoins, un nombre considérable de taxons n'ont pas - du moins pas encore - été signalés dans d'autres types d'habitats, et pourraient donc être caractérisés comme étant exclusifs aux grottes au sens large (bien que des recherches futures, par exemple dans les

¹ Le terme « anchialin » ou « anchihaline » dérive du mot grec « ἀγκίαλος » (= près de la mer) et est utilisé pour caractériser des localités/habitats abritant des masses d'eau d'origine marine, mais avec une exposition limitée à l'air libre, ainsi qu'un échange négligeable avec la mer ouverte par diffusion avec des masses d'eau marines contiguës, à travers des connexions souterraines plus ou moins étendues (Stock *et al.*, 1986 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016b). Les « grottes maritimes marginales » (« Randhöhlen ») dans Riedl, 1966 et Riedl & Ozretić, 1969, qui sont également caractérisées par une connexion souterraine à la mer et contiennent des masses d'eau mixohaline, relèvent de la catégorie des grottes anchialines (Stock *et al.*, 1986).

habitats cryptiques et en eaux profondes, pourraient révéler le contraire) (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012). Au cours des dernières années, l'exploration scientifique des grottes sous-marines, et en particulier celles de type anchialin, a conduit à des découvertes exceptionnelles de nouveaux taxons qui présentent des caractéristiques adaptatives uniques à la vie dans les grottes (Iliffe *et al.*, 1983 ; Stock, 1994 ; Iliffe & Kornicker, 2009 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016b et références dans ce document). Il est possible que certains de ces taxons

soient le résultat d'une spécialisation écologique de généralistes qui ont pénétré dans les grottes depuis des environnements extérieurs dans le passé, y compris des "espèces reliques" ou des paléoendémies (par exemple, des restes de la faune subtropicale/tropicale qui a prospéré en mer Méditerranée pendant les périodes chaudes de son histoire), qui ont trouvé refuge et survécu dans des habitats de grottes (Harmelin *et al.*, 1985 ; Pérez *et al.*, 2004).





Speleothems in a semi-submerged cave.
© V. Gerovasileiou

2. RÉPARTITION

Les substrats rocheux constituent plus de la moitié (54 %) du littoral méditerranéen (Stewart & Morhange, 2009), le calcaire étant l'un de leurs composants les plus caractéristiques (Lewin & Woodward, 2009). Au fil du temps, les processus géodynamiques en cours (par exemple les phénomènes karstiques) dans cette mer semi-fermée ont entraîné la formation d'un grand nombre de systèmes de grottes marines et ancialines plus ou moins complexes (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012). Selon le dernier recensement de Giakoumi *et al.* (2013), environ 3 000 grottes marines (semi et entièrement submergées) ont été recensées à ce jour dans le bassin méditerranéen (Fig. 2.1). La plupart de ces grottes (97 %) sont situées dans le nord de la Méditerranée, qui comprend un pourcentage plus élevé de côtes rocheuses carbonatées et a fait l'objet d'études plus approfondies pour ce type d'habitat particulier (voir le chapitre suivant). Plus précisément, les nombres les plus élevés de grottes marines connues se trouvent dans l'est de l'Adriatique, sur les côtes égéennes, tyrrhéniennes, provençales et ioniennes (tableau 2.1), où elles sont parfois très concentrées dans les zones insulaires et les péninsules

rocheuses (par exemple l'archipel de la mer Égée, les îles croates et baléares, et la Corse). À l'échelle locale ou régionale, des initiatives de cartographie détaillée ont eu lieu en Italie (Cicogna *et al.*, 2003), en Corse (CREOCEAN-DREAL, 2010), en Croatie (Surić *et al.*, 2010) et en Grèce (Sini *et al.*, 2017). En outre, des expéditions dans le cadre des projets de recherche MedKeyHabitats, MedMPAnet et LIFE BaHAR pour le N2K ont récemment fourni des informations sur la répartition de ce type d'habitat dans des zones méditerranéennes auparavant peu étudiées (voir les études de cas ci-dessous). Cependant, étant donné les contraintes logistiques liées à l'inventaire des grottes sous-marines, et en particulier des grottes submergées, leur nombre est supposé être beaucoup plus élevé à l'échelle méditerranéenne et régionale, et des efforts de cartographie sont nécessaires afin de combler les lacunes actuelles en matière de distribution dans les régions de l'est et du sud de la Méditerranée. Des lignes directrices détaillées pour l'inventaire des habitats sombres, y compris les grottes marines, ont été récemment fournies par le CAR/ASP - Environnement des Nations unies /MAP& OCEANA (2017).

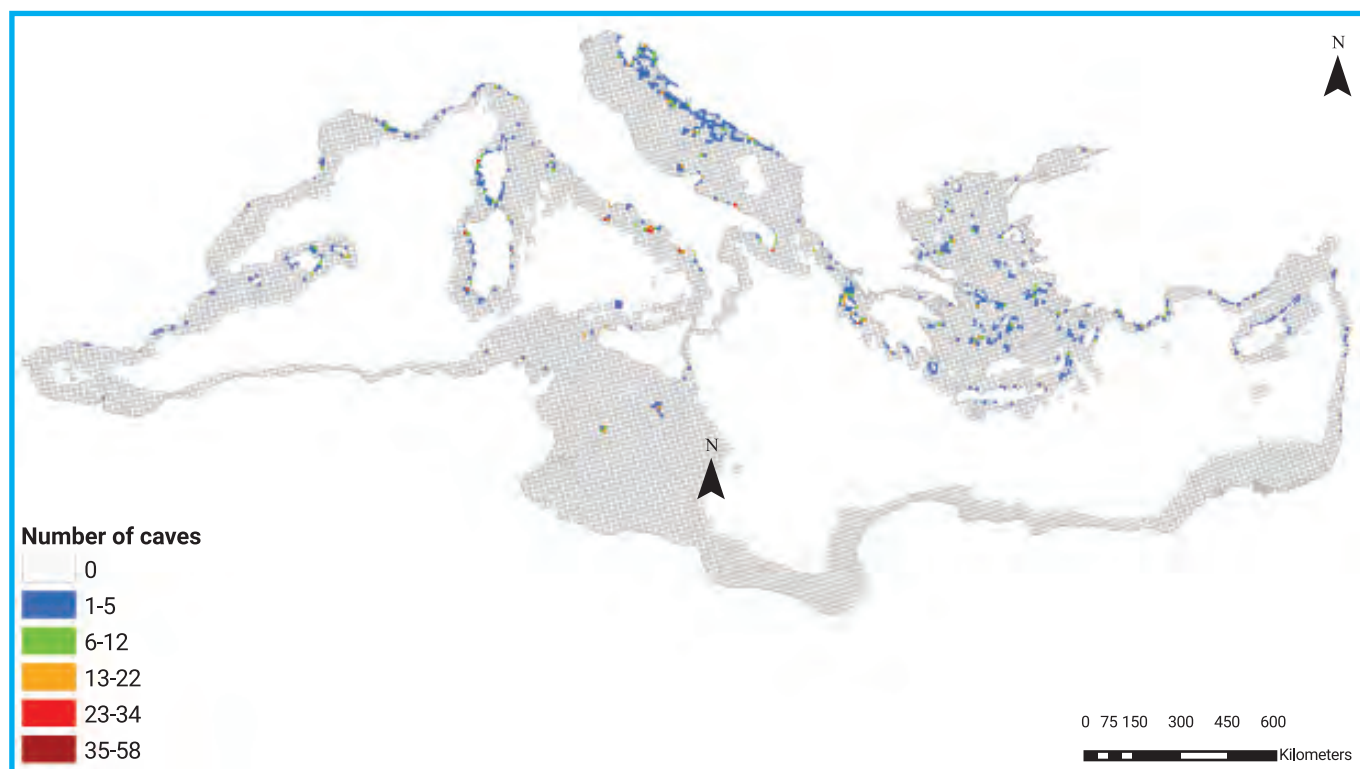


Fig. 2.1. Répartition des grottes marines en Méditerranée. Les différentes couleurs indiquent le nombre de grottes enregistrées dans des cellules de 10 x 10 km (d'après Giakoumi *et al.*, 2013).

La majorité des répertoires de grottes marines existants correspondent à des grottes peu profondes et/ou semi-submergées, avec une profondeur qui dépasse rarement 15 m, qui sont généralement plus faciles à repérer et à accéder tant par les scientifiques

que par les plongeurs de loisir. Les informations sur les grottes plus profondes dans la littérature scientifique et grise existante sont limitées, avec seulement un petit nombre de grottes marines étudiées pour leur biote, ayant une profondeur maximale de 30-40 m

(Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012). Toutefois, dans plusieurs cas, les données bathymétriques font défaut. L'étude récente des zones plus profondes à l'aide de véhicules télécommandés (ROV) a montré que les substrats durs des eaux plus profondes peuvent également présenter de grands surplombs et des cavités. Par exemple, des grottes en eau profonde et de grands surplombs ont été récemment

découverts dans la fosse de Linosa (Freiwald *et al.*, 2009) et à l'ouest de Gozo, à des profondeurs de 270-795 m, datant peut-être du Messinien (Evans *et al.*, 2016 ; Borg *et al.*, 2017). Toutefois, leur étude comporte plusieurs limites en raison de difficultés opérationnelles et elle constitue un défi pour les explorations futures.

Tableau 2.1. Nombre de grottes marines enregistrées par écorégion méditerranéenne (selon Giakoumi *et al.*, 2013 ; Sini *et al.*, 2017 et les données des études de cas - voir encadré 2.1 ci-dessous).

ECORÉGION MÉDITERRANÉENNE	NOMBRE DE GROTTES MARINES
Mer d'Alboran	24
Bassin algéro-provençal	459
Mer Tyrrhénienne	581
Plateau tunisien/Golfe de Sidra	68
Mer Adriatique	708
Mer Ionienne	307
Mer Egée	622
Mer du Levant	209

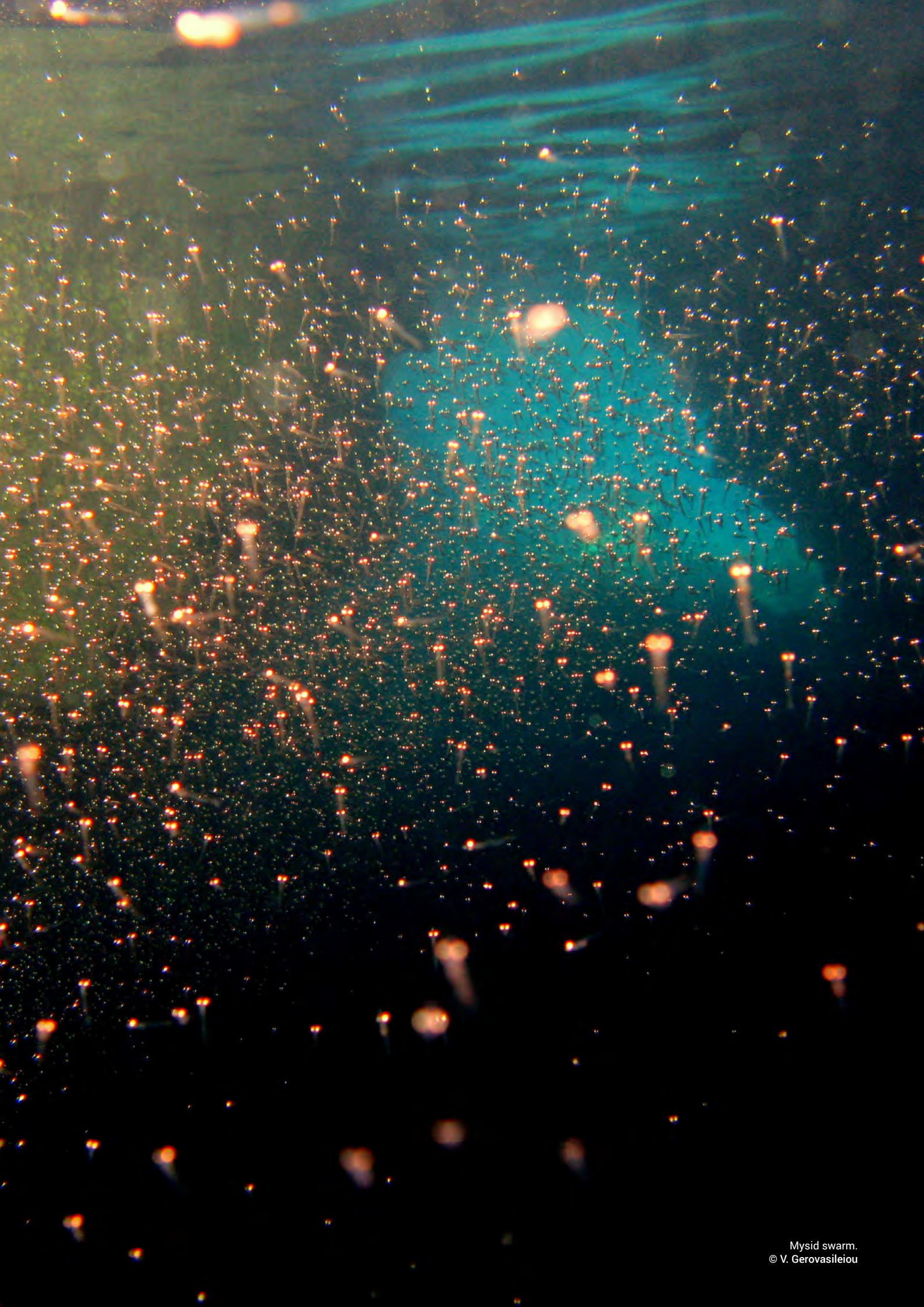
Encadré 2.1. Études de cas

Au cours des dernières années, des expéditions de recherche et des études de référence dans le cadre des projets scientifiques MedMPAnet, MedKeyHabitats et LIFE BaHAR pour N2K ont fourni des informations précieuses sur la répartition de l'habitat des grottes marines, sa biodiversité et les menaces qui pèsent sur les régions sous-étudiées de la mer Méditerranée. Par exemple, un certain nombre de grottes, de tunnels et de nombreuses petites cavernes ont été recensés au Cap des Trois Fourches et à Jbel Moussa, au Maroc (CAR/ASP-PNUE/PAM, 2012, 2013 ; UICN, CAR/ASP & HCEFLCD, 2014 ; PNUE/PAM-CAR/ASP, 2016b) et à l'Île de Rachgoun, en Algérie (PNUE/PAM-CAR/ASP, 2016a).

Dans ces zones, on a constaté que les grottes et tunnels marins abritaient de riches assemblages benthiques, dont de nombreuses espèces protégées (e.g., les anthozoaires *Astroides calycularis* et *Corallium rubrum* et l'éponge *Spongia lamella*). Au Liban, la grotte de Raoucheh et d'autres grottes des régions de Ras Chekaa et de Nakoura ont été étudiées dans le cadre du projet MedMPAnet (CAR/ASP-PNUE/PAM, 2012, 2013b, 2014). Il a été constaté que ces grottes abritaient des assemblages filtrants parmi les plus riches de toute la région, y compris des éponges jusqu'ici endémiques à cette zone et à ces habitats (e.g., l'éponge cornée *Euryspongia raouchensis*, les lithistes *Gastrophanella phoeniciensis* et

Microscleroderma lamina, une *Aplysine* inconnue et des axinellides non décrits). Il convient également de noter que plusieurs espèces non indigènes d'origine indo-pacifique ont été trouvées dans des grottes marines du Liban (e.g., le crabe *Charybdis helleri*, les ascidies *Symplegma brakenhielmi* et *Phallusia nigra* et les poissons *Pempheris rhomboidea* et *Sargocentrum rubrum*).

Dans le cadre des projets MedMPAnet et MedKeyHabitats, des grottes marines ont également été enregistrées et étudiées dans la mer Adriatique, en particulier de petites grottes mid-littorales en Albanie (CAR/PAS-PNUE/PAM, 2013a) et de grandes grottes marines dans la région de Platomuni au Monténégro, qui étaient dominées par des coraux scléactiniens, des éponges et des bryozoaires dressés (PNUE-PAM-CAR/ASP, 2016a,b). Plus récemment, le projet LIFE BaHAR for N2K a fait la lumière sur de nombreuses grottes et tunnels marins de Malte et des îles Gozo (37 grottes semi-immersées et 52 grottes entièrement immergées) détaillées et de profondeurs diverses, ainsi que sur 17 grottes en eau profonde entre 205 m et 795 m (Borg *et al.*, 2017). Les projets et les études de référence susmentionnés ont largement contribué à combler les lacunes régionales en matière de connaissances des régions marines précédemment sous-étudiées et ont conduit à la proposition, voire à la création de nouvelles zones marines protégées.





Entrance of a semi-submerged cave in Zakynthos Island, Greece.
© Gerovasileiou

3. ÉTUDE BIOLOGIQUE DES GROTTES MARINES DE LA MÉDITERRANÉE

Contrairement aux grottes terrestres, leurs homologues marines sont restées totalement inexplorées jusqu'à la seconde moitié du XX^e siècle. Leur étude n'est devenue possible qu'après le développement de la plongée autonome, qui a permis non seulement l'exploration des grottes mais aussi l'observation directe et l'échantillonnage par les scientifiques marins (Laborel, 1960 ; Vacelet, 1967). Les avancées technologiques en matière de plongée autonome, depuis la mise au point du premier appareil respiratoire autonome sous-marin à circuit ouvert en 1942-1943 (Drach, 1948) jusqu'aux recycleurs modernes à circuit fermé (Iliffe & Bowen, 2001) ont déclenché la recherche sur les grottes sous-marines et mis en évidence des éléments fauniques uniques (e.g., Jaume & Boxshall, 2005 ; Iliffe & Kornicker, 2009).

Dans le bassin méditerranéen, les premières études sur les grottes marines et leur biote ont été menées par des Français (Pérès & Picard, 1949, 1951, 1955 ; Corroy *et al.*, 1958 ; Laborel & Vacelet, 1958, 1959 ; etc.), autrichiens (Starmühlner, 1955a,b ; Abel, 1959 ; Banse, 1959 ; Riedl, 1959a,b,c,d,e,f ; Russ & Rützler, 1959 ; Rützler, 1965 ; Riedl, 1966 ; etc.) et des scientifiques italiens (e.g., Sarà, 1958, 1959a, 1961a,b, 1962b, 1968, 1974, 1978 ; Cattaneo & Pastorino, 1974 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Cantone *et al.*, 1979), suivis par les contributions de scientifiques espagnols dans les années 1980 (Bibiloni & Gili, 1982 ; Gili *et al.*, 1982, 1986 ; Bibiloni *et al.*, 1984 ; etc.), et de scientifiques croates après 2000 (e.g., Arko-Pijevac *et al.*, 2001 ; Bakran-Petricioli *et al.*, 2007, 2012 ; Radolović *et al.*, 2015 ; Petricioli & Bakran-Petricioli, 2019). Des études axées sur les grottes marines du bassin méditerranéen oriental ont été publiées plus récemment par des scientifiques grecs (Gerovasileiou *et al.*, 2015a et références dans ce document).

Une étape importante dans l'histoire de la recherche sur les grottes marines en Méditerranée a été la publication du livre "Biologie der Meereshöhlen" du zoologiste autrichien Rupert Riedl (1966), qui a fourni une première synthèse consolidant les connaissances existantes, acquises dans les années 1950 et 1960. La plupart des informations rassemblées jusqu'à cette période proviennent de l'"Expédition Tyrrhénie", qui a débuté en 1952 et s'est concentrée sur les grottes marines, principalement dans la mer Tyrrhénienne. Au total, 529 taxons appartenant à 32 groupes principaux ont été enregistrés dans le cadre de cette expédition (Riedl, 1966). Quelques décennies plus tard, des aperçus importants sur la recherche dans les grottes marines ont été publiés en Italie (Bianchi, 2003 ; Cicogna *et al.*, 2003) et en Méditerranée orientale (Gerovasileiou *et al.*, 2015a), tandis que Gerovasileiou & Voultsiadou (2012) et Bussotti *et al.* (2015) ont fourni des aperçus sur la faune d'éponges et de poissons des grottes marines,

respectivement, à l'échelle de la Méditerranée.

3.1. Études taxonomiques

La première approche de l'étude biologique des grottes marines - comme d'autres habitats - était sans aucun doute taxonomique, une étape nécessaire et indispensable pour mener tout autre type d'enquête écologique. Dès les premières étapes de la recherche sur les grottes marines, il est devenu évident que cet habitat particulier abrite plusieurs espèces jusqu'alors non décrites (Sarà, 1958, 1959b ; Vacelet & Lévi, 1958 ; Vacelet, 1959 ; Sarà & Siribelli, 1960 ; Rützler & Sarà, 1962). Jusqu'à aujourd'hui, les études menées dans les grottes marines et anfractuosités de la Méditerranée mettent continuellement en évidence de nouvelles espèces de divers groupes taxonomiques : Porifera (Pulitzer-Finali, 1983 ; Vacelet & Boury-Esnault, 1982, 1996 ; Pansini, 1984, 1996 ; Voultsiadou-Koukoura & Van Soest, 1991 ; Voultsiadou-Koukoura *et al.*, 1991 ; Bibiloni, 1993 ; Boury-Esnault *et al.*, 1995 ; Corriero *et al.*, 1996, 1997b ; Bavestrello *et al.*, 1997 ; Muricy *et al.*, 1998 ; Pansini & Pesce, 1998 ; Vacelet & Pérez, 1998 ; Vacelet *et al.*, 2000, 2007 ; Manconi *et al.*, 2006 ; Pérez *et al.*, 2011 ; Pisera & Vacelet, 2011 ; Reveillaud *et al.*, 2012 ; Lage *et al.*, 2018 ; 2019), Priapulida (Todaro & Shirley, 2003), Gastrotricha (Fregni *et al.*, 1998), Copepoda (Riera *et al.*, 1991 ; Carola & Razouls, 1996 ; Jaume & Boxshall, 1996 ; Jaume, 1997 ; Jaume *et al.*, 1999 ; Krsinic, 2005), Decapoda (Fransen, 1991 ; Pretus, 1990), Mysida (Wittmann, 2004 ; Alcaraz *et al.*, 1986), Polychaeta (Zibrowius, 1968 ; Fassari & Mollica, 1991), Gastropoda (Warén *et al.*, 1997), Tardigrada (Villora-Moreno, 1996), Bryozoa (Silén & Harmelin, 1976 ; Harmelin *et al.*, 2007 ; Hayward, 1974 ; Rosso *et al.*, 2019), Brachiopoda (Logan & Zibrowius, 1994), Chaetognatha (Casanova, 1986) et Poissons (Kovačić, 1999).

En outre, l'étude du biote des grottes marines a révélé que ces habitats particuliers abritent des "fossiles vivants" (Vacelet & Lévi, 1958 ; Pérez *et al.*, 2004 ; Manconi & Serusi, 2008) et des espèces d'eau profonde (Poulliquen, 1969 ; Vacelet *et al.*, 1994 ; Harmelin, 1997 ; Harmelin & Vacelet, 1997), ce qui a déclenché des études taxonomiques et écologiques plus poussées. En plus des inventaires de la biodiversité, les gradients environnementaux notables à petite échelle dans les grottes marines ainsi que leur réflexion sur la variabilité spatiale du biote sont devenus un sujet de recherche depuis les premières études bionomiques pionnières jusqu'à aujourd'hui.

3.2. Descriptions bionomiques

La typologie et la distribution des communautés benthiques dans les grottes marines de la Méditerranée ont été principalement étudiées par des scientifiques

français, autrichiens et italiens. Plus précisément, la première description de la structure des communautés de grottes marines a été publiée par Pérès & Picard (1949) qui ont étudié la grotte de Niolon (région de Marseille, France) et ont remarqué que les macroalgues (principalement des rhodophytes) qui dominaient à l'entrée de la grotte étaient progressivement remplacées par des animaux sessiles vers l'intérieur (jusqu'à 90% de la surface des parois) en raison de la diminution de la lumière. De plus, malgré la faible profondeur de cette grotte (6-12 m), certaines espèces qui se développent habituellement dans des eaux plus profondes étaient présentes. Quelques années plus tard, dans leurs premières descriptions bionomiques du nord-ouest du bassin méditerranéen, Pérès & Picard (1951, 1955) ont décrit un type de biocénose coralligène, qui se développe dans les grottes marines, sous le nom de "coralligène de grotte". À cette époque, les communautés de grottes marines étaient caractérisées comme un "aspect appauvri" de la biocénose coralligène, tandis que la différenciation de leur faune était attribuée à la réduction du mouvement de l'eau et de la lumière et au développement d'un revêtement noir d'oxydes de ferromanganèse sur leur substrat dur intérieur (Vacelet, 1964).

La distinction nette entre les biocénoses des grottes marines et le (pré)coralligène², qui se trouve souvent à l'entrée des grottes, était basée sur la dominance des animaux sessiles par rapport aux macroalgues (Vacelet, 1959 ; Laborel, 1960, 1961). Ainsi, Laborel & Vacelet (1959) ont décrit deux biocénoses successives qui se développent dans les grottes marines selon un gradient de lumière décroissant : (1) une zone de transition à faible luminosité où la couverture biotique diminue de 100 % (dans la zone extérieure) à 50 %, les espèces les plus caractéristiques étant les éponges *Aplysina cavernicola*, *Petrosia ficiformis*, *Ircinia variabilis* et *Petrobiona massiliana*, et les coraux scléractiniaires *Leptopsammia pruvoti*, *Caryophyllia inornata* et *Madracis pharensis*, et (2) une zone complètement sombre où la couverture biotique de la surface a diminué de 20 % ou moins, tandis que la surface restante de la roche nue est recouverte d'une couche noire d'oxydes de ferromanganèse³. Cette dernière zone est dominée par des polychètes serpulides, des éponges et des scléractiniaires, tandis que le plafond est perforé par des trous du bivalve *Lithophaga lithophaga*.

Quelques années plus tard, l'influent "Nouveau manuel de bionomie benthique" de Pérès & Picard (1964) (voir aussi Pérès, 1967), qui a résumé et mis à jour les connaissances existantes sur les communautés

benthiques méditerranéennes, a décrit comme suit trois biocénoses distinctes se développant le long de l'axe horizontal de la grotte : (1) la biocénose coralligène (C), qui peut souvent se développer à l'entrée de la grotte⁴, (2) la biocénose des grottes semi-obscurées (GSO), qui - en l'absence de macroalgues - est dominée par les éponges (ex. *Agelas oroides*, *Aplysina cavernicola*, *Oscarella lobularis* et *Petrosia ficiformis*) et le faciès anthozoïque (e.g. *Parazoanthus axinellae*, *Corallium rubrum*, *Caryophyllia inornata*, *Hoplantia durothrix*, *Leptopsammia pruvoti* et *Madracis pharensis*), et (3) la biocénose des grottes et boyaux à obscurité totale (GO), qui est caractérisée par les éponges (ex. *Petrobiona massiliana*), des polychètes serpulidés et des crustacés mobiles.

Riedl (1966) a étudié des grottes marines de différentes morphologies dans la mer Tyrrhénienne (golfe de Naples) et sur les côtes adriatiques (Croatie), et a proposé un schéma différent de zonage biologique, basé sur la distribution des hydroïdes, des macroalgues et de la physionomie générale des assemblages. Plus précisément, il a distingué 6 zones biotiques : (I) *Phytal-Schattengebiet* (zone phytale ombragée) ; (II) *Höhlen-Eingangsgebiet* (zone d'entrée de la grotte) ; (III) *vordere Bestandsgebiete* (zone de grotte antérieure) ; (IV) *zentrale Bestandsgebiete* (zone de grotte centrale) ; (V) *hintere Bestandsgebiete* (zone de grotte postérieure) ; et (VI) das "*leere Viertel*" (le "quartier vide" - une zone presque azoïque). Ce schéma de zonage est typique des grottes à fond perdu, mais ne s'applique pas forcément aux grottes marines ayant une topographie différente. Les limites et l'étendue des différentes zones dépendent des caractéristiques topographiques de chaque grotte (par exemple, le rapport entre la largeur de l'entrée et la longueur de la grotte, l'inclinaison du substrat à l'entrée de la grotte et le nombre d'entrées), qui ont une incidence sur les gradients de lumière et le confinement de l'eau le long de la grotte. Par conséquent, même les grottes marines voisines pourraient présenter une hétérogénéité biotique en raison de leur morphologie différente et des caractéristiques topographiques spécifiques à la grotte. Par exemple, les zones ci-dessus ont généralement tendance à se déplacer vers l'extérieur avec l'augmentation de la profondeur, tandis que certaines zones pourraient être absentes des tunnels à entrées multiples qui reçoivent plus de lumière solaire et sont caractérisés par un régime hydrodynamique plus élevé.

Pouliquen (1972) a étudié les grottes marines de la région de Marseille et a conclu que les biocénoses benthiques décrites dans les grottes marines lors d'études précédentes pouvaient présenter des

² Vacelet (1959) a rapporté qu'à la zone d'entrée de la grotte, une communauté transitoire entre les algues photophiles et les biocénoses coralligènes peut se développer (également connue sous le nom de pré-coralligène). Cependant, selon Laborel (1961), les concrétions coralligènes ne sont pas la caractéristique la plus typique des communautés marines de grottes, qui sont dominées par des animaux sessiles, *Corallium rubrum* étant l'espèce la plus typique.

³ Pérès (1967) a observé que la présence d'oxydes de fer et de manganèse dans les grottes marines sombres rappelle la formation de nodules dans les sédiments océaniques profonds sous des conditions aphotiques. Bianchi *et al.* (1986) et Allouc & Harmelin (2001) ont étudié en détail la structure de ce revêtement dans des grottes marines du nord-ouest de l'Italie et du sud de la France, respectivement.

⁴ Pérès (1967) a souligné que la biocénose coralligène peut se développer à la fois à l'extérieur et à l'intérieur des grottes marines, tandis que plusieurs espèces de la biocénose des grottes semi-obscurées peuvent se retrouver comme des « enclaves » dans les trous et fissures sombres des formations coralligènes. La présence de vastes formations coralligènes à la zone d'entrée des grottes sous-marines a été rapportée dans plusieurs régions méditerranéennes (e.g., Ballesteros, 2006 ; Kipson *et al.*, 2011 ; Teixidó *et al.*, 2011b ; Gerovasilou *et al.*, 2017).

différences ou être absentes des différents types de grottes. Il a donc distingué trois types de grottes marines en fonction de leur bathymétrie : (1) les grottes superficielles, qui émergent en partie au-dessus du niveau de la mer, où il n'y a pas de zonage biologique clair en raison de leur régime hydrodynamique élevé ; (2) les grottes semi-superficielles, situées à une profondeur allant jusqu'à 5 m, qui sont également caractérisées par un hydrodynamisme élevé, mais qui présentent un zonage biologique formé principalement par l'écoulement de l'eau ; et (3) les grottes profondes, qui sont situées à une profondeur >10 m et sont généralement plus grandes, où la lumière et l'hydrodynamisme diminuent vers l'intérieur et génèrent un zonage biologique marqué. Alors que dans les deux premières catégories, l'hydrodynamisme est le principal facteur qui façonne la zonation biologique, dans les grottes plus profondes, les courants et le renouvellement de l'eau dépendent fortement de la morphologie et de la taille de la grotte.

Une étude marquante sur les grottes sous-marines sombres a été publiée par Harmelin *et al.* (1985), a qualifié ces environnements uniques d' "habitats extrêmes" et de "biotopes refuges". Selon cette étude, les deux principaux facteurs affectant les caractéristiques des communautés de grottes sont l'absence de lumière et le confinement⁵, qui agissent souvent en combinaison, générant l'isolement et l'oligotrophie. La transition de la biocénose des grottes semi-obscur (GSO) vers les grottes obscures (GO) est marquée par une diminution remarquable de la couverture biotique, de la biomasse et de la richesse des espèces (à l'exception des polychètes serpulidés), la disparition des formes de croissance dressées et leur remplacement par des formes incrustées.

Cependant, dans cette zone de transition, les bryozoaires encroûtants (e.g., *Onychocella marioni*) forment souvent des bio-constructions nodulaires au plafond des grottes, créant ainsi une zonation verticale. Harmelin *et al.* (1985) ont également remarqué que la biocénose des grottes sombres pouvait être subdivisée en deux zones, caractérisées par une couverture biotique différente (respectivement 50-80% et 10-40% du substrat dur), tandis que dans les grottes ancialines, deux zones supplémentaires peuvent se produire (la première étant habitée uniquement par des spécimens d'éponge de petite taille et des serpulidés dispersés et la zone terminale où la faune sessile disparaît). Toutefois, ils ont souligné que la topographie des grottes pouvait grandement affecter les schémas de zonage ci-dessus ; par exemple, la couverture biotique dans les tunnels avec une bonne circulation de l'eau pourrait atteindre 100 % du substrat dur même dans la zone totalement obscure.

Plus récemment, Bianchi & Morri (1994) ont étudié 17 grottes marines en Italie (mer Ligurienne, mer Tyrrhénienne, Sardaigne et canal de Sicile) et 4 aux Maldives (océan Indien) et ont distingué 6 zones écologiques, en combinant les schémas de zonage proposés par Riedl (1966) et Harmelin *et al.* (1985) avec leurs conclusions, et en ajustant le schéma de degré de confinement croissant pour les écosystèmes côtiers de transition par Guelorget & Perthuisot (1983, 1992). Selon ce schéma, les différentes zones sont définies comme suit (1) la zone I, qui correspond à la "périphérie" de l'écosystème des grottes marines, constituée des assemblages externes se développant à proximité de l'entrée de la grotte ; (2) la zone II, qui représente l'entrée de la grotte et qui est toujours en relation bionomique avec la zone précédente ; (3) la zone III, c'est-à-dire la grotte avant, située peu après l'entrée de la grotte, où les macroalgues disparaissent et où les communautés benthiques acquièrent la physiologie typique des grottes ; (4) la zone IV, qui représente la partie confinée de la grotte, dépourvue de filtreurs passifs et dominée par des éponges sub-massives ; (5) la zone V, qui englobe des secteurs plus confinés de la grotte où la couverture biotique est bien inférieure à 100 % et où la communauté est composée d'une fine couche d'organismes essentiellement incrustants (éponges, bryozoaires, serpulidés et scléractiniaires) ; et (6) la zone VI, qui est très confinée et où la couverture biotique est inférieure à 10 %, composée principalement de serpulidés, de quelques scléractiniaires et de très peu d'éponges.

Toutefois, la plupart des études bionomiques susmentionnées ont fourni des descriptions essentiellement qualitatives (par exemple taxonomiques) et semi-quantitatives de la structure de la communauté benthique dans les grottes marines, situées pour la plupart dans le bassin méditerranéen du nord-ouest, et ont rarement quantifié la variabilité spatiale en utilisant des mesures de la couverture biotique ou de la diversité. À ce jour, seul un petit nombre d'études ont étudié le benthos des grottes marines de manière quantitative, en utilisant soit des quadrats grattés, soit des méthodes photographiques non destructrices (e.g., Cinelli *et al.*, 1977 ; Gili *et al.*, 1982 ; Pansini & Pronzato, 1982 ; Balduzzi *et al.*, 1985, 1989 ; Corriero *et al.*, 2000 ; Martí *et al.*, 2004a,b ; Bussotti *et al.*, 2006 ; Radolović *et al.*, 2015 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017 ; Sanfilippo *et al.*, 2017 ; Dimarchopoulou *et al.*, 2018 ; Rosso *et al.*, 2019). Le développement continu de méthodes photographiques non destructrices, notamment la photogrammétrie, a déjà contribué à l'étude quantitative et à la représentation du benthos des grottes marines et de sa distribution (Bianchi *et al.*, 2004 ; Gerovasileiou *et al.*, 2013 ; CAR/ASP - Environnement des Nations unies /MAP & OCEANA, 2017 et références dans ce document).

⁵ Le terme "confinement" en relation avec le renouvellement de l'eau et le remplacement des "éléments vitaux" (oligo-éléments, vitamines, etc.) d'origine marine a été introduit par Guelorget & Perthuisot (1983, 1992) pour les écosystèmes côtiers de transition mais a été adopté plus tard par les chercheurs des grottes marines (Harmelin *et al.*, 1985 ; Bianchi & Morri, 1994).

Toutefois, il convient de souligner que presque toutes les études bionomiques susmentionnées se sont concentrées sur les communautés de substrat dur et que seules quelques études ont jusqu'à présent étudié les macro- et méiobenthos des sédiments dans les grottes marines de France, d'Italie et d'Espagne (e.g., Monteiro-Marques, 1981 ; Bianchi *et al.*, 1986 ; Akoumianaki & Hughes, 2004 ; Todaro *et al.*, 2006 ; Navarro-Barranco *et al.*, 2012 ; 2013a,b, 2014 ; Janssen *et al.*, 2013 ; Romano *et al.*, 2018).

3.3. Gradients environnementaux et fonctionnement des écosystèmes

Les gradients environnementaux spectaculaires des grottes marines de la Méditerranée ont suscité l'intérêt de plusieurs chercheurs dès le début. Comme expliqué précédemment, la disparition de la lumière et l'effet du mouvement de l'eau à l'intérieur des grottes, en fonction de la géomorphologie des grottes (e.g., grottes aveugles ou tunnels, grottes profondes ou peu profondes), ont été les premiers paramètres abiotiques pris en compte dans la description bionomique des différentes zones biotiques et biocénoses des grottes marines (e.g., Pérès & Picard, 1949, 1964 ; Riedl, 1966 ; Harmelin, 1969 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Zabala *et al.*, 1989 ; Bianchi & Morri, 1994). Cependant, seul un petit nombre d'études ont porté sur les paramètres abiotiques (par exemple la température, la salinité, la vitesse de sédimentation, le pH, la concentration d'oxygène) à l'intérieur des grottes marines, dans le but de comprendre les schémas de distribution des espèces et le fonctionnement des écosystèmes (e.g., Passelaigue & Bourdillon, 1985 ; Riera *et al.*, 1985 ; Gili *et al.*, 1986 ; Sgorbini *et al.*, 1988 ; Fichez, 1991a). L'étude détaillée de plusieurs paramètres environnementaux dans les grottes marines de Marseille, en France, par Fichez (1989, 1990a,b,c, 1991a,b,c) et dans la Grotta Marina de Bergeggi, en Italie (Bianchi *et al.*, 1986 ; Sgorbini *et al.*, 1988 ; Morri *et al.*, 1994a) a révélé un appauvrissement

extrême de l'apport alimentaire observé dans les secteurs plus confinés des grottes (hypothèse d'épuisement trophique). Cela se produit par différents mécanismes qui déterminent à la fois la diminution quantitative de l'alimentation (par exemple, diminution de la quantité absolue, réduction du débit) et sa dégradation qualitative (rapport carbone/azote élevé, plus grande proportion de composés complexes, diminution du pourcentage de sucres, diminution du rapport entre la chlorophylle-a et les phaeopigments). Cependant, l'exploration de grottes marines avec des sources sulfureuses internes à Capo Palinuro (Italie) a mis en lumière un écosystème unique qui repose sur la chimio-litho-autotrophie microbienne, ressemblant aux événements hydrothermaux des grands fonds (e.g., Abbiati *et al.*, 1992 ; Cinelli *et al.*, 1994 ; Bianchi *et al.*, 1994 ; Southward *et al.*, 1996).

L'étude des flux de matière et d'énergie dans les grottes marines de la Méditerranée a permis de mieux comprendre leur structure trophique et le fonctionnement des écosystèmes, grâce à l'élaboration de modèles théoriques (Ott & Svoboda, 1978 ; Russo & Bianchi, 2003 ; Rastorgueff *et al.*, 2015a). On a constaté que certains comportements animaux, tels que les migrations horizontales nycthémérales des mysidacés et des poissons formant des essaims, jouent un rôle essentiel dans l'atténuation de l'appauvrissement trophique dans les grottes (Riera *et al.*, 1991 ; Coma *et al.*, 1997 ; Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a,b ; Bussotti *et al.*, 2017, 2018). Néanmoins, il existe encore des lacunes importantes concernant l'état environnemental et le fonctionnement des écosystèmes des grottes marines, car toutes les études susmentionnées se sont jusqu'à présent concentrées sur un petit nombre de grottes de la Méditerranée occidentale. Ces informations sont essentielles pour surveiller la dynamique et les changements potentiels des communautés de grottes marines et pour assurer une conservation fondée sur des preuves.



Slipper lobster (*Scyllarus arctus*) on a dark cave wall.
© V. Gerovasileiou



4. GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX ET BIOLOGIQUES

Une caractéristique frappante des communautés de grottes marines est qu'elles présentent une zonation marquée due à des gradients environnementaux abrupts, même à une échelle de quelques mètres. Les principaux facteurs à l'origine de cette zonation sont expliqués ci-dessous.

4.1. Principaux gradients environnementaux

4.1.1. Disponibilité de la lumière

L'élimination de la lumière joue évidemment un rôle essentiel dans le modelage de la structure des communautés et la distribution du biote dans les grottes marines, constituant un facteur de calcification pour le développement de producteurs primaires en concurrence avec l'espace, et fournissant ainsi un espace vital pour le développement des invertébrés sciaphiles sessiles (Pérès & Picard, 1949 ; Riedl, 1966 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Corriero *et al.*, 2000 ; Martí *et al.*, 2004a ; Gerovasileiou *et al.*, 2017). Le niveau de lumière a été traditionnellement utilisé pour distinguer les deux biocénoses des grottes marines, celles des grottes semi-obscur et des grottes sombres, respectivement (Pérès & Picard, 1964). Bien que les valeurs seuils de l'intensité lumineuse dans ces deux zones de grottes soient souvent arbitraires, il a été suggéré que les communautés dominées par les animaux sciaphiles se développent dans les secteurs de grottes où l'intensité lumineuse est $<1\%$ de la lumière du soleil à la surface de la mer, tandis que la biocénose des grottes sombres se développe là où les niveaux de lumière sont significativement inférieurs à $0,01\%$ des niveaux de la surface de la mer, respectivement (Harmelin *et al.*, 1985 ; Bianchi *et al.*, 1986). Selon Passelaigue (1989), la diminution de l'intensité lumineuse dans les grottes marines peu profondes est similaire à celle qui se produit entre 50 et 400 m de profondeur en pleine mer. Comme prévu, l'intensité lumineuse diminue avec la profondeur (par exemple, grottes peu profondes par rapport aux grottes plus profondes) et est affectée par les caractéristiques topographiques spécifiques des grottes, telles que le rapport entre la largeur de l'entrée et la longueur de la grotte, l'inclinaison et l'orientation du substrat, le nombre d'entrées et d'ouvertures secondaires (Riedl, 1966). Ainsi, les zones d'entrée des grottes semi-submergées peu profondes et des tunnels à ouvertures multiples reçoivent plus de lumière solaire que les grottes submergées à parois aveugles, et à l'intérieur des grottes, les plafonds et les surplombs ont tendance à être plus sombres que les parois verticales, même lorsqu'ils sont situés à la même distance de l'entrée (Riedl, 1966, Pouliquen, 1972 ; Bianchi & Morri, 1994 ; Martí *et al.*, 2004a ; Gerovasileiou *et al.*, 2017).

4.1.2. Circulation de l'eau et paramètres associés

L'étude des grottes en forme de tunnel a cependant montré que l'absence de lumière n'est pas le seul

facteur de développement de la biocénose des grottes sombres, car la couverture biotique peut être remarquablement élevée sur toute la longueur de la grotte, atteignant même 100% du substrat dur dans les zones sombres (Riedl, 1966 ; Harmelin, 1969 ; Harmelin *et al.*, 1985). Par conséquent, il a été intuitivement accepté que la circulation de l'eau constitue un facteur clé important pour déterminer la structure et le type de communautés benthiques dans les grottes marines (Riedl, 1966 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Gili *et al.*, 1986 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Zabala *et al.*, 1989).

Selon Fichez (1991c), le temps de séjour de l'eau dans les grottes marines varie d'un jour dans la zone d'entrée à plus de huit jours dans les secteurs confinés intérieurs. Sur la base de mesures de courant et de données topographiques précises qui ont permis de reconstruire la géométrie de la grotte, Bianchi *et al.* (1998) ont calculé le bilan hydrique de la Grotta Azzurra (mer Tyrrhénienne, Italie). Dans les secteurs en forme de tunnel de la grotte, l'échange d'eau était provoqué par le flux entre les deux entrées opposées. Avec une mer légèrement agitée, l'eau était complètement renouvelée en moins d'une demi-heure, alors que par temps calme, le remplacement complet prenait quelques heures. Dans la partie aveugle de la grotte (connue sous le nom de "Sala della Neve" = Salle de la Neige), l'échange d'eau se faisait uniquement par diffusion. Une particule d'eau qui se déplace sur tout le périmètre de la chambre prendrait plus de deux heures et demie par mer calme, mais seulement un quart d'heure en présence d'un courant d'une vitesse de $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Si l'on admet que le taux de renouvellement de l'eau est une estimation adéquate du confinement, ces calculs indiquent que même la partie aveugle de la Grotta Azzurra n'est pas confinée. Ce résultat suggère que le confinement ne dépend pas seulement de la forme de la cavité (en aveugle ou en tunnel) mais aussi de sa taille : les grandes grottes avec de larges chambres sont moins affectées par le confinement, car la présence de grandes masses d'eau permet probablement l'apparition de gradients de densité et de courants internes.

L'étude de la Grotta Marina de Bergeggi (mer de Ligurie, Italie) par Morri *et al.* (1994a) a montré que le mouvement de l'eau affecte une série de paramètres hydrologiques qui définissent la qualité de l'eau de mer, tels que la température, la salinité, la concentration en oxygène, le pH et la vitesse de sédimentation. Le rôle de ces paramètres a été étudié dans plusieurs publications (e.g., Passelaigue & Bourdillon, 1985 ; Riera *et al.*, 1985 ; Gili *et al.*, 1986 ; Sgorbini *et al.*, 1988 ; Fichez, 1991a). Par exemple, Gili *et al.* (1986) ont étudié une grotte submergée dans les îles Medes (Catalogne, Espagne) et ont montré que la salinité, la température, la densité, l'oxygène dissous, la chlorophylle-a et les pigments à l'intérieur ne

différait pas de manière significative de ceux à l'extérieur de la grotte en raison de l'échange constant d'eau.

La circulation de l'eau affecte également les paramètres biotiques tels que l'élimination des catabolites, la dispersion des larves et l'approvisionnement en nourriture (Balduzzi *et al.*, 1989). Il a été calculé qu'il existe une relation étroite entre le volume de la grotte et les réserves nutritionnelles disponibles : en l'absence de renouvellement de l'eau, une grotte de 10 m³ a des réserves pour une heure et une grotte de 1 m³ pour seulement 8 minutes (Riedl, 1966). Ainsi, en raison de l'absence de production primaire autochtone, les communautés des grottes dépendent fortement de l'approvisionnement alimentaire extérieur. Comme les communautés benthiques des grottes sont dominées par des filtreurs, cette nourriture sera essentiellement représentée par la substance organique en suspension dans l'eau. Les milieux confinés auront donc une consommation alimentaire nettement inférieure ; c'est ce qu'on appelle l'hypothèse de l'épuisement trophique (Zabala *et al.*, 1989 ; Fichez, 1990b ; Bianchi & Morri, 1994). Cette hypothèse a été confirmée dans une grotte marine près de Marseille (Fichez, 1989, 1990a,b,c, 1991a,b,c) et en partie dans la Grotta Marina de Bergeggi (Bianchi *et al.*, 1986 ; Morri *et al.*, 1994a). L'appauvrissement extrême de l'apport alimentaire observé dans les zones de grottes confinées se produit par différents mécanismes déterminant à la fois la diminution quantitative de l'aliment (par exemple, diminution de la quantité absolue, réduction du débit) et sa dégradation qualitative (par exemple, rapport élevé entre le carbone et l'azote, plus grande proportion de composés "complexes", diminution du pourcentage de sucres, diminution du rapport entre la chlorophylle et les phéopigments).

4.1.3. Vitesse du courant

Pansini & Pronzato (1982) et Balduzzi *et al.* (1989) ont estimé le mouvement de l'eau dans la Grotta della Cala di Mitigliano (mer Tyrrhénienne, Italie), en utilisant des boules de plâtre, dont la consommation est proportionnelle à l'agitation de l'eau. En utilisant cette même méthode, et en appliquant la formule empirique $v = 3,65 \times (M/B-1)$ (où v est la vitesse dans cm·s⁻¹, M est le % de perte de poids des boules après 24 h, B est le % de perte de poids des boules de référence, placées dans de l'eau immobile), Sgorbini *et al.* (1988) ont calculé la vitesse du courant dans la Grotta Marina de Bergeggi. En raison de la configuration générale en tunnel de cette grotte, le mouvement de l'eau était relativement homogène dans toute la grotte, la vitesse du courant étant de 12-20 cm·s⁻¹, à l'exception des "lacs" internes et des chambres latérales où le débit de l'eau était nettement plus lent. Dans la même grotte, Morri *et al.* (1994a) ont trouvé une corrélation positive significative entre les valeurs de la vitesse du courant et la quantité de couverture biologique observée sur les parois de la grotte. Bianchi *et al.* (1998) ont mesuré la vitesse du courant dans la Grotta Azzurra

(mer Tyrrhénienne, Italie) en utilisant des courantomètres à induction magnétique et ont constaté que, dans des conditions de mer calme, la vitesse du courant à l'intérieur de la grotte était inférieure à 2 cm·s⁻¹. En cas de mer légèrement agitée, la vitesse du courant à l'intérieur de la grotte était de 6 à 10 cm·s⁻¹, alors que des courants plus intenses sont attendus en cas de mer agitée.

La vitesse du courant à l'intérieur des grottes peut affecter la structure des communautés benthiques. Un certain nombre d'études ont suggéré que la diminution de la diversité morphologique des éponges (c'est-à-dire la dominance des formes de croissance incrustantes) et du nombre/diversité des espèces dans les couloirs intermédiaires des grottes marines est liée aux débits localement plus élevés dus à l'effet Venturi (c'est-à-dire que la vitesse du fluide augmente lorsque la surface de la section transversale diminue), qui est causé par le rétrécissement de la grotte (Pansini *et al.*, 1977 ; Bell, 2002 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016).

4.1.4. Température de l'eau

La température de l'eau à l'intérieur des grottes marines dépend de plusieurs paramètres, tels que les conditions environnementales locales, la circulation de l'eau, l'exposition à la haute mer, la morphologie et la bathymétrie des grottes, la présence de sources internes et d'infiltrations d'eau douce, etc. La différence de température de l'eau entre les secteurs intérieurs des grottes marines de la région de Marseille (France) et l'environnement extérieur pourrait atteindre 7°C, la zone d'entrée étant plus sévèrement affectée par les fluctuations de température (Pouliquen, 1972 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Passelaigue & Bourdillon, 1985).

Dans la Grotta Marina de Bergeggi (Italie), les parties les plus intérieures de la grotte présentaient des températures moins variables tout au long de l'année par rapport à la zone d'entrée (Bianchi *et al.*, 1986). Martí *et al.* (2004a) ont étudié une grotte semi-submergée dans l'île de Cabrera (Baléares, Espagne) et une grotte submergée dans les îles Medes (Catalogne, Espagne) et n'ont trouvé aucune différence de température de l'eau entre les différentes zones ou saisons (juin et novembre) dans chaque grotte (la température moyenne était de 19°C dans la grotte de Cabrera et de 17°C dans la grotte Medes). En revanche, Radolović *et al.* (2015) ont mesuré la température de l'eau dans la grotte en Y horizontale peu profonde (île de Dugi Otok, Croatie), en utilisant des enregistreurs de données tout au long de l'année (août 2003 à juillet 2004) et ont constaté une stratification de l'eau notable malgré le fait que la grotte soit peu profonde et exposée à la mer ouverte. Plus précisément, ils ont trouvé : (a) la rétention d'une couche d'eau plus froide le long du fond de l'intérieur de la grotte pendant l'été, attribuée à la morphologie de la grotte ; (b) la rétention d'eau saumâtre froide (18-22°C) à la surface de la mer dans une chambre intermédiaire semi-submergée pendant l'été ; et (c) la rétention d'eau plus chaude (>15°C) dans

les parties supérieures de la grotte pendant l'hiver, peut-être due au mélange d'eau douce et d'eau de mer.

L'un des exemples les plus caractéristiques du rôle de la morphologie des grottes dans la stratification de l'eau à l'intérieur des grottes est celui de la grotte 3PP à Marseille (France). La grotte présente un profil descendant vers l'intérieur qui, en combinaison avec la présence d'une berme à l'entrée (3 m au-dessus du plafond et 10 m au-dessus du fond de la chambre interne), est responsable d'un rare schéma de stratification hydrologique : la chambre interne de la grotte est remplie d'eau de mer froide, piégée en densité, qui reste presque homéothermique toute l'année (12,8 à 14,5 °C) par rapport à l'eau extérieure à la même profondeur (13,0-24,7 °C en 1991) (Vacelet *et al.*, 1994, Harmelin, 1997). Ces conditions, combinées à l'obscurité et à l'oligotrophie de la grotte intérieure, permettent la colonisation d'espèces d'eaux profondes, comme l'éponge hexactinellide *Oopsacas minuta*, dont les propagules sont remontées du canyon de Cassiaigne voisin (Vacelet *et al.*, 1994 ; Harmelin & Vacelet, 1997).

Selon Chevaldonné & Lejeusne (2003), les températures maximales de l'eau enregistrées dans les grottes de la région de Marseille, qui ont un profil ascendant, atteignent jusqu'à 24°C, généralement pour des périodes relativement courtes. Par exemple, alors que la température à l'intérieur de la grotte de 3PP descendante reste basse toute l'année, les fluctuations de température à l'intérieur de la grotte de Jarre suivent celles de l'environnement extérieur, augmentant parfois jusqu'à 24°C (données 2001-2002). En Méditerranée orientale, la température de l'eau dans les grottes peu profondes et semi-submergées de la mer Égée (Grèce) peut atteindre jusqu'à 26-28°C en été, alors qu'elle est plus basse (18-23°C) dans les grottes plus profondes et entièrement submergées (données non publiées de V. Gerovasileiou, 2010-2018). Dans les grottes peu profondes du Liban qui reçoivent des apports d'eau douce, la température dans la couche d'eau de mer atteindrait 27-28°C alors que dans la couche d'eau douce, elle serait de 21°C (septembre 2002 et juillet 2003, données de Pérez *et al.*, 2004).

4.1.5. Apport d'eau douce

Dans plusieurs cas, les infiltrations d'eau douce (généralement sporadiques ou saisonnières) dans les secteurs intérieurs et supérieurs des grottes marines (par exemple, les plafonds des cavités intérieures avec un profil ascendant) sont responsables de l'appauvrissement local, voire de la disparition du benthos sessiles et de la création de zones azoïques (Riedl, 1966 ; Pouliquen, 1972 ; Balduzzi *et al.*, 1985 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Radolović *et al.*, 2015). Harmelin *et al.* (2003) ont rapporté que la salinité au plafond en forme de cloche de la chambre intérieure de la grotte de Bagaud (Port-Cros, France) était comprise entre 5,3 et 22,85 (en mars et septembre, respectivement) tandis que ses valeurs à l'entrée et dans la chambre extérieure étaient de 38,1-38,4. La présence de certains

taxons sessiles rares et/ou de bio-constructions seulement dans un petit nombre de grottes avec apport d'eau douce est peut-être liée soit à des gradients de salinité, soit à l'apport de matière organique et de nutriments. Parmi ces cas figurent la rare *Guynia annulata* scléractinienne dans les grottes marines de Marseille et de Crète (Zibrowius, 1978), le développement de types particuliers de "biostalactites" par le serpulide *Protula tubularia* dans les grottes du cap d'Otrante, de Sicile, de l'île de Lesbos et de Crète (Belmonte *et al.*, 2009 ; Guido *et al.*, 2014 ; Sanfilippo *et al.*, 2015, 2017 ; Gerovasileiou, données non publiées), et des éponges lithistides (rocheuses) qui sont probablement favorisées par la riche teneur en silice des apports d'eau douce dans les grottes marines du Liban et de Crète (Pérez *et al.*, 2004 ; Pisera & Gerovasileiou, 2018).

4.1.6. Sédimentation

Les parois des grottes dans des chambres très confinées à faible régime hydrodynamique, les parois à inclinaison positive à proximité du fond boueux, les protubérances et les cavités des parois verticales et les blocs rocheux du fond de la grotte sont souvent recouverts d'une fine couche de sédiments. Ces surfaces ne sont généralement colonisées que par un petit nombre de taxons sessiles qui peuvent tolérer des niveaux de sédimentation élevés (Laborel & Vacelet, 1958 ; Pouliquen, 1972 ; Zabala & Gili, 1985 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017 ; Dimarchopoulou *et al.*, 2018 ; Semper-Valverde *et al.*, 2019). Par exemple, les formes de croissance dressées (e.g., les éponges *Axinella* spp.), qui se développent souvent sur des murs recouverts d'une couche de sédiments, peuvent mieux supporter des taux de sédimentation élevés car leur forme corporelle permet d'éviter l'engorgement de leur système aquifère (Bibiloni *et al.*, 1989 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016).

4.2. Gradients biologiques

En réponse aux gradients environnementaux importants, presque tous les paramètres structuraux utilisés pour décrire l'organisation des communautés biologiques présentent également des gradients de l'entrée jusqu'à l'intérieur des grottes (Harmelin *et al.*, 1985 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Martí *et al.*, 2004a ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017).

4.2.1. Couverture et abondance biologiques

L'un des paramètres les plus largement utilisés pour la quantification des schémas de communautés benthiques sur les substrats durs est la couverture biotique, c'est-à-dire le pourcentage de substrat qu'elles occupent, comme mesure de l'abondance des organismes. À partir de valeurs avoisinant les 100 %, typiques du milieu extérieur, la couverture biotique diminue progressivement et peut même devenir nulle dans les secteurs terminaux des grottes aveugles,

où la faune sessile est presque absente, à l'exception de quelques serpulidés (Riedl, 1966 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Bianchi & Morri, 1994 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017). En se basant sur la couverture biotique, Harmelin *et al.* (1985) ont distingué deux zones dans la biocénose des grottes sombres : la zone 1, avec une couverture de 50-80% ; et la zone 2, avec une couverture de 10-40%, respectivement. Dans les grottes aveugles, la diminution de la couverture semble être liée à la diminution de la lumière du secteur semi-obscur au secteur sombre de la grotte, et à la réduction du mouvement de l'eau dans le secteur sombre intérieur. D'autre part, dans les grottes en forme de tunnel avec un renouvellement constant de l'eau, la couverture biotique pourrait atteindre 100% du substrat dur même dans la zone totalement sombre (Harmelin, 1969; Harmelin *et al.*, 1985). Par conséquent, la topographie de la grotte affecte grandement les modèles de zonage de la couverture biotique (Balduzzi *et al.*, 1989 ; Morri *et al.*, 1994a ; Gerovasileiou *et al.*, 2017 ; Dimarchopoulou *et al.*, 2018).

La seule étude existante sur la méiofaune à substrat dur a montré que si l'abondance augmentait de l'entrée à la partie centrale de la grotte étudiée (Grotta di Cio-lo, Salento, Italie), il y avait une légère augmentation vers la zone sombre intérieure de la grotte (Russo *et al.*, 2015). En ce qui concerne la macro- et la méiofaune dans les sédiments du fond de la grotte, les quelques études existantes ont donné des résultats contrastés, et donc, les modèles spatiaux d'abondance ne peuvent pas être généralisés (voir sous-section 5.4).

4.2.2. Diversité

Le nombre d'espèces et la diversité de Shannon-Wiener (H') diminuent vers l'intérieur, en particulier dans les grottes aveugles, de la même manière que la couverture biotique (Pansini *et al.*, 1977 ; Balduzzi *et al.*, 1989), bien que les tendances soient souvent irrégulières en raison de la répartition inégale du benthos (Harmelin, 1985 ; Harmelin *et al.*, 1985). Par exemple, Balduzzi *et al.* (1989) ont observé une diminution progressive du nombre d'espèces dans la Grotta della Cala di Mitigliano, une grotte aveugle de plus de 80 m de long, avec des espèces sessiles passant de 60 à 10. Cependant, dans plusieurs grottes, on a constaté que les mesures de diversité ci-dessus augmentaient à partir de l'entrée bien éclairée jusqu'aux secteurs semi-obscurs, puis diminuaient vers l'intérieur (Sarà, 1962b ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Corriero *et al.*, 1997a, 2000 ; Bell, 2002 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016 ; Dimarchopoulou *et al.*, 2018), ou elles ont même continué à augmenter vers les secteurs les plus intérieurs des grottes (Martí *et al.*, 2004a,b), qui sont caractérisés par des communautés diverses dominées par les animaux. Ces divergences sont généralement attribuées à des caractéristiques topographiques spécifiques aux grottes qui génèrent des gradients de caractéristiques abiotiques et biotiques. Bien entendu, ces tendances varient en fonction du taxon, différents groupes d'animaux dominant dans différents secteurs des grottes (voir chapitre 5).

Selon le recensement de la biodiversité des grottes marines méditerranéennes réalisé par Gerovasileiou & Voultsiadou (2014), le plus grand nombre de taxons (à la fois sessiles et mobiles) dans la littérature existante a été signalé dans la zone semi-obscur des grottes (1120), suivie de l'entrée des grottes (985) et de la zone sombre (844). Néanmoins, pour 510 taxons, la zone des grottes n'a pas été précisée dans les sources. Les macroalgues dominent en termes de nombre d'espèces dans les entrées des grottes (23% de la diversité totale) et les éponges dominent dans les zones semi-obscur et sombres (19 % et 22,4 %, respectivement).

En ce qui concerne la macrofaune et la méiofaune, comme pour l'abondance, les quelques études existantes ont donné des résultats contrastés, et donc, les schémas spatiaux de diversité ne peuvent pas être généralisés (voir sous-section 5.4). Les assemblages de macroinvertébrés associés aux éponges et aux hydrozoaires dans les grottes marines de la mer Égée (Gerovasileiou *et al.*, 2016a) et de la mer d'Alboran (Navarro-Barranco *et al.*, 2014), respectivement, ont montré une diminution de la richesse en espèces vers l'intérieur.

4.2.3. Biomasse

Bien que les mesures de la biomasse (c'est-à-dire la quantité en poids de matière vivante par unité de surface) aient rarement été effectuées dans les grottes marines, une forte diminution de l'entrée vers l'intérieur de la grotte a été mise en évidence, de même que la couverture et la diversité biotiques (True, 1970 ; Fichez, 1989, 1990b ; Gili *et al.*, 1986 ; Zabala *et al.*, 1989). Gili *et al.* (1986) ont étudié une grotte à l'aveugle dans les îles Medes (Catalogne, Espagne) et ont constaté que la biomasse, exprimée en poids sec exempt de cendres m⁻², diminuait de l'entrée (0,26 kg·m⁻²) à l'extrémité intérieure (0,08 kg·m⁻²). Les mesures effectuées dans la Grotte des Trémies (Marseille, France) par Fichez (1989), ont montré que de la zone semi-obscur à la zone sombre de la grotte, la biomasse est réduite à moins de 10%. Plus précisément, la biomasse faunistique passe de 3,4 ± 0,4 g·m⁻² à 0,3 ± 0,2 g·m⁻², tandis que la biomasse épifaunistique passe de 305,1 ± 33,6 g·m⁻² à 29,7 ± 22,0 g·m⁻².

4.2.4. Stratification volumétrique

L'augmentation du confinement et l'oligotrophie qui s'ensuit vers les secteurs les plus sombres des grottes entraînent une réduction de la taille et une sélection de groupes morphologiques, avec le remplacement progressif des formes de croissance dressées par des formes incrustées vers l'intérieur (Harmelin *et al.*, 1985 ; Bianchi & Morri, 1994 ; Rastorgueff *et al.*, 2015a ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017). Dans les grottes marines du nord-ouest du bassin méditerranéen, les communautés benthiques sessiles à l'entrée et à la sortie des grottes sont généralement caractérisées par une couche supérieure bien développée, supérieure à un décimètre, avec des espèces de gorgones (e.g., *Eunicella cavolini* et *Paramu-*

ricea clavata) dépassant dans la colonne d'eau même sur plus d'un demi-mètre (Harmelin *et al.*, 1985 ; Morri & Bianchi, 2003). Dans les secteurs semi-obscurs des grottes, la hauteur de la couche supérieure tombe à quelques centimètres, atteignant un maximum de 10-20 cm dans le cas de populations bien développées de corail rouge (*Corallium rubrum*). Dans les secteurs intérieurs des grottes, la communauté benthique peut apparaître en monocouche, même dans le cas d'une couverture de substrat à 100%, mais dans la zone de transition vers la zone sombre, elle peut avoir une épaisseur de quelques centimètres en raison de la formation de nodules bryozoaires (Harmelin *et al.*, 1985 ; Harmelin, 2000 ; Rosso *et al.*, 2019). Enfin, dans une grotte sombre, les communautés sessiles sont pour la plupart incrustées, et la couche supérieure ne dépasse généralement pas 1 cm de hauteur (par exemple les tubes de serpulidés dont le bord terminal part du substrat vers la colonne d'eau afin d'échapper à la stagnation de la couche limite) (Morri & Bianchi, 2003). Dans le bassin méditerranéen oriental, où les grands cnidaires sont généralement absents des zones de grottes extérieures, la couche biotique supérieure peut être formée par des éponges massives/tubulaires et arborescentes (Gerovasileiou *et al.*, 2017).

4.3. A échelle biologique du confinement hydrologique

Les gradients biologiques dans les grottes marines dépendent largement du degré de confinement hydrologique (c'est-à-dire un concept hydrodynamique lié à l'échange d'eau) en relation avec le renouvellement de l'eau et le remplacement des "éléments vitaux" (oligo-éléments, vitamines, etc.) d'origine marine (Harmelin, 1980 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Bianchi & Morri, 1994). En écologie marine, la notion de confinement a connu une résonance beaucoup plus

large parmi les chercheurs qui étudient les écosystèmes côtiers (par exemple, les écosystèmes paraliques/lagunaires) en transition (Guelorget & Perthuisot, 1983, 1992), mais elle a également été introduite et appliquée en écologie des grottes marines. Comme le soulignent Guelorget & Perthuisot (1983, 1992), le confinement est un concept complexe et abstrait, qui ne peut être exprimé quantitativement avec précision sans une unité de mesure. Néanmoins, les mêmes auteurs soulignent que le confinement exprime en fin de compte un concept de nature hydrodynamique, et qu'il dépend donc principalement de la vitesse du courant et du renouvellement de l'eau.

Comme pour les écosystèmes côtiers de transition, une échelle de confinement a été définie pour les grottes marines, en tenant compte de trois paramètres principaux : (1) la composition, en référence aux groupes trophiques et aux formes de croissance dominantes ; (2) l'organisation spatiale, et surtout la présence d'une couche supérieure ; (3) la couverture biotique totale du substrat. Bianchi & Morri (1994) ont réalisé un premier test de l'échelle de confinement biologique dans la Grotte del Bue Marino de l'île de Gorgona (Livourne, Italie), deux grottes parallèles au développement essentiellement sub-horizontale. Les caractéristiques morphologiques de ces grottes, et en particulier le fait qu'elles présentent toutes deux un développement linéaire simple et une forme aveugle, peuvent être considérées comme des "conditions paradigmatiques" de confinement hydrologique. En outre, le fait qu'il s'agisse de deux cavités "jumelles" adjacentes a semblé avantageux pour comparer directement la zonation biologique observée. Dans les deux cavités, un gradient marqué de réduction de la couverture biologique de l'extérieur vers l'intérieur a été observé. Six zones bionomiques ont été identifiées sur une base

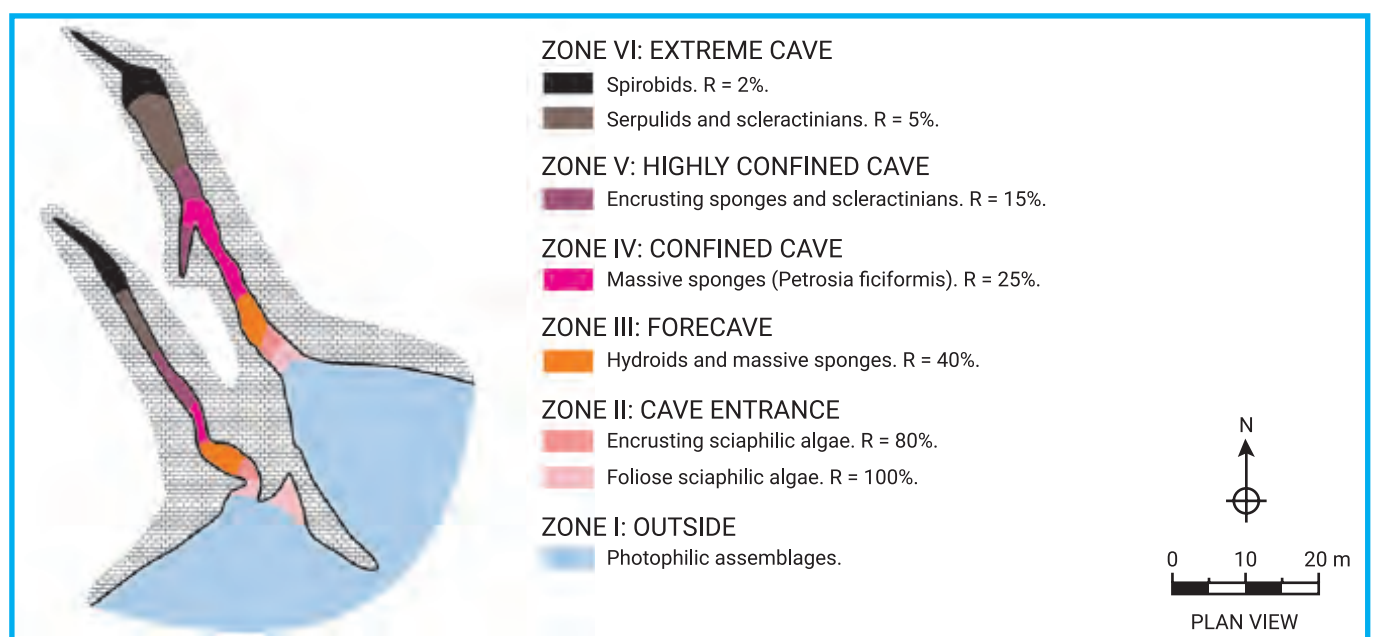


Fig. 4.1. Principaux assemblages biologiques dans la Grotte del Bue Marino (île de Gorgona, Italie) et leur zonage selon le gradient de confinement. R : pourcentage de couverture biologique du substrat. D'après Bianchi & Morri (1994).

physiognomique, indiquées par des chiffres romains (Fig. 4.1) :

- **La zone I** correspond à la "périphérie" de l'écosystème des grottes marines, constituée par les assemblages externes se développant à proximité de l'entrée de la grotte. La communauté est multicouche, avec la présence d'une couche supérieure et d'une couverture biologique élevée.
- **La zone II** est située à l'entrée de la cavité. La structure de la communauté y est moins complexe que celle de la zone précédente, à laquelle elle reste bionomiquement liée, mais la couverture est encore élevée. Dans certains cas, elle peut être considérée comme une enclave de biocénoses sciaphiles plus profondes.
- **Dans la zone III**, peu après l'entrée, les macroalgues disparaissent et les assemblages acquièrent la "physionomie caverneuse" typique, apparaissant sensiblement différente de celle de l'extérieur en termes de composition et d'organisation spatiale. Cependant, le renouvellement de l'eau est encore élevé, et les effets du confinement ne sont donc pas reconnaissables. Les éléments les plus caractéristiques de cette zone sont les filtres passifs dressés (par exemple, les hydroïdes et les octocoraux) qui dominent ou recouvrent un assemblage constitué principalement de formes massives, avec des éponges, des ascidies et des bivalves. La couverture peut diminuer jusqu'à environ 40 % du substrat dur.
- **La zone IV** représente la partie confinée de la grotte où la couverture diminue généralement. Les filtres passifs sont absents et donc, la couche supérieure est complètement absente. Le substrat est principalement occupé par des éponges massives ou sub-massives.
- **La zone V** comprend des secteurs plus confinés de la grotte où la couverture biotique est bien inférieure à 100 % et où la communauté benthique est composée d'une seule couche mince d'organismes principalement incrustants (éponges, bryozoaires, serpulidés et scléractiniaires).

- **La zone VI** est très confinée et la couverture biotique est inférieure à 10 % et peut être encore réduite dans les parties terminales de la grotte, composées principalement de serpulidés, de quelques scléractiniaires et de très peu d'éponges.

Grâce à l'étude de nombreuses grottes, différentes en taille, profondeur et topographie, dans plusieurs secteurs de la Méditerranée (mer Ligurienne, mer Tyrrhénienne, Sardaigne et canal de Sicile) et à une comparaison avec certaines grottes extra-méditerranéennes (Maldives, océan Indien), Bianchi & Morri (1994) ont développé une échelle de confinement comprenant 6 degrés :

- **Degré 0** - L'environnement extérieur, situé en amont de la zone I.
- **Degré 1** - L'entrée de la grotte, qui est une zone de transition entre les zones I et II, marquée par la simplification de la structure d'assemblage, notamment par la réduction de la couche supérieure.
- **Degré 2** - La modification radicale de l'assemblage (disparition des macroalgues), qui commence à présenter une physionomie typique de la grotte (entre les zones II et III).
- **Degré 3** - Disparition ou diminution importante des filtres passifs, en particulier ceux qui sont dressés (entre les zones III et IV).
- **Degré 4** - Disparition ou diminution sévère des formes massives (entre les zones IV et V).
- **Degré 5** - Disparition des formes encroûtantes (entre les zones V et VI).
- **Degré 6** - Disparition de la faune sessile.

Les grottes marginales (Riedl & Ozretic, 1969) et ancialines (Stock *et al.*, 1986), qui n'ont pas de lien direct avec la mer, sont caractérisées par des conditions très confinées, au-delà du sixième degré de confinement de l'échelle ci-dessus.



Leopard-spotted goby (*Thorogobius ephippiatus*) and mysids on a muddy cave bed.
© V. Gerovasileiou



Semi-dark cave assemblage with red coral facies (*Corallium rubrum*), scleractinian corals and sponges (e.g. *Petrosia ficiformis*).
© V. Gerovasileiou

5. BIONOMIE

5.1. Cadrage bionomique et hétérogénéité

Dans les grottes marines, les gradients environnementaux sont spectaculaires (Morri *et al.*, 1994a) : en quelques mètres, il y a des variations de lumière, de mouvement d'eau et d'apport trophique, qui, dans le milieu extérieur, peuvent se produire en quelques dizaines, voire centaines de mètres (Sarà, 1978 ; Bianchi, 1994). Comme expliqué dans le chapitre précédent, ces gradients environnementaux génèrent une zonation marquée des communautés de grottes, et donc les espèces ne sont pas distribuées de façon homogène à l'intérieur des grottes, mais préfèrent généralement des secteurs distincts (Bianchi *et al.*, 1996 ; Bianchi & Morri, 1999).

Les scientifiques autrichiens et français sont parmi les premiers à s'être engagés à définir la typologie et la distribution des zones biologiques à l'intérieur des grottes marines méditerranéennes (voir chapitre 3), et deux modèles de zonation biologique ont donc été proposés (Riedl, 1959b ; Pérès & Picard, 1964). Cependant, il convient de souligner que la définition des zones biologiques dans les grottes marines est principalement basée sur les communautés de substrat dur. Les communautés fauniques vivant dans les sédiments qui recouvrent parfois le sol des grottes sont généralement pauvres et n'ont pas été étudiées de manière approfondie (Monteiro-Marques, 1981).

Outre les modèles et tendances généraux concernant la zonation écologique, la variabilité à petite échelle peut être si élevée que, dans certains cas, l'hétérogénéité entre les parois opposées ou les sites proches au sein d'une grotte peut être plus importante qu'entre les grottes proches ayant une morphologie similaire (Bussotti *et al.*, 2006 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016). Ce comportement idiosyncrasique, également appelé "individualité", a été attribué à la (micro-) topographie spécifique des grottes et aux gradients environnementaux associés ainsi qu'aux modifications de l'approvisionnement trophique ou larvaire (Riedl, 1966 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1997 ; Martí *et al.*, 2004a ; Bussotti *et al.*, 2006 ; Gerovasileiou *et al.*, 2013, 2017 ; Sempere-Valverde *et al.*, 2019). La présence de micro-habitats et de caractéristiques uniques (par exemple, des sources sulfureuses, des sources d'eau douce, des bioconstructions et des ouvertures secondaires) à l'intérieur des grottes pourrait encore accroître l'hétérogénéité, car elles abritent souvent des communautés distinctes et des espèces rares (Bussotti *et al.*, 2006 ; CAR/ASP - Environnement des Nations Unies / MAP & OCEANA, 2017).

Depuis que les premières études écologiques et bionomiques dans les grottes marines

méditerranéennes ont eu lieu principalement dans le nord-ouest de la Méditerranée (voir chapitre 3), les premières descriptions bionomiques des chercheurs pionniers ont largement reflété les conditions et les connaissances régionales. L'exploration progressive des grottes marines vers les secteurs insulaires, méridionaux et orientaux du bassin méditerranéen, a permis d'établir des comparaisons, révélant une hétérogénéité biogéographique non négligeable, plusieurs taxons ayant une aire de répartition restreinte ou étant communs dans certaines zones mais absents dans d'autres (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; Bussotti *et al.*, 2015 ; Gerovasileiou *et al.*, 2015a).

5.2. Les zones biotiques de Riedl

Riedl (1959b, 1966) a étudié des grottes marines de différentes morphologies dans la mer Tyrrhénienne (golfe de Naples) et les côtes adriatiques (Croatie), et a proposé un schéma de zonage biologique, basé sur la distribution des hydroïdes, des macroalgues et la physionomie générale des assemblages. Plus précisément, il a distingué les 6 zones biotiques suivantes (Fig. 5.1) : (I) *Phytal-Schattengebiet* (zone phytale ombragée) ; (II) *Höhlen-Eingangsgebiet* (zone d'entrée de la grotte) ; (III) *vordere Bestandsgebiete* (zone de grotte antérieure) ; (IV) *zentrale Bestandsgebiete* (zone de grotte centrale) ; (V) *hintere Bestandsgebiete* (zone de grotte postérieure) ; et (VI) das "*leere Viertel*" (le "quartier vide" - une zone presque azoïque).

Dans la zone phytale, l'abondance des algues diminue parallèlement à la diminution de la lumière, tandis que la faune sessile domine vers l'intérieur. La zonation des différents groupes fauniques dépend principalement des gradients de lumière et de mouvement de l'eau dans la zone d'entrée et dans la zone antérieure de la grotte. Pour la majorité des groupes, l'abondance est plus élevée dans la zone centrale de la grotte, mais elle est également fortement influencée par l'inclinaison du substrat. Dans la zone postérieure, dans l'obscurité totale et les eaux calmes, l'inclinaison du substrat (et donc la sédimentation) constitue un facteur important. Enfin, le "quartier vide", se caractérise par l'absence quasi totale de faune, la roche nue et la grande distance de l'entrée : son existence est déterminée par la rareté des réserves alimentaires, la détérioration de la qualité de l'eau et par d'éventuelles infiltrations d'eau douce.

En comparant différentes grottes marines, trois aspects principaux ont été considérés comme importants pour déterminer la zonation des zones biotiques : la profondeur, la taille et la forme de la grotte. En ce qui concerne la profondeur, les grottes d'eau profonde présentent une diminution marquée de la flore et de la faune, une concentration de la faune près de l'entrée, tandis que le "quartier vide" est plus étendu que dans

les grottes peu profondes. Il est également possible d'observer la réduction de l'assemblage phytal et des changements dans la composition des assemblages internes. En ce qui concerne la taille de la grotte, le "quartier vide" est plus grand dans les grandes grottes, alors qu'il est plus petit ou absent dans les petites grottes.

Cependant, selon Riedl, le facteur le plus important pour la distribution du biote est la forme des grottes. Les limites et l'étendue des différentes zones dépendent des caractéristiques topographiques de chaque grotte (par exemple, le rapport entre la largeur de l'entrée et la longueur de la grotte, l'inclinaison du substrat à l'entrée de la grotte et le nombre d'entrées), qui affectent les gradients de lumière et le confinement de l'eau le long de la grotte. Le schéma de zonage ci-dessus est typique des grottes à parois aveugles, mais peut ne pas s'appliquer aux grottes de morphologie différente. Par exemple, les zones ci-dessus ont généralement tendance à se déplacer vers l'extérieur à mesure que la profondeur augmente (figure 5.1). Dans les grottes en forme de tunnel, où le mouvement de l'eau est constant, mais où la lumière peut être très variable, il est difficile d'identifier un schéma de zonage clair et certaines zones peuvent être absentes.

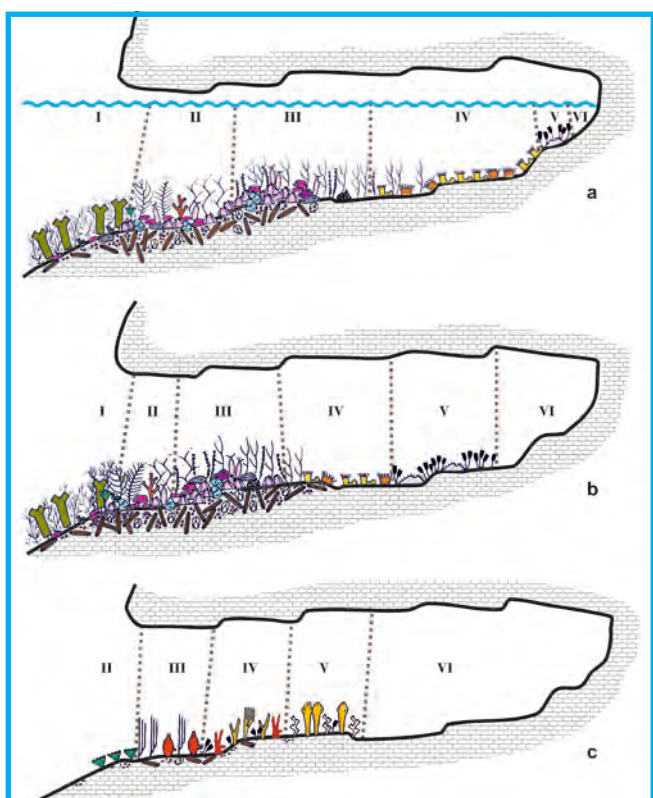


Fig. 5.1. Zonation écologique dans les grottes submergées peu profondes (A) et profondes (B) selon Riedl (1966). Les zones intérieures peuvent être présentes plus près de l'entrée de la grotte lorsque la profondeur augmente (B). I : Zone d'ombre dominée par les algues, II : zone d'entrée, III : zone antérieure, IV : zone centrale, V : zone postérieure, et VI : zone azoïque.

Riedl a remarqué que des assemblages benthiques similaires à ceux des grottes se trouvent également à l'extérieur, sous les toits et les surplombs, ce qui indique le rôle pivot du facteur lumière. L'exposition à la lumière d'une grotte marine est influencée par cinq facteurs : (1) l'éclairage de surface ; (2) la profondeur ; (3) l'orientation par rapport aux points cardinaux ; (4) l'angle de l'entrée ; et (5) l'inclinaison. La lumière agit sur les assemblages de la grotte à la fois directement et indirectement, favorisant la croissance des algues. Selon Riedl (1966), la limite pour le développement des algues est d'environ 0,5-1 % de l'éclairement de la surface. Les observations et mesures effectuées par Southward *et al.* (1996) à l'entrée de la Grotte Azzurra de Capo Palinuro, indiquent qu'avec une lumière égale à 17% de celle de surface, les assemblages sont encore dominés par des algues photophiles, en particulier par des Phéphytes (*Dictyota*) ; à 3%, l'assemblage devient sciaphilique, dominé par des Rhodophycées (*Peyssonnelia* et des algues corallines encroûtantes), alors qu'en dessous de 0.8 %, l'assemblage est exclusivement constitué d'animaux sessiles, avec des éponges, des hydroïdes, des scléractiniaires, des bryozoaires et des ascidies coloniales.

L'intensité du mouvement de l'eau en un point précis d'une grotte dépend de quatre facteurs : (1) l'exposition et le profil de la côte ; (2) la profondeur ; (3) la forme et (4) la nature du substrat. Le développement des assemblages de grottes nécessite une agitation de l'eau ne dépassant pas 2 à 10 % de celle de la surface. Les zones biotiques peuvent être plus ou moins étendues près de l'entrée de la grotte selon la profondeur et la forme de la cavité. La forme, en particulier, peut accélérer (rétrécissement) ou ralentir (élargissement) le mouvement de l'eau, ce qui se reflète sur la distribution des espèces indicatrices (par exemple les hydroïdes) ou sur les formes d'érosion. La nature du substrat peut également jouer un rôle important dans les parties intérieures de la grotte.

5.3. Les biocénoses cavernueuses semi-obscures et sombres de Pères et Picard

Dans le très influent "Nouveau manuel de bionomie benthique", qui résume et actualise les connaissances existantes sur les communautés benthiques méditerranéennes, Pères & Picard (1964) distinguent trois biocénoses principales se développant le long de l'axe horizontal de la grotte (Fig. 5.2) : la biocénose coralligène (C), qui peut souvent se développer à l'entrée de la grotte⁶ ; la biocénose des grottes semi-obscures (GSO), qui se développe dans la partie semi-obscur des grottes et qui est caractérisée par une croissance animale luxuriante et colorée (principalement des invertébrés filtreurs sessiles, par ex. éponges et anthozoaires)⁷ ; la biocénose des grottes et boyaux à obscurité totale (GO), qui se

⁶ Pour un examen approfondi de la biocénose coralligène méditerranéenne, voir Ballesteros (2006).

⁷ On peut reconnaître dans certaines grottes un assemblage transitoire entre les biocénoses des cavernes semi-obscures et sombres.

développe dans les grottes complètement obscures et se caractérise par un biote sessile peu abondant (par exemple des serpulidés) sur la roche presque nue, ainsi que par des poissons et crustacés mobiles. Le cadre ci-dessus est le plus largement suivi et accepté

à ce jour. Une description actualisée des biocénoses des grottes semi-obscurées et sombres, basée sur les données actuelles de différentes zones méditerranéennes, est présentée ci-dessous.

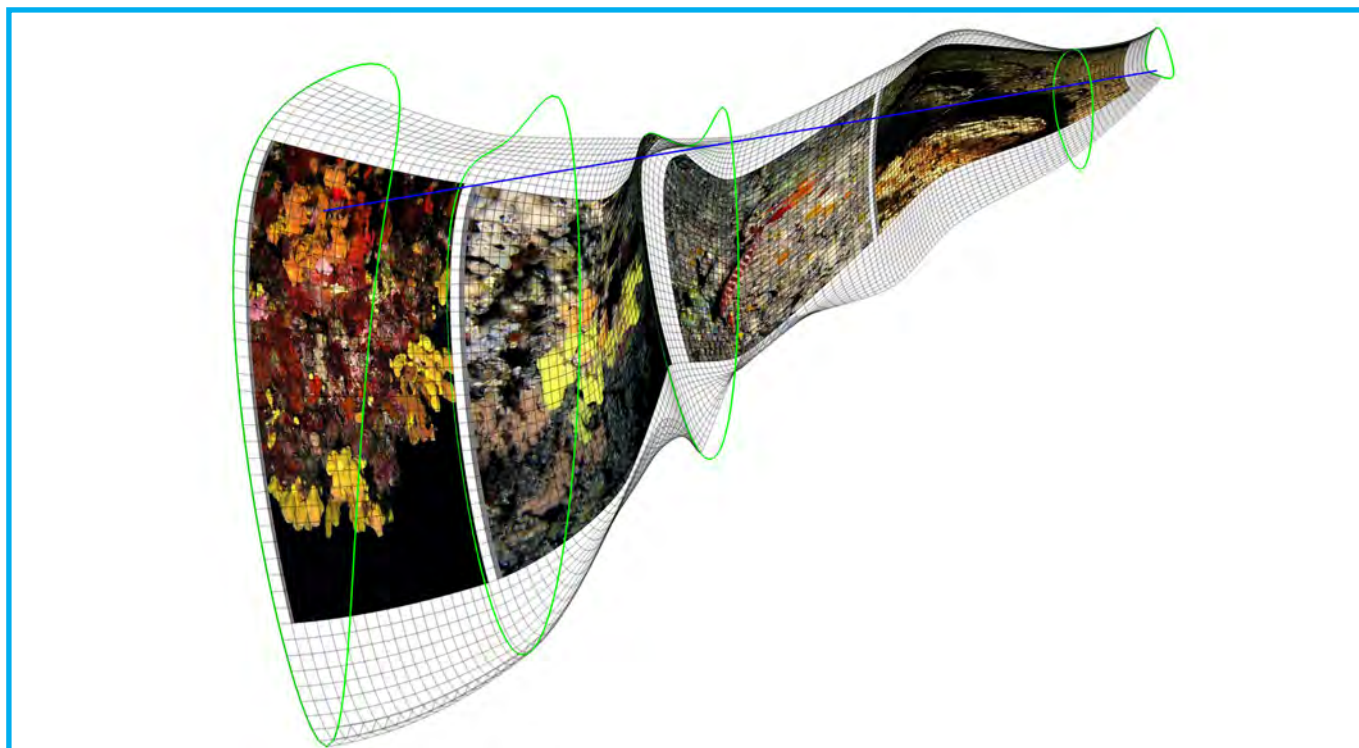


Fig. 5.2. Zonation écologique dans une grotte à l'aveugle (24-40 m de profondeur, grotte d'Agios Vasilios, île de Lesbos, Grèce), représentée sur un modèle tridimensionnel. Des images représentatives de différentes communautés sont superposées sur le modèle de la grotte. De gauche à droite, la biocénose coralligène de l'entrée de la grotte est progressivement remplacée par les biocénoses intermédiaire, semi-obscurée et intérieure sombre de la grotte, respectivement, dominées par les animaux. La couverture biotique diminue et les formes de croissance dressées (par exemple les éponges, les bryozoaires et les coraux) sont remplacées par des éponges et des serpulides incrustés. Les cercles verts représentent des coupes transversales de la grotte, ce qui donne une perspective tridimensionnelle au modèle. La ligne bleue représente l'axe de la grotte du début à la fin (22 m de long). La visualisation a été réalisée avec le logiciel "cavetopo" (Gerovasileiou *et al.*, 2013). Pour une description détaillée des communautés benthiques sessiles dans cette grotte, voir Gerovasileiou & Voultsiadou (2016), Gerovasileiou *et al.* (2017), Sanfilippo *et al.* (2017), et Rosso *et al.* (2019).

5.3.1. La biocénose des grottes semi-obscurées

On la trouve généralement à l'entrée des grottes (ou à proximité) et même sous des cavernes et des surplombs qui, d'un point de vue topographique, ne seraient pas considérés comme de véritables grottes. La distinction entre la biocénose GSO et celle du coralligène, auquel elle était autrefois assimilée (voir chapitre 3), est due à Laborel (1960, 1961), qui a été le premier à en souligner l'originalité. La particularité de cette biocénose est qu'elle est dominée par des animaux sessiles (par exemple les éponges, les anthozoaires et les bryozoaires), bien que certaines macroalgues sciaphiles (par exemple le chlorophyte *Palmophyllum crassum* et certains rhodophytes encroûtants) puissent occasionnellement être présentes dans certaines grottes.

Les espèces d'éponges⁸ les plus fréquemment observées dans la biocénose des grottes semi-obscurées sont *Agelas oroides*, *Petrosia ficiformis*,

Spirastrella cunctatrix, *Chondrosia reniformis* et *Phorbas tenacior*. Certaines éponges (e.g., *P. ficiformis* et *C. reniformis*) peuvent être souvent décolorées en raison de l'effet de la diminution de la lumière sur les cyanobactéries qui leur sont associées. L'éponge *Aplysina cavernicola* a également été décrite comme une espèce typique de cette biocénose dans le nord-ouest du bassin méditerranéen (Vacelet, 1959). Les éponges de la classe des Homoscleromorpha (par exemple *Oscarella* spp. et *Plakina* spp.) peuvent également avoir une couverture considérable dans certaines grottes (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016 ; Grenier *et al.*, 2018).

Trois faciès anthozoïques ont été enregistrés dans la biocénose des grottes semi-obscurées (principalement sur les plafonds et les surplombs) (Pérès, 1967 ; Zibrowius, 1978) : (i) des faciès de scléractiniaires, tels que *Leptopsammia pruvoti*, *Madracis pharensis*

⁸ Espèces signalées dans un nombre considérable de grottes semi-obscurées, à l'échelle de la Méditerranée, selon les données de la base de données sur la biodiversité des grottes marines méditerranéennes de Gerovasileiou & Voultsiadou (2012, 2014). L'ordre des espèces est présenté dans un nombre décroissant d'enregistrements. Chaque enregistrement représente l'occurrence dans la zone semi-obscurée d'une grotte différente de la mer Méditerranée.

(très abondant en Méditerranée orientale), *Hoplangia durotrix*, *Polycyathus muelleriae*, *Caryophyllia inornata* et *Astroides calycularis* (principalement dans les zones méridionales de la Méditerranée occidentale) ; (ii) le faciès du corail rouge *Corallium rubrum* qui est plus commun dans le nord-ouest de la Méditerranée mais que l'on trouve dans les eaux plus profondes (moins de 50 m) dans le bassin nord-est ; et (iii) le faciès de *Parazoanthus axinellae*, qui peut être commun près de l'entrée ou dans des tunnels semi-obscurs à hydrodynamique élevée (plus commun dans la mer Adriatique).

Des faciès de bryozoaires dressés (par exemple *Adeonella* spp. et *Reteporella* spp.) se développent souvent dans cette biocénose (Pérès, 1967 ; Ros *et al.*, 1985). Enfin, les faciès d'appauvrissement sont nombreux : leur composition varie en fonction de la nature du facteur générant l'appauvrissement des assemblages (ex. : mouvement intense de l'eau). Par exemple, si la grotte est trop peu profonde, de nombreuses espèces caractéristiques de cette biocénose peuvent être absentes, et les hydroïdes (par exemple *Eudendrium armatum*) sont particulièrement développés. Des taux de sédimentation élevés, entraînant un excès de boue, peuvent conduire à la dominance d'éponges dressées (en particulier *Axinella* spp.).

5.3.2. La biocénose des grottes sombres

Cette biocénose se développe dans les secteurs intérieurs des grottes à fond perdu. Le passage d'une biocénose de grotte semi-obscure à une biocénose de grotte sombre se manifeste par une forte diminution

de la couverture biotique, de la richesse des espèces, de la biomasse, de la complexité tridimensionnelle (c'est-à-dire le remplacement des formes de croissance dressées par des formes incrustées) (Fig. 5.3), et l'apparition d'une couche minérale noire d'oxydes de Mn-Fe sur le substrat (Pérès, 1967 ; Harmelin *et al.*, 1985). Laborel & Vacelet (1959) ont décrit une zone de transition entre les biocénoses GSO et GO, où les éponges et les scléactiniaires sont encore abondantes mais où la couverture biotique diminue, et où un revêtement noir apparaît sur la roche. Des formations de bryozoaires nodulaires et en forme de crête (Fig. 5.3) se développent souvent dans cette zone de transition (Harmelin, 1985 ; Harmelin *et al.*, 1985), bien que dans certains cas elles soient présentes dans la biocénose des grottes sombres (Balduzzi *et al.*, 1989). Bianchi *et al.* (1986), ont décrit les espèces les plus importantes de cette zone dans la Grotta Marina de Bergeggi (Italie).

Harmelin *et al.* (1985) ont également remarqué que la biocénose GO pouvait être subdivisée en deux zones, caractérisées par une couverture biotique différente (50-80% et 10-40%, respectivement), tandis que dans les grottes ancialines, deux zones supplémentaires peuvent se présenter (c'est-à-dire la première habitée uniquement par des éponges de petite taille et des serpulidés épars et la zone terminale où la faune sessiles disparaît). Cependant, ils ont souligné que la morphologie des grottes influence largement les schémas de zonage, et donc que la couverture biotique dans les grottes en forme de tunnel avec un mouvement d'eau constant pourrait atteindre 100% même dans la zone totalement obscure.

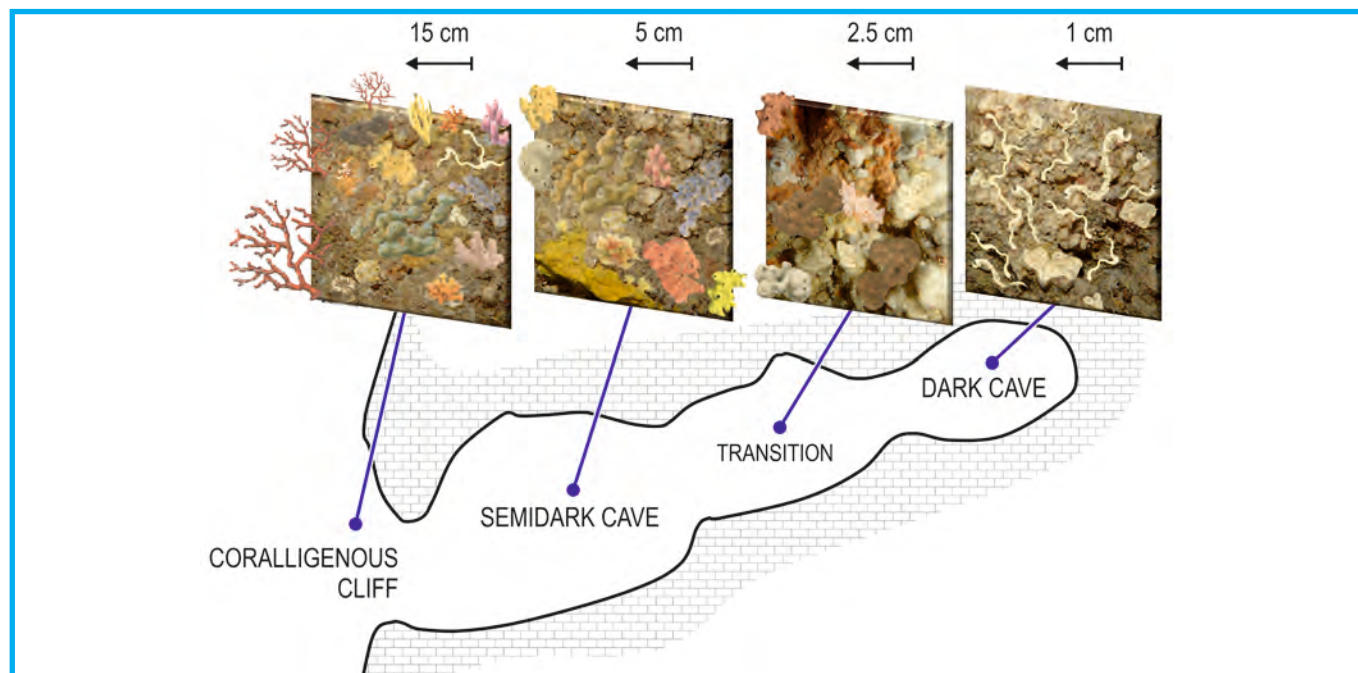


Fig. 5.3. Zonage écologique dans une grotte marine, illustrant : (1) la biocénose coralligène de l'entrée de la grotte, (2) la biocénose des grottes semi-obscurées, (3) une zone de transition où se développent les nodules bryozoaires, et (4) la biocénose des grottes obscures. Une diminution marquée de la complexité tridimensionnelle, de la biomasse, de la couverture biotique et de la diversité est évidente (d'après Harmelin *et al.*, 1985).

Nous tenons à remercier Francisco Sedano pour avoir préparé une première version de la figure 5.3 et Toni Llobet pour avoir cordialement autorisé l'utilisation de ses dessins originaux pour la même figure.

La communauté benthique dans les secteurs sombres des grottes est généralement peu colonisée par les éponges, les polychètes serpulides, les bryozoaires et les brachiopodes (Pérès, 1967). Les éponges les plus communes sont *Petrosia ficiformis* (généralement décolorée), *Petrobiona massiliana* (plus commune en Méditerranée occidentale), *Chondrosia reniformis* (généralement décolorée), *Diplastrella bistellata*, *Penares* spp. et *Haliclona mucosa* (Pérès, 1967 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012). Certaines espèces d'eau profonde ont été enregistrées dans des grottes sombres sublittorales, quelle que soit leur profondeur, comme l'éponge hexactinellide (de verre) *Oopsacas minuta*, qui a été signalée dans des grottes de Marseille et de Croatie (Harmelin *et al.*, 1985 ; Vacelet *et al.*, 1994 ; Bakran-Petricioli *et al.*, 2007).

Les polychètes serpulidés sont parmi les taxons les plus dominants dans la biocénose des grottes sombres, les espèces typiques étant *Serpula cavernicola* et *Spiraserpula massiliensis* (Zibrowius, 1968 ; Sanfilippo & Mollica, 2000 ; Bianchi & Sanfilippo, 2003). L'espèce *Protula tubularia* forme souvent des agrégats qui servent de base à la création de bioconstructions sous forme de "biostalactites". Ces derniers sont construits par des serpulides, des éponges, des bryozoaires, des foraminifères et des micro-organismes carbonatogènes (Sanfilippo *et al.*, 2015). À ce jour, des biostalactites ont été découverts dans des grottes sombres des Pouilles (Onorato *et al.*, 2003 ; Belmonte *et al.*, 2009), de Sicile (Guido *et al.*, 2012, 2013 ; Sanfilippo *et al.*, 2015), de Chypre (Guido *et al.*, 2017a) et de Grèce (Sanfilippo *et al.*, 2017 ; Guido *et al.*, 2019a,b).

Un autre type caractéristique de bioconstructions a la forme de petits nodules et de crêtes sub-parallèles (environ 2-3 cm de hauteur), qui sont souvent présents dans la zone de transition entre les biocénoses des grottes semi-obscurées et sombres, et parfois plus loin dans les zones sombres des grottes. Ces formations résultent de la concrétion de plusieurs bryozoaires (par exemple *Onychocella marioni* et *Hippaliosina depressa* - ce dernier principalement en Méditerranée orientale) et d'autres taxons encroûtants (par exemple coraux, brachiopodes, serpulidés et foraminifères agglutinés), créant une microstratification verticale (Harmelin *et al.*, 1985 ; Rosso *et al.*, 2019). De telles formations ont été décrites dans les grottes marines de Marseille (Harmelin, 1985, 2000, 2003), de Sicile (Rosso *et al.*, 2013b, 2015) et des îles grecques des mers Égée et Ionienne (Rosso *et al.*, 2019 ; Gerovasileiou, données non publiées), ces dernières étant de taille plus réduite que celles de Marseille. Les brachiopodes (par exemple *Joania cordata*, *Argyrotheca cuneata* et *Novocrania anomala*) sont communs dans les grottes sombres (Logan *et al.*, 2004). L'espèce *N. anomala* est souvent présente en grand nombre, cimentée sur les parois et les plafonds des grottes (Logan *et al.*, 2004 ; Radolović *et al.*, 2015 ; Rosso *et al.*, 2019), faisant parfois partie des bioconstructions susmentionnées.

Plusieurs espèces mobiles trouvent souvent refuge dans des grottes sombres, comme les mysidacés *Hemimysis margalefi* et *H. speluncola*, les décapodes *Stenopus spinosus*, *Palinurus elephas*, *Plesionika narval* (plus fréquent dans les régions du sud et de l'est de la Méditerranée), *Galathea strigosa* et *Herbstia condyliata*, et les espèces de poissons *Apogon imberbis* et *Grammonus ater* (Pérès, 1967 ; Ros *et al.*, 1985, Bussotti *et al.*, 2015 ; Gerovasileiou *et al.*, 2015b).

5.4. Communautés de substrat mou

Les sédiments des grottes sont généralement boueux, ressemblant ainsi à certains fonds meubles profonds (circalittoraux ou bathyaux), mais ils comprennent souvent une fraction grossière, soit minérale, venant de l'extérieur, soit biogène, provenant de fragments de squelettes et de coquilles calcaires des organismes tombés (e.bryozoaires, scléractiniaires, serpulidés, brachiopodes et mollusques) présents sur les parois et le plafond des grottes (Monteiro-Marques, 1981 ; Bianchi & Morri, 2003 ; Rosso *et al.*, 2013a). Dans la Grotta Marina de Bergeggi (Italie), par exemple, les sédiments sont essentiellement constitués de gravier près de l'extérieur et dans les secteurs en forme de tunnel, et de sable fin et de boue dans les secteurs plus internes et terminaux (Bianchi *et al.*, 1986). Ainsi, les sols des grottes peuvent représenter une enclave de fond mou au sein du système côtier rocheux.

Cependant, les communautés de substrats mous des fonds de grottes marines méditerranéennes n'ont pas été étudiées aussi intensivement que celles des substrats durs, et il existe très peu d'informations sur leur composition ou leurs affinités avec leurs homologues vivant à l'extérieur des grottes. Un récent aperçu de 307 études sur les grottes marines méditerranéennes a montré que seulement 15 % d'entre elles fournissaient - au moins - quelques informations sur la biodiversité des substrats mous (y compris des enregistrements d'espèces uniques, par exemple *Cerianthus membranaceus*) (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2014). Selon le même aperçu, un total de 332 taxons a été enregistré dans les sédiments des grottes, principalement des bryozoaires (79 taxons sur des fragments détachés, comprenant probablement du matériel non vivant), des polychètes (59 taxons), des bivalves (48 taxons, bien qu'il n'ait pas toujours été précisé s'ils étaient trouvés vivants ou morts), des amphipodes (33 taxons), des tardigrades (31 taxons), des copépodes (23 taxons) et des Gastrotricha (16 taxons).

Un petit nombre d'études ont porté spécifiquement sur la structure de la faune des sédiments mous dans les grottes marines de France, d'Italie et d'Espagne (Monteiro-Marques, 1981 ; Akoumianaki & Hughes, 2004 ; Todaro *et al.*, 2006 ; Navarro-Barranco *et al.*, 2012, 2013a,b, 2014 ; Janssen *et al.*, 2013). Les études ci-dessus ont montré que la structure des communautés de fond mou à l'intérieur des grottes marines est difficile à prévoir ou à généraliser.

5.4.1. Macrobenthos

Monteiro-Marques (1981) a étudié la macrofaune des sédiments mous dans trois grottes de la région de Marseille (Grotte du Figuier, Grotte des Trémies et Grotte de Jarre) et a trouvé 27 espèces (11 polychètes, 10 mollusques, 3 sipunculien, 2 échinodermes et 1 crustacé). Il est intéressant de noter que l'espèce la plus abondante était le sipunculide *Onchnesoma steenstrupii*, autrement signalé dans les boues bathyales. L'assemblage était caractérisé par des espèces liées à des sédiments hétérogènes, riches en éléments grossiers, comme le bivalve *Gouldia minima* et le polychète *Aponuphis bilineata*. Cependant, l'abondance de plusieurs taxons indicateurs de conditions environnementales instables a été notée, comme le bivalve *Corbula gibba* et les polychètes *Spio multioculata* et *Lumbrineris latreilli*.

Akoumianaki & Hughes (2004) ont étudié la distribution de la macroinfauna dans une grotte très particulière, la Grotta Azzurra de Capo Palinuro (Italie). Sa particularité provient à la fois de la présence de sources hydrothermales sulfureuses, principalement situées dans la chambre noire intérieure (connue sous le nom de "Sala della Neve" = Salle de la Neige) de la grotte (Southward *et al.*, 1996) et de l'échange effectif d'eau rendu possible par les grandes dimensions et la largeur des entrées (Bianchi *et al.*, 1998 - voir chapitre 4). Un total de 97 espèces a été enregistré, en particulier 55 polychètes, 17 mollusques, 12 crustacés, 4 sipunculides, 2 échinodermes et 7 autres taxons (Anthozoa, Oligochaeta, Nemertea, Pycnogonida, Enteropneusta, Brachiopoda et Ascidiacea). Dans toutes les stations d'échantillonnage, les polychètes dominent en termes d'abondance et de richesse des espèces. Les espèces les plus abondantes dans les sédiments des grottes étaient le polychète *Levinsonia gracilis* (62%), le sipunculide *Onchnesoma steenstrupii* (14,6%), le polychète *Paradoneis lyra* (7,2%) et l'ophiuride *Amphiura chiajei* (4,9%). La richesse et la densité des espèces varient selon les secteurs de la grotte, ce qui indique des différences à une échelle de quelques mètres. Cependant, il n'y a pas eu de déclin net vers l'intérieur de l'abondance, de la biomasse ou de la diversité, ce qui suggère que les apports chimiosynthétiques dans la chambre intérieure de la grotte (Salle de la Neige) fournissent un apport trophique supplémentaire, ayant ainsi un effet positif sur les assemblages benthiques. La présence de taxons considérés comme des indicateurs d'instabilité environnementale en grande abondance (par exemple les polychètes *P. lyra*, *L. gracilis* et plusieurs espèces de la famille des Capitellidae, et les bivalves *Corbula gibba* et *Thyasira flexuosa*) indiquait un excès d'enrichissement en matière organique, de même que les sédiments des grottes marines de Marseille (Monteiro-Marques, 1981).

En plus de l'infauna, une épifaune abondante (fixe ou sédentaire) a été trouvée dans la chambre des neiges, comme le mollusque bivalve *Pinna nobilis*, les

polychètes tubicoles *Phyllochaetopterus socialis* et *Sabella pavonina*, les échinodermes *Antedon mediterranea*, *Stylocidaris affinis* et *Ophioderma longicaudum* (Bianchi & Morri, 2003). Bianchi *et al.* (1994) ont suggéré que cette abondance inhabituelle d'épifaune filtreuse ou détritivores était liée à la production chimiosynthétique par les bactéries du soufre dans cet environnement particulier.

Certains grands anthozoaires tubicoles ou fousseurs peuvent également être courants sur les fonds sédimentaires des grottes marines (Morri *et al.*, 1991). *Cerianthus membranaceus* est connu dans plusieurs grottes méditerranéennes. *Arachnanthus oligopodus* a été signalé dans la Grotta delle Corvine, dans le Salento (Denitto *et al.*, 1999). Une population d'*Halcampoides purpureus* est connue dans la grotte de Cala di Mitigliano, dans la mer Tyrrhénienne (Boero *et al.*, 1991).

Les études les plus récentes sur la macrofaune des substrats mous dans les grottes marines de la Méditerranée ont eu lieu sur les côtes de Grenade (mer d'Alboran, Espagne). Navarro-Barranco *et al.* (2013a,b, 2014) ont étudié six grottes couvrant une large gamme de profondeurs (6-30 m), et ont comparé la faune de crustacés dans les sédiments de l'intérieur des grottes et des sites externes adjacents. Aucune des espèces n'a montré une préférence significative pour les stations de grottes, bien que les amphipodes du genre *Harpinia* aient dominé à l'intérieur des grottes marines. Dans toutes les grottes, les sédiments externes étaient plus riches en espèces et une baisse significative des valeurs de diversité a été constatée à l'intérieur des grottes. Cependant, ce n'était pas le cas pour l'abondance, qui ne diminuait que dans les grottes plus profondes, alors que dans les grottes moins profondes, le nombre d'individus était plus faible à l'extérieur des grottes. Cela est peut-être lié au fait que les grottes peu profondes offrent un environnement plus stable, protégé des vagues, des vents et des tempêtes qui affectent les sites extérieurs exposés. En outre, alors que la structure de l'assemblage de crustacés dans les sites externes était assez similaire (47,4% de similarité Bray-Curtis), les sites de grottes internes ont montré une grande variabilité et une forte individualité (4,9% de similarité Bray-Curtis), ce qui suggère que ces assemblages sont influencés par de nombreux facteurs complexes (par exemple la granulométrie des sédiments, la concentration en métaux lourds, la matière organique et la concentration en azote).

5.4.2. Meiobenthos

Le Meiobenthos a été rarement étudié dans les grottes marines de la Méditerranée. Plus précisément, seules trois études ont porté sur la variabilité spatiale de la méiofaune, sur des substrats mous (Todaro *et al.*, 2006 ; Janssen *et al.*, 2013) et durs (Russo *et al.*, 2015), tandis que des études taxonomiques ont mis en évidence plusieurs nouvelles espèces de tardigrades, de gastrotriches et un priapulidé, ayant peut-être des

affinités avec les eaux profondes (Zeppilli *et al.*, 2018 et références à ce sujet ; voir également le chapitre 6). En outre, une étude récente a examiné la répartition des foraminifères benthiques dans une grotte marine de Sardaigne (Romano *et al.*, 2018).

Todaro *et al.* (2006) ont étudié la méiofaune dans trois sites sombres de la Grotta di Ciolo (Salento, Italie), à 55, 75 et 90 m de l'entrée. Une grande diversité a été trouvée, y compris des taxons représentatifs de 12 groupes majeurs, avec une densité totale de 656 et 1069 individus·10 cm⁻² en novembre et juin, respectivement. Les nématodes étaient le taxon le plus abondant, suivis par les copépodes harpacticoïdes, les priapulidés, les polychètes et les gastrotrophes, qui ont été trouvés au cours des deux saisons. Des turbulariens, des nemertines, des ostracodes, des tanaidés, des oligochètes, des tardigrades et des amphipodes ont également été trouvés, mais avec des densités très faibles et/ou de façon sporadique. La structure de la communauté était assez différente le long des sites des grottes (par exemple, les priapulidés étaient le deuxième taxon le plus abondant dans la première station), avec de faibles variations saisonnières. La densité moyenne de la méiofaune totale a diminué vers l'intérieur, et en particulier des copépodes harpacticoïdes, ce qui indique que la communauté méiobenthique est structurée conformément à l'hypothèse d'épuisement trophique.

Plus récemment, Janssen *et al.* (2013) ont étudié la méiofaune des sédiments de la grotte de 3PP (Marseille, France) dans trois stations d'échantillonnage (entrée, milieu et extrémité aveugle). La méiofaune a été attribuée à 14 taxons principaux. Les nématodes étaient le taxon le plus abondant, suivi des copépodes, des priapulidés et des annélides. Des kinorhynchs, des ostracodes, des tardigrades et des rotifères ont également été observés, mais en nombre plus faible. Six autres taxons (Acari, Amphipoda, Bivalvia, Gastrotricha, Isopoda et Loricifera) ont été représentés par des spécimens uniques. La composition de la communauté, basée sur la présence/absence des principaux taxons, ne variait pas d'une station à l'autre. Néanmoins, les densités individuelles et la diversité des copépodes ont diminué vers l'intérieur, et les tardigrades ont été limités aux parties intérieures de la grotte. Les copépodes ont été répartis en 27 familles et 90 espèces, dont 75% étaient nouvelles pour la science.

Il y avait des différences quantitatives et qualitatives significatives dans la composition des assemblages

de copépodes entre les trois stations, au niveau des familles, des genres et des espèces. Il est intéressant de noter que certains taxons harpacticoïdes, connus des profondeurs (e.g., *Marsteinia*, *Ancorabolina*, *Paranannopus*, *Nematovorax*, et *Argestidae*), ont été enregistrés dans la grotte, et l'assemblage de l'extrémité intérieure de la grotte a été classé comme "abyssal", ce qui met en évidence les affinités faunistiques entre les grottes marines et les profondeurs. La méiofaune des sédiments de deux grottes de l'île d'Ustica (Sicile, Italie) était plus pauvre et plus rare que celle de l'extérieur de la grotte, et comprenait différents taxons (Ape *et al.*, 2016). Les nématodes, en particulier, étaient représentés dans les parties sombres des grottes par des espèces exclusives (e.g., *Anticoma acuminata*). La disponibilité de la matière organique (c'est-à-dire la concentration en phytopigments) a influencé la distribution et la composition de la méiofaune à l'intérieur des grottes, tandis que les bactéries représentaient la source de nourriture la plus importante pour les nématodes.

Romano et ses collègues (2018) ont étudié la diversité et la distribution des foraminifères benthiques le long de la grotte marine de Bel Torrente en Sardaigne. Les foraminifères benthiques ont été trouvés le long des 330 premiers mètres de la grotte, alors que les secteurs intérieurs étaient totalement stériles. Au total, 106 espèces ont été trouvées, dont 76 étaient représentées à la fois par des spécimens morts et vivants. Les espèces les plus abondantes étaient *Gavelinopsis praegeri*, *Reophax dentaliniformis*, *Eggerella advena* et *Ammonia inflata*. La densité et la diversité des espèces étaient en corrélation négative avec la distance de l'entrée et les gradients environnementaux associés, ce qui indique un stress environnemental croissant vers l'intérieur. On a constaté que la salinité affectait la structure de l'assemblage, tandis que l'acidification de l'eau a été suggérée pour provoquer un passage d'un assemblage à dominance calcaire et hyaline à un assemblage à dominance agglutinante, se produisant à 120-150 m de l'entrée. Les taxons communs des zones marines côtières externes ont été trouvés uniquement à proximité de l'entrée, tandis que les espèces trouvées à l'intérieur de la grotte étaient exclusivement des taxons de faune épifaunique accrochés ou opportunistes, qui tolèrent une grande variabilité des paramètres environnementaux, peut-être générée par des inondations épisodiques.



The encrusting sponge *Spirastrella cunctatrix* on a semi-dark cave wall.
© V. Gerovasileiou

6. FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

6.1. Appauvrissement trophique

Les environnements des grottes marines sont basés sur une production secondaire pure en raison du manque de lumière et de l'absence subite d'organismes photo-autotrophes (Riedl, 1966). Par conséquent, les communautés des grottes marines dépendent entièrement de l'apport de matière et d'énergie provenant des environnements extérieurs. En puisant leur nourriture dans la colonne d'eau, les filtreurs (actifs et passifs) sont les producteurs secondaires qui s'occupent du transfert de la matière et de l'énergie de l'extérieur, où elles ont été produites, vers l'intérieur, où elles seront traitées et consommées (Ott & Svoboda, 1978 ; Bibiloni *et al.*, 1984 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Bianchi, 1994 ; Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a). Cela explique leur dominance quantitative, qui est une caractéristique typique de toutes les grottes marines (Ott & Svoboda, 1978 ; Bibiloni *et al.*, 1984). Le maintien de l'écosystème des grottes marines dépend fortement de l'apport de matières organiques particulières en suspension dans l'eau, qui dépend à son tour de l'échange d'eau dans la grotte (voir chapitre 4). Ainsi, les grottes ou secteurs de grottes les plus confinés auront une disponibilité alimentaire beaucoup plus faible (oligotrophie), et par conséquent, une communauté appauvrie en termes de richesse des espèces, de couverture/abondance biotique et de biomasse (Harmelin *et al.*, 1985 ; Zabala *et al.*, 1989 ; Fichez, 1990b ; Bianchi & Morri, 1994 ; Bianchi *et al.*, 1996). L'appauvrissement trophique rend les écosystèmes des grottes sombres et confinées très oligotrophes, comme ceux des grands fonds (Harmelin *et al.*, 1985). La réduction vers l'intérieur de l'apport trophique est non seulement quantitative mais aussi qualitative (Bianchi & Morri, 1999).

6.1.1. Diminution de la quantité de nourriture

La quantité de particules totales, ainsi que le carbone organique et l'azote qu'elles contiennent, diminuent considérablement de la zone semi-obscurité à la zone sombre des grottes marines (Bianchi *et al.*, 2003). Cette diminution se produit à la fois directement, en raison de la sédimentation progressive des particules en suspension, et indirectement, par leur capture par des filtres passifs (Fichez, 1991c ; Palau *et al.*, 1991 ; Garrabou & Flos, 1995 ; Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a). L'abondance des filtreurs sur les murs et les plafonds des grottes est responsable de la diminution de la teneur en glucides, lipides et protéines dans les zones les plus intérieures des grottes. L'eau qui atteint ces zones a perdu plus de la moitié de sa teneur originale en matière organique, et par conséquent, les particules en suspension qui atteignent ces zones ne fournissent pas suffisamment d'énergie pour soutenir une faune benthique abondante. Cet état peut changer au printemps, lorsque le réchauffement de la haute mer génère un mélange rapide des eaux avec de nouvelles

entrées concomitantes de matière organique, en particulier de phytoplancton (Fichez, 1989, 1990b). L'importance du phytoplancton dans la matière particulaire en suspension qui pénètre dans la grotte peut être facilement déduite de la mesure de la concentration de chlorophylle-a dans l'eau. En effet, en l'absence de lumière, elle ne peut pas augmenter, alors que sa diminution représente un indice direct d'épuisement trophique. Les mesures effectuées dans la Grotta Marina de Bergeggi par Morri *et al.* (1994a) ont montré que la concentration de chlorophylle-a reste proche des valeurs typiques du milieu marin externe près de l'entrée ; elle diminue légèrement dans la section du tunnel, et de façon plus marquée dans les chambres aveugles de la grotte, atteignant des valeurs très faibles dans les lacs intérieurs. Dans ce cas, l'épuisement trophique semble donc se superposer parfaitement au gradient de confinement hydrologique (Bianchi & Morri, 1994).

6.1.2. Dégradation de la qualité des aliments

En passant d'une grotte semi-obscurité à une grotte sombre, non seulement la quantité totale de matière organique est réduite, mais sa composition change également. Ce changement s'opère dans le sens d'une réduction de la valeur nutritionnelle de la matière organique et peut être mis en évidence par :

- Le rapport entre la teneur en carbone et la teneur en azote (rapport C/N), qui est un indice de la valeur alimentaire de la matière organique. Les aliments à forte teneur en carbone et à faible teneur en azote (par exemple, la cellulose) sont peu nutritifs par rapport aux aliments proportionnellement plus riches en azote (par exemple, les protéines). Tant dans la Grotte des Trémies (Marseille, France) que dans la Grotta Marina de Bergeggi (Ligurie, Italie), le rapport C/N a tendance à augmenter vers l'intérieur, ce qui indique une diminution de la valeur alimentaire des particules en suspension (Morri *et al.*, 1994a). Dans les deux grottes, le rapport C/N est inférieur à 17, une valeur seuil pour la consommation animale (Russel-Hunter, 1970). L'étude du rapport C/N dans les particules en suspension de deux grottes marines de Marseille par Rastorgueff *et al.* (2011) a montré que le rapport avait des valeurs plus élevées à l'entrée de la grotte de Jarre par rapport au milieu et à la fin de la grotte, en raison de l'accumulation rapide de matière organique (herbe marine et détritus de macroalgues) juste après l'entrée. Dans la grotte de 3PP, la valeur élevée du rapport C/N à l'intérieur de la grotte indiquait l'accumulation de matériaux réfractaires près de l'extrémité de la grotte. En ce qui concerne le rapport C/N dans la matière organique particulaire, il n'y avait pas de différences entre les eaux extérieures et intérieures des deux grottes, ce qui indique une matière organique plutôt fraîche,

mais en quantité moindre à l'intérieur des grottes.

- Le rapport entre la matière organique simple et complexe peut être réduit de moitié dans les secteurs intérieurs des grottes, ce qui indique une forte baisse de la qualité des aliments proposés aux consommateurs. Plus précisément, alors que la quantité d'hydrates de carbone, de protéines et de lipides, qui forment une fraction facilement dégradable de la matière organique, diminue vers l'intérieur, la proportion d'hétéro-poly-condensats, de géopolymères, de substances humiques marines et d'autres molécules organiques complexes, très résistantes à la dégradation, augmente (Bianchi *et al.*, 2003).
- Le rapport entre la quantité de chlorophylle et celle de phéophytine représente un indice supplémentaire de la qualité de la substance organique en suspension. Dans les grottes marines sombres, la chlorophylle a une durée de vie courte et se dégrade rapidement en phéophytine. Ainsi, des valeurs élevées de ce rapport caractériseront la matière organique "fraîche", riche en cellules phytoplanctoniques vivantes, tandis que des valeurs plus faibles indiqueront une matière particulaire composée principalement de débris organiques (Fichez, 1990c). Entre la zone semi-obscur et la zone sombre des grottes, le rapport chlorophylle/phéophytine peut diminuer de deux ordres de grandeur, ce qui indique la dégradation qualitative de la nourriture disponible pour les consommateurs vers l'intérieur (Bianchi *et al.*, 2003).

6.1.3. Stratégies pour atténuer l'appauvrissement trophique

Les biotes des grottes réagissent à l'épuisement trophique par une série d'adaptations. Certaines espèces présentent des adaptations physiologiques, telles que la spécialisation alimentaire, qui permet l'exploitation de toutes les ressources possibles, et la résistance à la famine, qui permet la survie sous un régime alimentaire irrégulier et imprévisible (Bibiloni *et al.*, 1984 ; Culver, 1985). En outre, il existe également des stratégies concernant le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème des grottes, plutôt que la réponse physiologique des espèces individuelles. Selon Bianchi *et al.* (2003), trois mécanismes principaux peuvent être identifiés : (a) les migrations nycthémérales ; (b) l'épibiose et la phorèse ; et (c) la chimiolithoautotrophie.

6.1.3.1. Migrations des nycthémères

Les espèces de motiles qui présentent des schémas de migration nycthéméraux affectent de manière significative le flux d'énergie dans l'écosystème des grottes marines puisqu'elles atténuent l'oligotrophie en important de la matière organique. Plus précisément, certaines espèces de crustacés et de poissons de type stygoxène trouvent un abri dans les grottes pendant la journée, mais sortent la nuit pour chercher de la nourriture dans les habitats extérieurs proches. Ce rôle a été principalement étudié chez les mysidacés formant des essaims et le poisson

cardinal *Apogon imberbis* (Riera *et al.*, 1991 ; Coma *et al.*, 1997 ; Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a,b ; Bussotti *et al.*, 2017, 2018). Différentes espèces de mysidacés forment des essaims de tailles différentes ; par exemple, *Hemimysis speluncola* forme des essaims de millions d'individus, *Hemimysis margalefi* de milliers d'individus, tandis que *Hemimysis lamornae mediterranea* peut rassembler des dizaines à des centaines d'individus (Rastorgueff *et al.*, 2015a et références dans ce document). Pendant leur séjour dans la grotte, ils libèrent des boulettes fécales qui augmentent la charge trophique interne, atténuant ainsi l'épuisement trophique (Coma *et al.*, 1997 ; Rastorgueff *et al.*, 2011). En plus du rôle ci-dessus, ils peuvent être la proie de carnivores sessiles, tels que l'éponge *Lycopodina hypogea* (Vacelet & Boury-Esnault, 1995 ; Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015b), les actiniaires *Halcampoides purpureus* (Boero *et al.*, 1991) et les cérianthidés (Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a). Des études récentes ont montré que le poisson cardinal *A. imberbis*, qui est le plus abondant (jusqu'à 1800 individus/100 m²) et le poisson commun des grottes marines de la Méditerranée (Bussotti *et al.*, 2002, 2003, 2015, 2017, 2018), peut également être un important vecteur de matière organique atténuant l'épuisement trophique à l'intérieur des grottes. Il s'abrite à l'intérieur des grottes pendant la journée et se déplace à l'extérieur la nuit afin de se nourrir de petits invertébrés (par exemple les crustacés et les annélides) dans les lits rocheux et les herbiers de posidonies.

6.1.3.2. Épibiose et phorèse

Les grands crustacés décapodes qui effectuent des migrations nycthémérales entre la grotte et l'environnement marin externe créent également une opportunité de transport (phoresie) pour les organismes sessiles. Le crabe *Dromia personata*, par exemple, est communément appelé "crabe éponge" en raison de son habitude de transporter sur sa carapace des fragments d'éponges (dans les grottes, généralement *Chondrosia reniformis* et *Petrosia ficiformis*). De nombreux autres petits taxons sessiles peuvent également être installés comme épibiontes sur sa carapace, tels que les serpulidés, les bryozoaires et les balanes. Ces filtreurs sessiles, grâce au transport phorétique, peuvent également "sortir" pour se nourrir pendant la nuit à l'extérieur, contournant ainsi le gradient de confinement hydrologique et évitant les conditions d'épuisement trophique à l'intérieur des grottes. Il convient de noter que ces épibiontes, en plus de participer au transfert horizontal de matière organique, peuvent constituer une source de larves capables de maintenir des pseudo-populations de taxons stygophiles dans les grottes, contribuant ainsi à leur biodiversité (Bianchi *et al.*, 2003).

6.1.3.3. Chemo-litho-autotrophie

L'exploration des grottes marines méditerranéennes a mis en évidence des grottes avec des sources

hydrothermales sulfurées à Capo Palinuro, en mer Tyrrhénienne (Abbiati *et al.*, 1992, 1994). Ces sources transportent une eau pleine de soufre qui, étant chaude, non salée, et donc moins dense, flotte sur l'eau de mer, et s'accumule dans la voûte des grottes. À l'interface entre la couche d'eau marine et les eaux hydrothermales, une chémocline permanente se forme. Les parois, la voûte et même les sédiments du fond de la grotte sont peuplés de procaryotes bien adaptés (*Beggiatoa*), qui forment des biofilms/mattes étendus et sont responsables de l'oxydation des sulfures dans les sulfates (Mattison *et al.*, 1998 ; Canganella *et al.*, 2002, 2007). De cette oxydation, les bactéries sulfurées tirent de l'énergie pour leur métabolisme, qui est donc définissable comme chemo-litho-autotrophe. Il existe donc une source primaire de production, non photosynthétique, mais native de la grotte, similaire à ce qui a déjà été observé dans certaines grottes terrestres (Sarbu *et al.*, 1996).

La production chemo-litho-autotrophe à l'intérieur de ces grottes atténue l'appauvrissement trophique. L'influence profonde de la production de bactéries sulfurées sur l'écosystème des grottes marines a été principalement étudiée dans la Grotte Azzurra (Italie). Cette production constitue 31% de la matière organique particulaire totale disponible, représentant ainsi une source supplémentaire de nourriture et d'énergie pour une communauté benthique de consommateurs qui est en effet exceptionnellement riche et abondante (Abbiati *et al.*, 1992 ; Cinelli *et al.*, 1994 ; Bianchi *et al.*, 1994 ; Southward *et al.*, 1996 ; Airoldi & Cinelli, 1997). Certaines espèces de filtreurs sessiles, tels que l'éponge *Geodia cydonium* et le scléractinien *Astroides calycularis*, présentent un gigantisme, qui est probablement lié à la plus grande disponibilité de la nourriture (Morri *et al.*, 1994b). D'autres taxons sessiles, tels que le polychète *Phyllochaetopterus socialis* et l'hydroïde *Eudendrium armatum*, maintiennent les bactéries près de leurs annexes alimentaires. Des espèces de motiles, comme l'oursin *Arbacia lixula* et le nudibranche *Doriopsilla areolata*, traversent la chimocline, pénétrant pour de courtes périodes dans les eaux anoxiques au-dessus, pour brouter les filaments bactériens soufrés. Les consommateurs qui habitent au fond de la grotte, qui sont soit des filtreurs (par exemple le polychète *Sabella pavonina*, le bivalve *Pinna nobilis* et le crinoïde *Antedon mediterranea*) soit des détritivores (par exemple l'ophiuride *Ophioderma longicaudum*), profitent également de la "neige marine" de matière organique bactérienne qui tombe du plafond sous forme de flocons blancs (Bianchi *et al.*, 2003). Lors d'une étude récente sur la biodiversité des grottes marines du parc marin national de Zante (mer Ionienne, Grèce), on a constaté que plusieurs

grottes marines (semi- et entièrement submergées), petites cavités et systèmes de fissures situés à une profondeur de 0 à 25 m, étaient densément colonisés par des structures microbiennes ovoïdes, en forme de mousse et filamenteuses, qui se caractérisaient par une forte odeur de sulfure d'hydrogène gazeux (Polymenakou *et al.*, 2018). Les cultures d'enrichissement anaérobie ont indiqué une forte méthanogénèse. Les grottes étudiées étaient peu colonisées par des invertébrés sessiles, mais lors d'observations sous-marines, on a constaté que certains poissons se nourrissaient d'agrégats microbiens blancs dérivés de l'eau exhalée s'écoulant des cavités et des fissures (Gerovasileiou, données non publiées). Des études supplémentaires sont nécessaires pour étudier la structure et la fonction trophiques de ces écosystèmes, qui sont probablement plus répandus que ce que l'on connaissait auparavant.

6.1.4. Analogies avec les écosystèmes des grands fonds marins

L'exportation de la matière organique des grottes marines vers les milieux extérieurs est plutôt insignifiante, tout comme les pertes par sédimentation. La totalité - ou du moins la plus grande partie - de la matière organique présente dans les grottes marines est traitée et reminéralisée par des processus aérobies⁹, avec une efficacité maximale (Fichez, 1990b, 1991a,c ; Bianchi *et al.*, 1996). Cette caractéristique fait des grottes marines un écosystème exemplaire oligotrophe (Fichez, 1990a,b,c) et hétérotrophe (Riedl, 1966), similaire aux écosystèmes des grands fonds (Fichez, 1989), où - en l'absence de lumière et de production primaire - la matière et l'énergie sont importées d'habitats moins profonds en raison de la flottabilité ou de la gravité (Bianchi *et al.*, 2003).

En outre, dans les grottes marines qui ont des sources sulfureuses, la dépendance de leur écosystème à la production chemo-litho-autotrophe ressemble aux écosystèmes qui existent à grande profondeur à proximité des événements hydrothermaux sur les crêtes médio-océaniques (Bianchi *et al.*, 2003). Les écosystèmes des grottes marines ont plusieurs autres aspects en commun avec ceux des grandes profondeurs (Zibrowius, 1971 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Boury-Esnault *et al.*, 1993 ; Vacelet *et al.*, 1994 ; Harmelin & Vacelet, 1997). L'un des exemples les plus caractéristiques est la formation de patines et de nodules métalliques, essentiellement des oxydes de fer et de manganèse, qui donnent une couleur noirâtre aux roches et aux parois des secteurs sombres plus confinés des grottes immergées (Laborel & Vacelet, 1958 ; Bianchi *et al.*, 1986 ; Allouc & Harmelin, 2001). Leur formation est probablement liée au métabolisme bactérien, dans des conditions physico-chimiques

⁹ Fichez (1991a) a mesuré l'absorption d'oxygène benthique et le cycle du carbone dans la Grotte des Trémies (Marseille, France) et a constaté que, tandis que dans la zone semi-sombre extérieure de la grotte, les voies anaérobies représentaient 14 % et les voies aérobies 86 % du métabolisme benthique total, la zone sombre intérieure était un écosystème fortement limité en carbone, où la dégradation du carbone organique ne se produisait que par des processus aérobies. De plus, les faibles taux de respiration à l'extrémité sombre de la grotte étaient similaires aux valeurs enregistrées dans des environnements océaniques profonds oligotrophes (1000-2000 m de profondeur).

particulières qui caractérisent à la fois le milieu marin profond et le milieu des grottes. Les grottes sombres confinées constituent donc un modèle facilement accessible ou "mésocosme" pour l'étude des écosystèmes marins profonds, qui occupent plus de la moitié de la surface de notre planète.

6.2. Organisation trophique

Des modèles théoriques sur le fonctionnement et la structure trophique des écosystèmes des grottes marines méditerranéennes ont été développés par Ott & Svoboda (1978), Russo & Bianchi (2003) et récemment par Rastorgueff *et al.* (2015a) (Fig. 6.1). L'apport en matière organique dans les grottes marines se compose de matière organique en suspension (MOS), de matière organique dissoute

(MOD) et de matière organique particulaire (POM), qui est généralement un mélange de phytoplancton, de matières d'origine terrestre et anthropique transportées vers la mer par le ruissellement des rivières et l'écoulement des eaux usées ou même de matières provenant de systèmes terrestres percolant à travers les fissures et les fentes du substrat rocheux (Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a). Une autre contribution provient des organismes mobiles (c'est-à-dire les crustacés et les poissons) qui se déplacent à l'extérieur et à l'intérieur des grottes, sur une base nycthémerale ou occasionnelle, en laissant leurs excréments ou leurs restes (voir la sous-section 6.1.3.1 et la figure 6.1).

Les biotes des grottes sont soumis à un apport alimentaire apériodique qui se traduit par un manque de spécificité pour les aliments, une forte résistance

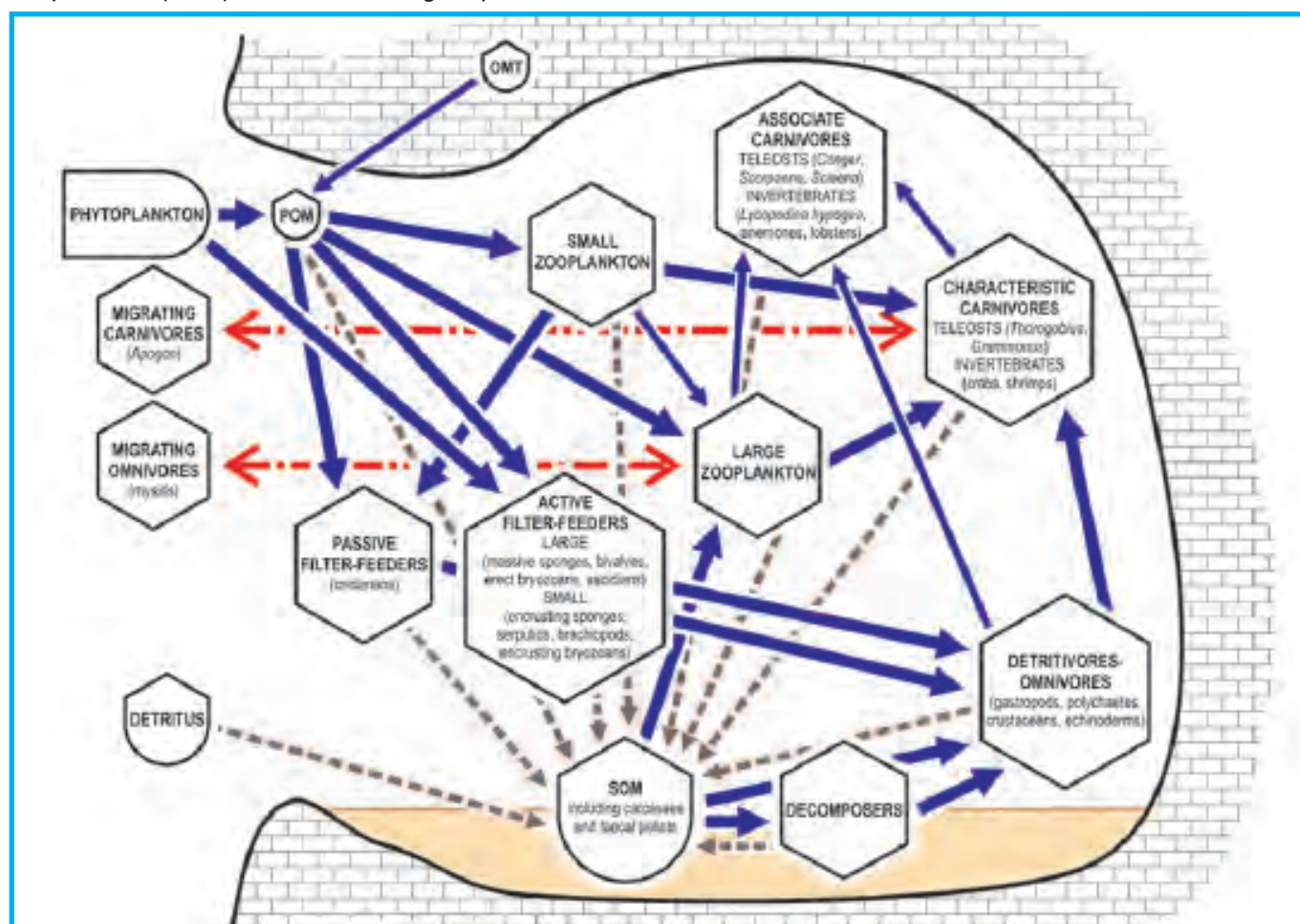


Fig. 6.1. Modèle théorique de la structure et du fonctionnement de l'écosystème des grottes marines de la Méditerranée. Les biocénoses des grottes semi-obscurées et sombres sont indiquées pour chaque composante de l'écosystème (dans des encadrés). Les flèches noires indiquent l'intensité des flux de matière organique, les principaux flux étant représentés par des flèches noires pleines. Les flèches verticales en pointillés représentent la matière organique qui atteint le fond de la grotte, telle que la matière organique d'origine terrestre (OMT), la matière organique particulaire en suspension (POM), les boulettes fécales et les carcasses d'organismes morts. Les flèches horizontales en pointillés indiquent les principaux apports de matière organique dans les grottes, soit par advection due au mouvement de l'eau (pour les POM et les détritus), soit par la migration horizontale nycthémerale des mysidacés et du poisson cardinal Apogon imberbis. D'après Rastorgueff *et al.* (2015a).

au jeûne (comme réponse adaptative aux pénuries alimentaires) et une forte compétitivité pour l'espace (par exemple la recherche des meilleurs sites de filtration) (Bibiloni *et al.*, 1984 ; Culver, 1985). Comme expliqué précédemment, les producteurs primaires sont absents de l'intérieur des grottes marines, et

l'écosystème comprend donc les catégories trophiques-comportementales suivantes (Ott & Svoboda, 1978 ; Russo & Bianchi, 2003 ; Rastorgueff *et al.*, 2015a) : (1) producteurs secondaires (filtreurs passifs et actifs) ; (2) consommateurs (carnivores caractéristiques et associés) ; (3) détritivores et

omnivores ; (4) migrants ; et (5) décomposeurs. Des informations détaillées sur chaque catégorie sont présentées ci-dessous.

6.2.1. Producteurs secondaires

Ce sont des animaux sessiles qui vivent en puisant directement dans la matière organique importée de l'extérieur. Ils sont soit des suspensivores (également appelés filtreurs passifs, par exemple les cnidaires), soit des filtreurs actifs (c'est-à-dire les éponges, les mollusques bivalves, les polychètes serpulidés, les bryozoaires, les brachiopodes et les ascidies). La principale ressource alimentaire de ces taxons est le plancton ainsi que les substances organiques non vivantes en suspension. Les filtreurs passifs nécessitent un débit d'eau plus élevé, fournissant des particules nutritives, et sont donc plus abondants à l'entrée des grottes et dans les secteurs de grottes présentant un hydrodynamisme considérable, comme les plafonds des grottes, qui sont caractérisés par un mouvement d'eau plus turbulent (Gili & Ballesteros, 1991 ; Russo & Bianchi, 2003). Ainsi, leur distribution vers les secteurs intérieurs des grottes est limitée par le confinement de l'eau, sauf pour les grottes en forme de tunnel (Bianchi & Morri, 1994). Les filtreurs actifs sont les taxons les plus courants et les plus répandus à l'intérieur des grottes marines car ils dépendent moins de l'advection de particules nutritives (Rastorgueff *et al.*, 2015a). Beaucoup d'entre eux sont coloniaux ou modulaires et présentent une grande variété de formes de croissance (Gerovasileiou *et al.*, 2017). La prédominance de formes de croissance particulières dans certains secteurs de grottes reflète une adaptation au confinement de l'eau et à l'épuisement trophique. Par exemple, il a été suggéré que la prédominance des éponges fines et encroûtantes dans les secteurs oligotrophes des grottes intérieures est liée au fait qu'elles présentent un rapport surface/volume de filtration plus efficace, et qu'elles peuvent donc exploiter la matière organique particulaire rare de l'eau (Bibiloni *et al.*, 1989). Dans l'ensemble, les producteurs secondaires constituent le principal niveau trophique en termes de biomasse et de richesse des espèces dans les grottes marines et représentent le substrat trophique nécessaire aux consommateurs d'ordre supérieur.

6.2.2. Consommateurs

Ce sont des animaux qui se nourrissent de la matière organique produite à l'intérieur de la grotte et provenant principalement du niveau précédent des producteurs secondaires. Les herbivores (brouteurs) sont généralement absents des grottes, en raison de l'absence de producteurs primaires, bien que l'on puisse fréquemment observer des échinides provenant des communautés voisines dominées par les algues (Harmelin *et al.*, 1985 ; Russo & Bianchi, 2003). Les carnivores que l'on trouve dans les grottes comprennent à la fois des formes sessiles et des formes mobiles. Plusieurs carnivores mobiles sont rencontrés dans les grottes (stygophiles et stygoxènes). On peut les classer en deux catégories : les carnivores

caractéristiques, qui sont fréquemment observés dans les grottes, bien qu'ils se trouvent également dans d'autres habitats sombres/obscur, et les carnivores associés, qui trouvent parfois refuge dans les grottes mais ne sont pas caractéristiques de cet habitat (Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a). La première catégorie comprend de nombreuses espèces de poissons, comme le poisson cardinal *Apogon imberbis*, les gobies (par exemple *Thorogobius ephippiatus* et *Gammogobius steinitzi*), le poisson scorpion *Scorpaena notata*, le brotulidé *Grammonus ater*, et les décapodes (par exemple *Herbstia condyliata*, *Lysmata seticaudata*, *Lysmata nilita*, *Palaemon serratus*, *Plesionika narval*, et *Stenopus spinosus*). La catégorie des carnivores associés comprend également des espèces de poissons (par exemple *Conger conger* et *Phycis phycis*), des décapodes (par exemple *Homarus gammarus*, *Palinurus elephas* et *Scyllarides latus*) et des anémones (par exemple *Arachnanthus oligopodus* et *Cerianthus membranaceus*). La présence de carnivores sessiles (par exemple l'éponge cladhorizide *Lycopodina hypogea*, l'anémone *Halcampoides purpureus* et les cérianthides) est liée à leur prédation sur des populations de petits taxons mobiles, tels que les mysidacés, qui effectuent des migrations horizontales nycthémerales entre la grotte et l'extérieur (Russo & Bianchi, 2003 ; Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a,b).

En ce qui concerne la macrofaune, l'étude du contenu intestinal des amphipodes à substrat mou à l'intérieur et à l'extérieur de six grottes marines de Grenade (mer d'Alboran, Espagne) a montré que les carnivores représentaient près de 60% des espèces d'amphipodes et plus de 80% de l'abondance à l'intérieur des grottes (Navarro-Barranco *et al.*, 2013b). D'autre part, les amphipodes détritivores étaient absents des sédiments des grottes, alors qu'ils dominaient dans les sédiments externes adjacents. L'étude de la faune macroinvertébrée associée à deux éponges tubulaires massives (*Agelas oroides* et *Aplysina aerophoba*) dans deux grottes marines de l'île de Lesbos (mer Égée, Grèce) par Gerovasileiou *et al.* (2016a) a montré que les carnivores (essentiellement des crustacés) dominaient en termes d'abondance dans les deux éponges (en particulier l'amphipode *Colomastix pusilla*). Alors que les carnivores dominaient en termes de richesse en espèces chez *A. aerophoba*, les dépositaires (principalement les polychètes) étaient le groupe d'alimentation le plus riche en espèces chez *A. oroides*. La structure trophique de la macrofaune associée aux éponges n'a pas changé de manière significative dans les différents secteurs des grottes.

6.2.3. Détritivores et omnivores

Les détritivores et les omnivores constituent un élément important de la chaîne alimentaire dans l'écosystème des grottes marines, car ils mettent à la disposition des autres habitants des grottes la matière organique qui est piégée dans les détritus ; les détritus constituent donc une source de nourriture supplémentaire pour faire face à l'épuisement

trophique des grottes marines (Rastorgueff *et al.*, 2011, 2015a). Dans les grottes marines de Méditerranée, les détritivores et les omnivores sont représentés par des crustacés décapodes (par exemple *Herbstia condyliata*, *Galathea strigosa* et *Scyllarus arctus*), des gastéropodes, des polychètes mobiles et des échinodermes.

6.2.4. Migrants

Comme décrit précédemment, les mysidacés formant des essaims et les poissons présentant des migrations nycthémerales à l'intérieur et à l'extérieur des grottes jouent un rôle essentiel dans l'atténuation de l'épuisement trophique (voir sous-section 6.1.3.1). Outre les mysidacés et les poissons cardinaux, d'autres espèces mobiles, y compris des carnivores caractéristiques et associés qui trouvent refuge dans des grottes, se déplacent à l'extérieur la nuit pour se nourrir dans les eaux côtières ouvertes, comme les crustacés décapodes (e. *Plesionika narval*, *Palinurus elephas*, *Scyllarus arctus*, *Homarus gammarus*), les céphalopodes (par exemple *Octopus* spp.) et les poissons (*Phycis phycis*, *Sciaena umbra*, serranidés, sparidés, gobies, etc.) La présence de ces populations migrantes, parfois en grande abondance, peut représenter une voie d'importation importante de matière organique de l'extérieur sous forme de boulettes fécales, déterminant dans certains cas les conditions locales d'amélioration trophique (Bianchi & Morri, 1994 ; Russo & Bianchi, 2003), mais, dans le budget global, elle peut également représenter une perte d'énergie pour le système des grottes.

6.2.5. Décomposeurs

On sait peu de choses sur les décomposeurs (bactéries, champignons et protozoaires) dans les grottes marines, malgré leur rôle très important dans l'écosystème. Par exemple, il a été calculé que leur activité produit plus de 80% de l'énergie disponible dans les sédiments du fond des grottes (Smith *et al.*, 1972 ; Zabala *et al.*, 1989 ; Fichez, 1991a). D'importants tapis microbiens (c'est-à-dire des bactéries soufrées et des Chrysophycées mixotrophes) peuvent se développer sur les sédiments riches en matières organiques qui s'accumulent dans les grottes à la suite de perturbations (Nepote *et al.*, 2017).

6.3. Autres interactions biotiques

6.3.1. Concurrence interspécifique spatiale

Les gradients environnementaux spectaculaires qui caractérisent les grottes marines imposent un fort filtrage environnemental des caractéristiques écologiques du biote. Des taxons benthiques aux caractéristiques écologiques similaires se rencontrent et se ressemblent sur le plan fonctionnel dans leur besoin de répondre aux mêmes paramètres ; cela indique que l'écosystème des grottes maintient un haut degré de redondance fonctionnelle, préservant ainsi d'importants processus écosystémiques (Gerovasileiou *et al.*, 2017). La dispersion des propagules et des larves à partir de leur habitat

parental (à l'intérieur ou à l'extérieur des grottes) est déterminée non seulement par des paramètres environnementaux (par exemple, le mouvement de l'eau), mais aussi par le comportement des larves (par exemple, l'efficacité de la nage et la phototaxie) et par une différence de survie des taxons après la colonisation en fonction de divers facteurs environnementaux (par exemple, la lumière, la disponibilité de la nourriture et la concurrence spatiale) (Benedetti-Cecchi *et al.*, 1996 ; Mariani *et al.*, 2006 ; Denitto *et al.*, 2007 ; Moscatello & Belmonte, 2007). Il en résulte une variabilité spatiale marquée de la structure et de la fonction des communautés benthiques.

Les interactions compétitives entre différents organismes contribuent de manière significative à cette variabilité spatiale, à des échelles spatiales plus petites (par exemple, différents secteurs de grottes et micro-habitats), où les espèces se font concurrence pour les ressources limitées disponibles (Gerovasileiou *et al.*, 2017). L'un des exemples les plus caractéristiques de cette concurrence concerne la disponibilité de l'espace vital, en particulier dans la zone de transition entre l'entrée de la grotte bien éclairée et la zone semi-obscur de la grotte. L'élimination progressive de la lumière à mesure que la distance de l'entrée augmente entraîne la disparition des macroalgues photosynthétiques (producteurs primaires) et le développement de communautés caractéristiques de grottes, dominées par des animaux sciaphiles sessiles (Péres & Picard, 1949 ; Riedl, 1966 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Corriero *et al.*, 2000 ; Martí *et al.*, 2004a ; Gerovasileiou *et al.*, 2017).

La production de composés chimiques bioactifs est une stratégie de défense commune dans les taxons benthiques sessiles. Uriz et ses collaborateurs (1991) ont étudié la bioactivité à médiation chimique dans plusieurs types de communautés benthiques de l'archipel des Baléares et des îles Columbretes et ont constaté que les communautés sciaphiles/cryptiques (c'est-à-dire la face inférieure des blocs coralligènes et des grottes semi-obscur) abritaient le plus grand nombre d'espèces bioactives (principalement des éponges, des bryozoaires et des tuniciers). L'étude de la toxicité chimique naturelle chez les éponges, les cnidaires, les bryozoaires et les tuniciers de deux grottes des îles Medes et Cabrera (Martí *et al.*, 2005 ; Turon *et al.*, 2009) a montré que tous les phyla étudiés comprenaient un nombre élevé de représentants toxiques. La toxicité variait considérablement selon la saison et/ou la communauté de grottes pour les éponges, les cnidaires et les bryozoaires, bien qu'aucun modèle commun n'ait été trouvé pour les deux grottes. Les tuniciers étudiés sont restés toxiques en toutes saisons et dans toutes les communautés. Dans la grotte de l'île de Cabrera, la bioactivité moyenne la plus élevée pour les éponges a été enregistrée dans le secteur le plus intérieur de la grotte au printemps. Cependant, le plus grand nombre d'éponges bioactives a été trouvé dans la communauté semi-obscur de la grotte. Le nombre plus élevé d'éponges non bioactives

dans la communauté des grottes sombres est peut-être lié au fait qu'il y a moins de contacts inter-spécifiques, en raison de la plus grande disponibilité de l'espace. Les espèces les plus toxiques étaient l'éponge incrustante *Crambe crambe* et l'ascidie *Lissoclinum perforatum*. Il y avait une relation négative entre la bioactivité et les formes de croissance des éponges, les espèces incrustantes étant plus toxiques, ce qui suggère un compromis dans l'allocation de l'énergie à des fins de défense chimique. La bioactivité chimique semblait protéger les espèces de tous les embranchements étudiés contre les risques de contact interspécifique et les espèces toxiques manquaient généralement d'épibiontes. Par conséquent, la bioactivité chimique des invertébrés benthiques joue un rôle important dans la structuration et le fonctionnement des communautés de grottes marines, qui mérite d'être étudié à l'avenir.

6.3.2. Ingénierie des écosystèmes

Plusieurs taxons marins vivant dans des grottes ont la capacité de créer, de modifier ou de détruire des habitats benthiques, jouant ainsi un rôle important dans l'ingénierie des écosystèmes. Les taxons benthiques sessiles et sédentaires peuvent être classés dans différentes catégories en fonction de leur activité d'ingénierie des écosystèmes (Gerovasileiou *et al.*, 2017) : (a) *Formateurs d'habitat* : fournissent un habitat par l'intermédiaire de leur propre corps vivant ; (b) *Constructeurs* : construisent des structures avec leur squelette minéral ; (c) *Liants* : élargissent et agglomèrent les composants de la structure de l'habitat ; et (d) *Foreurs* : pénètrent activement dans les substrats durs par leur activité de bio-érosion.

Les éponges, anthozoaires, bryozoaires et autres taxons sessiles dressés (arborescents/arbres ou tubulaires) et massifs créent une couche supérieure qui augmente la complexité tridimensionnelle des communautés benthiques (voir 4.2.4 Stratification volumétrique) et soutiennent des assemblages d'épibiontes et de macrofaune associée. Navarro-Barranco *et al.* (2015) ont étudié la composition en espèces des assemblages d'amphipodes associés à six taxons (à savoir l'éponge *Ircinia variabilis*, les anthozoaires *Astroides calycularis* et *Parazoanthus axinellae*, le polychète *Filograna implexa* et les bryozoaires *Adeonella calveti* et *Pentapora fascialis*) de la grotte de Cerro Gordo (mer d'Alboran, Espagne). Dans toutes les espèces hôtes, les crustacés (principalement les amphipodes) dominent en termes d'abondance, mais leur structure d'assemblage diffère sensiblement, le scléractinien *A. calycularis* favorisant l'assemblage le plus distinctif.

Dans la mer Méditerranée orientale oligotrophe, les anthozoaires dressés sont absents ou rares dans les grottes marines, et ainsi, les éponges arborescentes, massives et massives-tubulaires, qui atteignent souvent de grandes tailles, créent une couche supérieure dans les communautés benthiques (Gerovasileiou *et al.*, 2015a, 2016a). L'étude de la macrofaune associée aux éponges formant l'habitat *Agelas oroides* et *Aplysina aerophoba* dans deux grottes marines de l'île

de Lesbos (mer Égée, Grèce), a révélé une faune riche composée de 86 taxons (Gerovasileiou *et al.*, 2016a). Les crustacés dominaient en termes d'abondance tandis que les polychètes constituaient le groupe le plus riche en espèces. Bien que la richesse totale en espèces ait diminué de l'entrée aux secteurs sombres intérieurs des grottes, la densité et la diversité moyennes n'ont pas varié de manière significative, ce qui suggère que les éponges conservent leur rôle fonctionnel d' "hôtel vivant" à travers les grottes en augmentant la complexité de l'habitat dans les secteurs sombres intérieurs appauvris des grottes. Les éponges, qui représentent l'un des groupes sessiles les plus abondants et les plus riches en espèces dans les grottes marines méditerranéennes (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012) présentent une grande variété d'activités d'ingénierie dans les écosystèmes des grottes (Gerovasileiou *et al.*, 2017). En plus des espèces formant l'habitat, plusieurs autres agglomèrent des particules de carbonate, élargissant ainsi le cadre de l'habitat (par exemple *Geodia* spp., *Spongia virgultosa*, *Faciospongia cavernosa* et diverses espèces encroûtantes) ainsi que d'autres taxons d'invertébrés (par exemple les bryozoaires *Beania* spp.) (Ballesteros, 2006 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017). La catégorie des foreurs comprend plusieurs éponges bio-érosives et insinuantes (par exemple *Cliona* spp.), qui forment souvent une proportion considérable de la biomasse benthique dans les grottes marines, ainsi que les bivalves *Lithophaga lithophaga* et *Rocellaria dubia* (Corriero *et al.*, 2000 ; Ballesteros, 2006 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017). Les foreurs pénètrent activement les substrats calcaires, y compris les substrats biogènes, créant ainsi une couche endolithique (Riedl, 1966).

Comme décrit précédemment, plusieurs taxons d'invertébrés contribuent à la création de bioconstructions avec leurs parties dures du corps, squelettes ou tubes, comme les polychètes serpulidés, les scléractiniaux, les bryozoaires, les bivalves et les brachiopodes (Gerovasileiou *et al.*, 2017). Les foraminifères (par exemple *Miniacina miniacina* et *Rhizonubecula adherens*) et les microbes participent également au processus de bioconstruction (Sanfilippo *et al.*, 2015 ; Guido *et al.*, 2016a,b, 2017a,b). Les bioconstructions typiques comprennent les biostalactites, qui sont principalement formées par le serpulide *Protula tubularia* (Belmonte *et al.*, 2009 ; Sanfilippo *et al.*, 2015, 2017), et les nodules bryozoaires (Harmelin, 1985, 2000 ; Rosso *et al.*, 2013b, 2015 ; Harmelin *et al.*, 2015), qui peuvent se développer dans la zone de transition entre les biocénoses des grottes semi-obscurées et sombres, et parfois plus loin dans les zones de grottes sombres (voir la sous-section 5.3.2). La taille des bioconstructions varie de quelques centimètres pour les nodules bryozoaires à près d'un mètre de long pour les biostalactites.



Sponge-dominated community in an eastern Mediterranean cave.
© V. Gerovasileiou

7. DYNAMIQUE ET SAISONNALITÉ

Les premières enquêtes sur la dynamique de succession des grottes marines ont montré que le développement des communautés de grottes est un processus extrêmement lent. Harmelin (1980) a utilisé des plaques de calcaire pour étudier la colonisation de substrats durs dans des conditions d'obscurité dans deux grottes marines de la région de Marseille (France) : les Trémies aveugles et les grottes de la Moyade en forme de tunnel. Alors que dans la grotte en forme de tunnel, 9-10 ans ont été suffisants pour que les plaques colonisées atteignent un état de maturité, avec 100% du substrat recouvert principalement d'éponges et de serpulidés, dans la grotte à l'aveugle, la couverture biotique est restée faible et les éponges étaient presque absentes. Ces résultats suggèrent que les grottes marines sont des écosystèmes peu résistants.

L'étude du recrutement, de la colonisation et de la succession primaire du benthos sessiles dans la grotte peu profonde et partiellement semi-submergée Grotta di Ciolo (péninsule du Salento, Italie), en utilisant des panneaux d'argile cuite, a montré que si une période de recrutement de 2 ans permettait une colonisation complète des panneaux dans la zone d'entrée, le processus de recrutement était très lent dans les zones sombres intermédiaires et intérieures, où les communautés benthiques matures ne se reproduisaient pas sur les panneaux dans le laps de temps étudié (Denitto *et al.*, 2007).

La variabilité temporelle des communautés de grottes marines, même à courte échelle, a rarement été étudiée. Cependant, l'étude du benthos sessiles dans les grottes marines d'Italie (péninsule de Salento) et d'Espagne (Catalogne et Baléares) a montré qu'il existe certaines différences saisonnières dans le nombre et la couverture des espèces, mais qu'elles varient de manière incohérente dans le temps et entre les grottes (Martí *et al.*, 2004a ; Bussotti *et al.*, 2006). L'étude des assemblages de plancton le long de l'axe horizontal de la Grotta di Ciolo (Italie), a révélé que la composition de l'assemblage présentait un cycle saisonnier clair dans la zone externe et la zone d'entrée de la grotte, tandis que la zone interne était différenciée, maintenant un bassin de taxons restreint et moins diversifié tout au long de l'année (Moscatello & Belmonte, 2007). L'étude de la méiofaune à substrat mou dans la même grotte (trois stations d'échantillonnage dans la partie sombre de la grotte, à 55, 75 et 90 m de l'entrée) a montré qu'il y avait une faible variation saisonnière dans la structure de la communauté (au niveau taxonomique du groupe principal), et que la diversité moyenne globale ne variait pas avec la saison, sauf pour la station qui était située plus près de l'entrée (Todaro *et al.*, 2006). Russo *et al.*

(2015) ont utilisé des panneaux artificiels pour étudier la dynamique du méiobenthos de substrat dur dans la même grotte, sur une période de deux ans. Comme prévu, la richesse des taxons (au niveau des familles) et l'abondance de certains taxons ont augmenté avec le temps. Le positionnement des panneaux n'a semblé affecter le développement de l'assemblage qu'après le premier mois de déploiement. Cependant, la variabilité de l'assemblage des panneaux artificiels déployés et du substrat naturel des parois verticales de la grotte ne pouvait s'expliquer par la saisonnalité.

Une évaluation correcte de la dynamique des écosystèmes nécessite, comme pour tout écosystème, la disponibilité de séries de longue durée (Hampton *et al.*, 2019), qui sont malheureusement rares en Méditerranée (Bianchi & Morri, 2004). La mer Ligurienne (nord-ouest de la Méditerranée) représente une exception partielle, car des données historiques sont disponibles pour quelques grottes marines. Par exemple, la faune spongieuse de deux grottes semi-submergées a été étudiée pour la première fois en 1961-63 (Sarà, 1964) et à nouveau en 2015-16 (Nepote *et al.*, 2016 ; Costa *et al.*, 2018). L'analyse comparative de ces ensembles de données a révélé une augmentation de la richesse en espèces et un changement significatif des formes de croissance, les éponges massives ayant été remplacées par des formes incrustantes. Des résultats similaires ont été obtenus par Parravicini *et al.* (2010), qui ont comparé les assemblages sessiles de la Grotta Marina de Bergeggi en 1986 et 2004, c'est-à-dire avant et après les vagues de chaleur estivales de 1999 et 2003. Ces anomalies thermiques positives (avec des pics jusqu'à 4°C au-dessus de la moyenne climatologique) auraient tué de manière sélective des organismes dressés et massifs (tels que l'éponge *Petrosia ficiformis*), provoquant leur remplacement par des taxons incrustés.

La Grotta Marina de Bergeggi est peut-être unique dans toute la Méditerranée car elle a été étudiée plus ou moins régulièrement depuis la fin des années 1970 (Bianchi *et al.*, 1986 ; Sgorbini *et al.*, 1988). La partie submergée de la grotte se développe entre la surface de la mer et 7 m de profondeur, a une longueur relativement courte (environ 40 m), mais est remarquablement tortueuse et morphologiquement complexe, avec des parties en forme de tunnel et des parties aveugles, et présente des gradients paradigmatiques de lumière, de mouvement de l'eau, de sédimentation et - en raison de l'infiltration d'eau douce - de salinité. L'analyse des clusters sur les données physico-chimiques¹¹ (Morri *et al.*, 1994a) a permis de reconnaître quatre zones : (i) la grotte extérieure ; (ii) le hall principal ; (iii) le puits ; et (iv) les "lacs" intérieurs. Chaque zone avait son propre assemblage

¹¹ Température de l'eau (°C), salinité (psu), densité (σ), mouvement de l'eau (cm s^{-1}), lumière ($\mu\text{W cm}^{-2}$), pH, oxygène dissous (ppm et % de saturation), matière organique en suspension (mg l^{-1} et % de la matière en suspension totale), rapport C/N, chlorophylle-a ($\mu\text{g l}^{-1}$), taille moyenne des grains de sédiment (mm), et % de sédiments fins ($<0,25 \text{ mm}$).

biologique. La grotte externe était habitée par des associations d'algues sciaphiles mais aussi par des faciès typiques de la biocénose semi-obscur (Laborel, 1960), caractérisée par des éponges, de grands hydroïdes et *Parazoanthus axinellae*. La salle principale et le puits abritaient une biocénose typique des grottes sombres, avec deux zones fauniques différentes (Laborel & Vacelet, 1959). Dans la plus grande partie de la salle principale, les éponges massives (par exemple *Petrosia ficiformis*) dominaient. Les scléactiniaires (par exemple *Leptopsammia pruvoti* et *Polycyathus muelleriae*) étaient également abondants. La faune mobile comprenait le mollusque *Luria lurida* et les crustacés *Dromia personata*, *Scyllarus arctus* et *Hemimysis speluncula*, ces derniers formant d'énormes colonies. Dans le puits, les éponges étaient moins abondantes (mais comprenaient *Petrobiona massiliana*). Les serpulides (*Protula tubularia*, *Serpula cavernicola* et *Spirorbis cuneatus*) et les brachiopodes (*Argyrotheca cuneata*) étaient les éléments les plus importants de la faune sessiles. La faune motile comprenait les crustacés *Herbstia condyliata*, *Lysmata seticaudata* et *Stenopus spinosus* et les poissons *Apogon imberbis*, *Grammomus ater*, *Sciaena umbra* et *Thorogobius ephippiatus*. Enfin, les lacs intérieurs, dont les eaux stagnantes ont vu leur pH chuter à 7,8 et leur salinité à 21,2 en raison des infiltrations d'eau douce, abritaient un assemblage extrêmement pauvre et raréfié, caractérisé principalement par des serpulidés épars (*Spirobranchus polytrema*).

La situation décrite ci-dessus est apparemment restée stable pendant environ deux décennies. Cependant, l'augmentation de la température de l'eau de mer depuis les années 1990 a entraîné le remplacement de l'espèce d'eau froide *H. speluncola* par le congénère d'eau chaude *Hemimysis margalefi* (Chevaldonné & Lejeune, 2003). Un tel changement d'espèce est susceptible d'exercer une grande influence sur le budget énergétique des écosystèmes des grottes (Bianchi, 2007). Les mysidacés restent dans les grottes pendant la journée mais sortent la nuit pour se nourrir (voir chapitre 6). Ce faisant, ils importent de la matière organique de l'extérieur dans l'écosystème oligotrophe des grottes, mais *H. speluncola* forme généralement d'énormes colonies tandis que *H. margalefi* forme de petits groupes. Les modifications des assemblages sessiles ont conduit à une homogénéisation générale des communautés de la grotte, et les quatre zones biotiques caractérisant la grotte se distinguent moins nettement.

Grâce à la disponibilité d'une série de données quantitatives sur 30 ans (couverture du substrat à partir de photographies filaires) sur les communautés sessiles de la Grotta Marina de Bergeggi, Montefalcone *et al.* (2018) ont évalué les changements de l'écosystème en utilisant des descripteurs non taxonomiques, à savoir les formes de croissance et les

confréries trophiques, qui fournissent des informations sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème, respectivement. La grotte a connu une tendance générale de changement au cours des trois dernières décennies, principalement en raison du déclin de la couverture d'organismes sessiles (en particulier les formes tridimensionnelles). Le taux de changement le plus important a été observé entre 2009 et 2013, ce qui coïncide avec les récentes perturbations locales majeures résultant des interventions sur le littoral. Les aspects structurels, mais non fonctionnels, ont connu une certaine reprise au cours des dernières années. Des résultats similaires ont été obtenus dans deux grottes de Vintimille (Italie), régulièrement surveillées entre 2010 et 2015 pour évaluer l'impact de la construction d'un port touristique (Nepote *et al.*, 2017).

D'importants changements temporels ont également été documentés dans les grottes marines d'Espagne. La comparaison du matériel photographique recueilli en 1978 et 2016 au plafond et au fond de la grotte submergée en forme de tunnel Túnel del Dofí, un lieu de plongée sous-marine populaire aux îles Medes (Catalogne), a révélé des changements importants dans la structure de la communauté benthique (composition et abondance). Plus spécifiquement, les formes de croissance tridimensionnelles (par exemple le corail rouge *C. rubrum* et les bryozoaires *Scrupocellaria* sp. et *Reteporella grimaldii*) ont diminué en abondance, avec une augmentation parallèle des éponges incrustantes et des chambres à air sur les plafonds (de 0,7 % en 1978 à 9,07 % en 2016), causée par les bulles d'air exhalées par les plongeurs (Burgués *et al.*, 2016).

Plus récemment, l'étude du benthos sessile dans la grotte immergée de Cerro-Gordo (Grenade, Espagne), sur une décennie (2007 à 2016), à l'aide de descripteurs taxonomiques et morphologiques (c'est-à-dire les principaux groupes taxonomiques et formes de croissance, respectivement), a révélé une importante variabilité temporelle de la structure et de la morphologie des communautés dans les secteurs externes et internes des grottes (Sempere-Valverde *et al.*, 2019). Au cours de la période examinée, la couverture d'éponges a diminué, tandis que celle des polychètes et des brachiopodes a augmenté, en particulier dans le secteur intérieur sombre. Dans le secteur semi-obscur des grottes, les morphologies en dôme ont également diminué au fil du temps.

L'absence de longues séries chronologiques décrivant l'état écologique passé de l'habitat des grottes marines dans plusieurs régions méditerranéennes (par exemple, les sous-régions de l'est et du sud), est un obstacle majeur à la surveillance et à l'évaluation des impacts potentiels et des changements de leur état écologique (Gerovasileiou *et al.*, 2016c ; CAR/ASP - Environnement des Nations Unies /MAP & OCEANA, 2017, Sempere-Valverde *et al.*, 2019).



Dark cave biocoenosis dominated by serpulids and sponges (e.g. *Plakina* spp.).
© V. Gerovasileiou



Scleractinian facies (*Hoplangia durotrix* and *Leptopsammia pruvoti*) and sponges in a cave entrance.
© V. Gerovasileiou

8. BIODIVERSITE

Dès les premières études biologiques pionnières dans les grottes marines de la Méditerranée, il est devenu évident qu'elles abritent de riches communautés benthiques et plusieurs espèces jusqu'alors non décrites (voir chapitres 3 et 4). La monographie historique "Biologie der Meereshöhlen" du zoologiste autrichien Rupert Riedl (1966), qui a fourni une première synthèse des connaissances existantes, a répertorié un total de 905 taxons des grottes marines méditerranéennes, estimant que la diversité globale pourrait atteindre 2000 espèces. Beaucoup de ces taxons (529 taxons appartenant à 32 groupes principaux) ont été enregistrés au cours de l'"Expédition Tyrrhénie", qui s'est concentrée principalement dans les grottes marines de la mer Tyrrhénienne. Quelques décennies plus tard, une monographie sur les informations existantes sur les grottes marines d'Italie, comprenant des chapitres sur les différents groupes taxonomiques, a été publiée par Cicogna *et al.* (2003). Plus récemment, un certain nombre de revues, de méta-analyses, de listes de contrôle et d'études à grande échelle sur le biote des grottes marines ont été publiées pour des taxons particuliers, tels que les éponges (par exemple Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; Manconi *et al.*, 2013 ; Grenier *et al.*, 2018) et les poissons (Bussotti *et al.*, 2015), pour l'ensemble de la Méditerranée (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2014) ou des régions particulières (Gerovasileiou *et al.*, 2015a). Cette dernière étude, qui a combiné des informations provenant de 62 sources bibliographiques avec des données provenant de la recherche primaire dans 23 grottes marines, en se concentrant sur la Méditerranée orientale, a répertorié 520 taxons appartenant à 34 groupes.

8.1 Diversité globale et modèles régionaux

L'aperçu de 312 sources de littérature (à comité de lecture et littérature grise) a montré que 2267 taxons appartenant à 58 groupes taxonomiques ont été signalés à partir de ≈350 grottes marines (pour la plupart semi-submergées et/ou peu profondes) dans 15 pays méditerranéens. Cependant, comme prévu, toutes les zones et tous les groupes taxonomiques méditerranéens n'ont pas bénéficié du même effort. La majorité des grottes étudiées (93 %) étaient situées sur les côtes nord de la Méditerranée, l'Italie, la France et l'Espagne étant les principaux pays où des recherches sur les grottes marines ont été menées (121, 86 et 52 études, respectivement). Comme expliqué précédemment (voir chapitre 3), ce sont les principaux pays où la recherche biologique sur les grottes marines a débuté en mer Méditerranée. Les éponges sont de loin le groupe le plus étudié (160 études), suivi par les anthozoaires (87), les polychètes (63), les bryozoaires (60), les décapodes (42), les bivalves (42) et les poissons (40) (Tableau 8.1). Très peu d'études ont examiné les microbes, les taxons planctoniques et divers "petits" groupes, tels que la méio- et la macrofaune des substrats mous. Le nombre d'espèces par groupe taxonomique et par zone marine était positivement corrélé à l'effort de recherche, exprimé par le nombre d'études et de grottes explorées (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; 2014). La recherche dans un plus grand nombre de grottes marines dans différentes zones méditerranéennes devrait entraîner une augmentation du nombre d'espèces connues, en particulier au sein des groupes "discrets" (Bianchi, 2007).

Tableau 8.1 Nombre d'études et de grottes marines par zone méditerranéenne et groupe taxonomique. La proportion du nombre de taxons dans les grottes marines par rapport à la diversité totale de la Méditerranée pour chaque groupe taxonomique a été calculée sur la base des données de Coll *et al.* (2010), Rosso & Di Martino (2016). AL, mer d'Alboran ; CC, côte catalane ; BS, mer des Baléares ; SS, mer de Sardaigne ; FC, côte française ; LS, mer de Ligurie ; TS, mer Tyrrhénienne ; TC, détroit siculo-tunisien ; AN, Adriatique Nord ; AS, Adriatique Sud ; IS, mer Ionienne ; NA, Égée Nord ; SA, Égée Sud ; LB, bassin du Levant ; CE, zone d'entrée des grottes ; SD, zone des grottes semi-obscur ; D, zone des grottes obscures. Mise à jour de Gerovasileiou & Voultsiadou (2014) et Gerovasileiou (2014) avec des données récentes pour Foraminifera, Porifera, Bryozoa, Echinodermata, Tunicata et Poissons.

Groupe taxonomique	Zones méditerranéennes												Zone de grottes				Nombre d'études	Nombre de taxons	Proportion de diversité méditerranéenne (%)
	AL	CC	BS	FC	LS	SS	TS	TC	AN	AS	IS	NA	SA	LB	CE	SD	D		
Bactéries							+		+						1	10	7	12	-
Bacillariophycées							+									5	1	5	0.7
Foraminifères		+	+	+		+	+				+	+	+		7	8	18	90	15
Myozoaires											+					1	1	1	-
ciliophores											+				11	16	2	20	-
Radiozoaires											+				2	2	1	2	-
Phéophycées			+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		33	2	19	33	12.2
Chlorophytes		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		27	4	24	27	14.2
Rhodophytes		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	169	30	31	169	25.7
Porifère	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	137	213	160	329	48
Hydrozoaires		+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	49	60	33	108	23.6
Scyphozoaires		+	+						+			+			2	2	2	4	20
Anthozoaires	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	24	26	87	49	29.7
Ctenophores					+							+				1	3	1	3.3
Platyhelminthes							+		+			+			3	4	2	36	4
Nemertes							+		+		+				3	3	2	9	5.2
Nematodes																	3	37	5.3
Rotifères																	1	2	3.4
Kinorhynques							+		+								1	1	3.6
Priapulions										+						1	1	1	20
Gastrotriches										+	+					16	2	16	9.7
Entoproctes				+					+		+						4	4	21.1
Copépodes			+	+		+			+		+				49	38	17	113	28
Ostracodes				+			+									1	2	8	1.6
Cirripèdes				+	+		+		+		+				1	1	13	7	17.5
Décapodes	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	23	43	42	73	19,1
Mysides		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		6	6	22	21	20,6

Groupe taxonomique	Zones méditerranéennes													Zone de grottes				Nombre d'études	Nombre de taxons	Proportion de diversité méditerranéenne (%)
	AL	CC	BS	FC	LS	SS	TS	TC	AN	AS	IS	NA	SA	LB	CE	SD	D			
Thermosbaenacés			+														1	1	1	20
Facetotecta											+						1	1	1	-
Tanaidacés	+		+	+			+		+							3	4	6	6	14
Pentastomida											+						1	1	1	-
Isopodes	+			+			+		+		+	+			2	7	6	11	15	9,1
Leptostracés			+														1	2	1	16,7
Amphipodes	+	+	+	+	+		+					+			26	59	30	18	83	18.5
Cumacés	+			+			+									2	5	6	6	6.1
Branchiopodes											+				3	4	3	1	4	-
Pycnogonide			+	+			+								1	3	1	3	9	20
Acaréens							+											2	5	-
Insectes (marins)											+				1	1		1	1	0.4
Oligochaeta							+											4	2	-
Polychètes	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	86	186	113	63	262	23.3
Siponcles			+	+			+		+			+			2	5	3	9	6	16.7
Echiuriens			+		+				+			+			1		1	3	1	16.7
Polyplacophores				+			+								5			7	7	22.6
Gastropodes		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	68	76	39	37	134	8.6
Bivalves		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	31	41	29	42	90	22.5
Caudofovéates							+									1		1	1	3.4
Céphalopodes					+				+			+			3	2		3	3	4.6
Tardigrades			+	+			+			+	+						1	3	31	40.3
Bryozoaires	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	121	168	132	60	228	41
Brachiopodes	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+		7	8	20	9	64.3
Phoronidiens												+			1			1	1	20
Chétognathes				+		+					+				1	1	5	3	5	25
Pterobranches			+	+													1	1	1	20
Echinodermes		+	+	+	+		+	+	+		+	+	+		17	21	17	29	35	22.7
Tuniciers		+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	24	24	13	34	44	19.2
Poissons		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	45	46	29	40	96	14.8
Mammifères	+										+	+	+	+	1	1	1		1	4.3
Nombre d'études	12	15	31	87	21	12	67	17	28	15	40	24	16	27				312		
Nombre de grottes	12	4	31	47	25	16	58	18	27	27	41	11	36	17						
Nombre de taxons	70	287	408	670	141	252	897	180	383	154	711	314	161	178	985	1120	844		2267	13.3%

La plupart des taxons ont été signalés dans la zone semi-obscur des grottes marines (1120), suivie de l'entrée (985) et de la zone sombre (844), tandis que pour 510 taxons, la zone n'a pas été précisée dans les sources bibliographiques¹³ (tableau 8.1). Les macroalgues (principalement des rhodophytes) dominent en termes de richesse en espèces dans la zone d'entrée (23% des espèces) tandis que les éponges dominent dans les zones semi-obscur et sombres (19% et 22,4%, respectivement). Les bryozoaires et les polychètes faisaient également partie des groupes les plus riches dans toutes les zones. Un total de 332 taxons a été enregistré dans les sédiments du fond des grottes et 53 taxons dans les grottes ancialines/marginales¹⁴.

8.2. Biote des grottes marines

Cette section vise à fournir un aperçu des connaissances existantes (modèles de diversité, taxons¹⁵ fréquemment enregistrés, etc.) sur la biodiversité des grottes marines méditerranéennes pour les principaux groupes taxonomiques (Tableau 8.1).

• Prokaryotes

La diversité microbienne des grottes marines de la Méditerranée a été très peu étudiée, ce qui ne permet pas de décrire des modèles de diversité généraux. La plupart des études disponibles concernent les tapis microbiens de la célèbre Grotta Azzurra et Grotta Sulfurea en Italie (par exemple Mattison *et al.*, 1998 ; Canganella *et al.*, 2002 ; 2007), et plus récemment, les grottes et cavités marines de l'île de Zante, en Grèce (Polymenakou *et al.*, 2018) (voir sous-section 6.1.3.3). Des tapis microbiens ont également été signalés dans des sédiments riches en matières organiques qui s'accumulent dans des grottes marines peu profondes à Ventimiglia (Italie), à la suite de perturbations (Nepote *et al.*, 2017) et dans une grotte peu profonde de la mer Égée du Nord (Daskalaki *et al.*, 2018).

• Macroalgues

Les macroalgues peuvent être très abondantes dans la zone d'entrée des grottes marines et, dans certains cas, les espèces sciaphiles pénètrent plus loin dans les secteurs semi-obscur des grottes, mais avec une couverture mineure (Riedl, 1966 ; Cinelli *et al.*, 1977 ; Bianchi, 2003 ; Alongi *et al.*, 2012 ; Gerovasileiou *et al.*, 2017). Un nombre considérable de taxons de macroalgues ont été signalés dans les grottes marines de la Méditerranée, en particulier 27 Chlorophytes, 33 Phéophycées et 169 Rhodophytes. Les espèces les plus fréquemment signalées (toutes dans plus de 10 grottes) étaient

les chlorophytes *Palmophyllum crassum*, *Flabellia petiolata*, *Halimeda tuna*, *Valonia macrophysa* ; les phéophytes *Halopteris filicina* et *Dictyota dichotoma* ; et les rhodophytes *Peyssonnelia squamaria*, *Lithophyllum stictiforme*, *Peyssonnelia rubra*, *Plocamium cartilagineum* et *Sphaerococcus coronopifolius*.

• Foraminifères

Le foraminifère le plus largement signalé dans les grottes marines de la Méditerranée est *Miniacina minacea* (dans >20 grottes), qui est une espèce benthique sessile, clairement visible à l'œil nu. Elle peut couvrir jusqu'à 1 % de la couverture biotique totale sur des substrats durs à l'intérieur des grottes marines (Dimarchopoulou *et al.*, 2018) et, avec d'autres taxons, elle contribue à la formation de bioconstructions (Ballesteros, 2006 ; Sanfilippo *et al.*, 2015 ; voir la sous-section 6.3.2). Très peu d'études fournissent des informations éparses sur les foraminifères benthiques (par exemple, Riedl, 1966 ; Rosso *et al.*, 2019) ou planctoniques (par exemple, Moscatello & Belmonte, 2007), dans la plupart des cas identifiés à des niveaux taxonomiques supérieurs (par exemple, la famille, l'ordre). Lors du dernier recensement de la biodiversité des grottes marines méditerranéennes, 14 taxons de foraminifères au total ont été recensés. Toutefois, une étude récente menée dans la grotte de Bel Torrente en Sardaigne (Italie) par Romano *et al.* (2018) a permis de recenser 106 espèces de foraminifères dans les sédiments des grottes, dont 76 étaient représentées à la fois par des spécimens morts et vivants. Par conséquent, la diversité connue des foraminifères des grottes marines de la Méditerranée devrait être d'environ 90 taxons (en ne considérant que les espèces vivantes).

• Eponges

Porifera est l'un des embranchements les plus abondants et les plus riches en espèces des grottes marines de la Méditerranée (Sarà, 1962b ; Pouliquen, 1972 ; Corriero *et al.*, 2000 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012, 2016 ; Manconi *et al.*, 2013 ; Grenier *et al.*, 2018). Au total, 329 espèces d'éponges de toutes les classes (279 Demospongiae, 29 Calcarea, 20 Homoscleromorpha et 1 Hexactinellida), qui constituent 48 % de la diversité des éponges de la Méditerranée, ont été recensées dans au moins 185 grottes marines (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 et données non publiées). Certains taxons semblent être très représentés dans l'habitat des grottes marines, comme les homoscléromètres (par exemple *Oscarella* spp. et *Plakina* spp.), les dictyocératides et les lithistes. Une forte proportion

¹³ Par conséquent, les cellules vides pour les zones de la grotte dans le tableau 8.1 n'indiquent pas nécessairement une absence

¹⁴ Seules les couches marines et d'eau saumâtre ont été considérées dans l'étude.

¹⁵ Espèces signalées dans un nombre considérable de grottes marines, à l'échelle méditerranéenne, selon les données de la base de données sur la biodiversité des grottes marines méditerranéennes de Gerovasileiou & Voultsiadou (2012, 2014). L'ordre des espèces au sein de chaque groupe taxonomique est présenté par un nombre décroissant d'enregistrements. Chaque enregistrement représente une occurrence dans une différente grotte marine méditerranéenne. Toutes les zones de la grotte, de l'entrée à la zone sombre intérieure, ont été considérées.

des éponges des grottes marines sont des espèces endémiques de la Méditerranée (41 %), y compris des espèces rares ayant une aire de répartition étroite, des espèces reliques (par exemple *Petrobiona massiliana*), des fossiles vivants (par exemple des lithistes) et plus de 30 espèces exclusives des grottes (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; Grenier *et al.*, 2018 ; Lage *et al.*, 2018 ; 2019). En outre, plusieurs espèces d'eaux profondes ont été trouvées dans des grottes marines sombres, comme le cladhorizide carnivore *Lycopodina hypogea* et l'hexactinellide *Oopsacas minuta* (Vacelet *et al.*, 1994 ; Vacelet & Boury-Esnault, 1995). Les éponges les plus fréquemment observées (dans >30 grottes) dans les grottes méditerranéennes sont les démosponges *Agelas oroides*, *Petrosia ficiformis*, *Spirastrella cunctatrix*, *Ircinia variabilis*, *Phorbas tenacior*, *Crambe crambe*, *Chondrosia reniformis*, *Axinella damicornis*, *Spongia virgultosa*, *Acanthella acuta*, *Penares euastrum*, *Terpios gelatinosa*, *Aaptos aaptos*, *Diplastrella bistellata*, *Haliclona mucosa*, *Erylus discophorus*, *Aplysilla rosea*, *Haliclona sarai*, *Ircinia oros*, *Cliona viridis*, *Penares helleri* et *Spongia officinalis* ; les éponges calcaires *Clathrina coriacea* et *P. massiliana* ; et l'homosclérosomorphe *Oscarella lobularis*. En raison du manque de lumière et de la concurrence des algues, les éponges, qui sont généralement des animaux sciaphiles, transforment les grottes marines en un véritable "royaume des éponges", avec un maximum de 86 taxons enregistrés dans une seule grotte (Grotte du Figuier, Marseille). Néanmoins, la plupart des espèces (67 %) ne sont connues que de 1 à 5 grottes, avec 34,5 % signalés dans une seule grotte, ce qui indique la fragmentation et l'individualité de l'habitat des grottes (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012).

• Cnidaïres

Au total, 161 espèces de cnidaïres ont été signalées dans les grottes marines de la Méditerranée (49 Anthozoaires, 108 Hydrozoaires et 4 Scyphozoaires). Les Anthozoaires représentent le taxon le plus abondant et le plus répandu dans les grottes marines, où ils peuvent former des faciès denses, notamment sur les plafonds et les parois de la zone semi-obscurité des grottes, comme (a) les scléractiniaïres *Leptopsammia pruvoti*, *Madracis pharensis* (très abondants en Méditerranée orientale), *Hoplangia durotrix*, *Polycyathus muelleri*, *Caryophyllia inornata* et *Astroides calycularis* (principalement dans le sud-ouest de la Méditerranée), dont certains peuvent également être abondants dans les secteurs plus sombres, (b) le corail rouge *Corallium rubrum*, qui est plus commun dans le nord-ouest de la Méditerranée ; et (c) *Parazoanthus axinellae*, qui peut être abondant dans les entrées de grottes ou dans les tunnels semi-obscurité à forte hydrodynamique (Pérès, 1967 ; Zibrowius, 1978 ; Gili & Ballesteros, 1991 ; Gerovasileiou *et al.*, 2015a ; voir sous-section 5.3.1). En outre, des

faciès gorgones (par exemple *Eunicella cavolini* et *Paramuricea clavata*) peuvent se développer à l'entrée des grottes, principalement en Méditerranée occidentale (voir sous-section 4.2.4). L'anémone la plus commune dans les grottes marines, *Cerianthus membranaceus*, se trouve souvent sur les sédiments du fond des grottes, dans les zones semi-obscurité et sombres. Les hydroïdes préfèrent les secteurs des grottes où l'eau circule bien, comme les entrées ou les tunnels semi-obscurité (par exemple, Riedl, 1966 ; Balduzzi *et al.*, 1989 ; Bianchi & Morri, 1994 ; Morri *et al.*, 2009). Les espèces d'hydroïdes les plus fréquemment observées dans les grottes marines de la Méditerranée sont *Clytia linearis* (migrateur lessivé), *Campanularia hincksii*, *Clytia hemisphaerica*, *Obelia dichotoma*, *Eudendrium racemosum* et *Antennella secundaria* (toutes observées dans >10 grottes). Il est intéressant de noter que 8 hydroïdes non indigènes ont été signalés dans des grottes (Gerovasileiou *et al.*, 2016c), principalement dans la mer Levantine (Morri *et al.*, 2009), le *C. linearis* circumtropical étant le plus répandu dans toute la Méditerranée.

• Annélides

Un nombre élevé d'espèces de polychètes (262) a été enregistré dans les grottes marines de la Méditerranée, principalement sur des substrats durs. Les espèces les plus fréquemment signalées appartiennent aux familles des Serpulidés (par exemple *Protula tubularia*, *Serpula vermicularis*, *Semivermilia crenata*, *Filogranula annulata*, *Spiraserpula massiliensis*, *Vermiliopsis labiata*, *Josephella marenzelleri*, *Filograna implexa*) et des Syllidés (e. g. *Trypanosyllis zebra*, *Syllis hyalina*, *Haplosyllis spongicola*, *Syllis variegata*), qui se développent sur des substrats durs (tous répertoriés dans >10 grottes). Bien qu'aucune de ces espèces ne soit exclusive aux grottes (Belloni & Bianchi, 1982), certains serpulidés peuvent être considérés comme typiques de l'habitat des grottes, tels que *Serpula cavernicola*, *Spiraserpula massiliensis* et *Vermiliopsis monodiscus* (Zibrowius, 1968 ; Fassari & Mollica, 1991 ; Bianchi & Sanfilippo, 2003 ; Sanfilippo *et al.*, 2017). Les autres serpulidés trouvés dans les grottes marines ont été classés en quatre groupes écologiques principaux : taxons sciaphiles/coralligènes, taxons d'eau profonde, taxons de plateau peu profond et taxons de plateau (Rosso *et al.*, 2013b ; Sanfilippo *et al.*, 2017). Les serpulidés sont généralement le taxon le plus abondant, en termes de couverture, dans la biocénose des grottes sombres, où certaines espèces ont tendance à s'agréger et à former des bioconstructions (voir sous-section 5.3.2). Environ 60 taxons de polychètes ont été signalés dans les sédiments des grottes, les espèces les plus fréquemment signalées étant *Chrysopetalum debile* et *Sabella spallanzanii* (dans >5 grottes). D'autres espèces ont été trouvées en abondance dans des grottes particulières (par

exemple *Levinsenia gracilis* dans la Grotta Azzurra de Capo Palinuro, en Italie ; voir la sous-section 5.4.1). Toutefois, le petit nombre d'études axées sur le macrobenthos des substrats mous ne permet pas de généraliser les schémas de diversité.

• Divers "petits" taxons

Une grande variété de petits groupes taxonomiques planctoniques, macro- et méiobenthiques (pour les crustacés, voir ci-dessous) sont représentés dans les grottes marines de la Méditerranée (Tableau 8.1). En raison de la rareté des études sur les macro- et méiofaune à substrat mou et les assemblages de zooplancton (voir les sous-sections 5.4.1 et 5.4.2), il existe peu d'informations sur leur diversité dans cet habitat particulier. Toutefois, 40 % de la faune méditerranéenne de tardigrade a été signalée dans des grottes marines d'Italie (par exemple, de Zio Grimaldi & Gallo D'Addabbo 2001), tandis que de nombreuses nouvelles espèces appartenant à de "petits" groupes d'invertébrés ont été trouvées dans les sédiments mous de grottes marines d'Italie et de France (Casanova, 1986 ; Villora-Moreno, 1996 ; Fregni *et al.*, 1998 ; Gallo D'Addabbo *et al.*, 2001 ; Todaro & Shirley, 2003). Bien que ces espèces n'aient pas été trouvées dans d'autres habitats jusqu'à présent, il n'est pas certain qu'il s'agisse d'espèces exclusives des grottes ou des eaux profondes (Zeppilli *et al.*, 2018). Il s'agit notamment des troglodytes priapulides *Tubiluchus*, des gastrotriches *Urodasys acanthostylis*, des tardigrades *Parastygarctus mediterranicus*, des trionyches *Pseudostygarctus rugosus* et *Trogloarctus*, et du chaetognath *Spadella ledoyeri*.

• Arthropodes

Un total de 355 arthropodes de plusieurs groupes taxonomiques, principalement des crustacés, ont été signalés jusqu'à présent dans les grottes marines et ancianlines de la Méditerranée (Tableau 8.1). Les groupes comptant le plus grand nombre d'espèces sont les Copépodes (113), les Amphipodes (83), les Décapodes (73), les Mysidés (21) et les Isopodes (15), tous les autres groupes comprenant moins de 10 taxons. Les espèces les plus fréquemment signalées (dans plus de 10 grottes) étaient les décapodes *Stenopus spinosus*, *Herbstia condyliata*, *Palinurus elephas*, *Palaemon serratus*, *Dromia personata*, *Galathea strigosa*, *Plesionika narval* et *Scyllarus arctus*, et les mysidacés *Hemimysis margalefi*, *Hemimysis speluncola* et *Siriella jaltensis*. Ces espèces se déplacent à l'extérieur et à l'intérieur des grottes, les deux premiers mysidacés formant des colonies, jouant ainsi un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème des grottes marines (voir les paragraphes 6.1.3 et 6.2). Le nombre élevé d'espèces de copépodes dans les grottes méditerranéennes provient essentiellement d'une étude sur les assemblages de zooplancton

de Grotta di Ciolo, en Italie (Moscatello & Belmonte, 2007) et d'une étude sur le méiobenthos à substrat mou de la grotte 3PP, en France (Janssen *et al.*, 2013). Néanmoins, les deux études ont répertorié un nombre considérable de taxons qui étaient soit indéterminés, soit identifiés uniquement à des niveaux taxonomiques supérieurs, qui n'ont pas été pris en compte dans le recensement de Gerovasileiou & Voultsiadou (2014). Il est intéressant de noter que 75 % des taxons trouvés par Janssen *et al.* (2013) n'ont pas été décrits et que plusieurs d'entre eux ont des affinités avec les eaux profondes. En outre, de nombreux nouveaux copépodes, décapodes et une espèce thermosébacée, probablement tous exclusifs aux grottes, ont été trouvés dans des grottes marines et ancianlines de la mer Adriatique et des îles Baléares (par exemple Pretus, 1990 ; Franssen, 1991 ; Jaume & Boxshall, 1996 ; Jaume, 1997 ; Jaume *et al.*, 1999). Plus récemment, l'étude moléculaire des mysidacés dans plusieurs grottes marines de différentes régions méditerranéennes par Rastorgueff *et al.* (2014) a révélé la présence d'au moins quatre taxons d'hémimystes cryptiques non décrits. Les résultats ci-dessus indiquent que des études supplémentaires sur la faune planctonique, hyperbenthique et méiobenthique dans les grottes marines et ancianlines permettraient de faire la lumière sur la nouvelle diversité des crustacés.

• Mollusques

Plusieurs études ont montré que les grottes marines méditerranéennes abritent une riche malaco-faune, et en particulier des (micro-)gastéropodes (par exemple Starmühlner, 1968 ; True, 1970 ; Cantone *et al.*, 1979 ; Cattaneo, 1981, 1982 ; Cattaneo-Vietti & Russo, 1987). Les mollusques sont représentés dans les grottes méditerranéennes par 235 espèces, principalement des gastéropodes (134) et des bivalves (90). Les autres classes sont représentées par moins de 10 espèces (7 Polyplacophora, 3 Cephalopoda et 1 Caudofoveata). Les espèces les plus fréquemment signalées sont le nudibranche *Peltodoris atromaculata*, qui broute les cyanobactéries de l'éponge *Petrosia ficiformis*, les bivalves bio-érosifs *Lithophaga lithophaga* et *Rocellaria dubia* (voir sous-section 6.3.2) et la lime épineuse *Lima lima* (toutes dans >10 grottes). Les gastéropodes protégés *Erosaria spurca* et *Luria lurida* sont plus souvent observés dans des grottes qu'ailleurs (Bianchi, 2003). Le gastéropode *Homalopoma sanguineum* a atteint une abondance inhabituellement élevée dans la grotte Y de Croatie (Radolović *et al.*, 2015). Une seule espèce de mollusque a été signalée exclusivement, jusqu'à présent, dans les grottes marines, à savoir le gastéropode *Hyalogyra zibrowii*, qui a été enregistré dans le fond vaseux, riche en *Posidonia detritus*, du secteur sombre de la grotte de Bagaud (Sud de la France), à 7 m de profondeur

et à 10 m de l'entrée (Warén *et al.*, 1997). Au total, 15 mollusques non indigènes (8 bivalves et 7 gastéropodes) ont été recensés dans les grottes marines méditerranéennes, principalement au Liban, tels que *Brachidontes pharaonis*, *Spondylus spinosus* et *Chama pacifica*, qui semblent avoir remplacé les bivalves indigènes formant un habitat qui étaient présents dans le passé (Crocetta *et al.* 2013a,b ; Crocetta & Russo 2013 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016c).

• Brachiopodes

Les brachiopodes ont une préférence particulière pour les grottes marines, qui se développent souvent en grandes populations au plafond des secteurs sombres (Logan *et al.*, 2004). Sur les 13-14 brachiopodes présents en mer Méditerranée, 9-10 (64-70%) ont été trouvés dans des grottes marines. Les espèces les plus fréquemment observées sont *Joania cordata*, *Argyrotheca cuneata*, *Novocrania anomala* (y compris les espèces douteuses *N. turbinata*), *Argyrotheca cistellula*, *Tethyrhynchia mediterranea* et *Megathiris detruncata*. La rhynchonellide *T. mediterranea* a été répertoriée et décrite pour la première fois dans des grottes marines du sud de la France et de la Tunisie (Logan & Zibrowius, 1994) et n'a pas été trouvée dans d'autres habitats jusqu'à présent. L'espèce *N. anomala* se trouve en nombre considérable, cimentée sur les parois et les plafonds sombres des grottes, contribuant également à la formation de bioconstructions (Logan *et al.*, 2004 ; Radolović *et al.*, 2015 ; Rosso *et al.*, 2019 ; voir sous-section 5.3.2). Plusieurs brachiopodes peuvent être trouvés dans les sédiments du fond de la grotte sous forme de thanatocoénoses, s'étant détachés du plafond de la grotte (Taddei Ruggiero, 1994).

• Bryozoaires

Les bryozoaires font partie du groupe dominant dans les grottes marines méditerranéennes, tant en termes de couverture que de richesse en espèces (Harmelin, 1985, 1986, 2000 ; Rosso *et al.*, 2019). En mer Méditerranée, les grottes marines sont l'habitat le plus riche en bryozoaires, avec 228 espèces (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2014 ; Rosso & Di Martino, 2016 ; Rosso *et al.*, 2019). La plupart des espèces sont des chélostomes (181), suivis des cyclostomes (37) et des cténostomes (10). Malgré leur petit nombre, les cténostomes sont représentés avec un pourcentage d'espèces légèrement plus élevé dans les grottes marines par rapport aux autres types d'habitats (4,5 contre <2 %), peut-être en raison de la disponibilité de micro-environnements spéciaux offerts par certaines éponges (Rosso & Di Martino, 2016). Dans les grottes, la couverture bryozoaires la plus élevée a été observée dans la zone de transition entre la biocénose des grottes semi-obscurées et sombres, où plusieurs taxons encroûtants forment des bioconstructions

nodulaires et en forme de crête, et créent ainsi une microstratification verticale (Harmelin, 1985, 2000, 2003 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Rosso *et al.*, 2013b, 2015, 2019 ; voir les sous-sections 5.3.2 et 6.3.2). Les espèces les plus fréquemment signalées dans les grottes marines de la Méditerranée (>10 grottes) sont les chélostomes *Myriapora truncata*, *Celleporina caminata*, *Crassimarginatella maderensis*, *Aetea truncata*, *Puellina radiata*, *Escharina vulgaris*, *Reteporella grimaldii*, *Chlidonia pyriformis*, *Caberea boryi*, *Cribrilaria innominata*, *Glabrilaria pedunculata*, *Fenestrulina malusii*, *Adeonella calveti*, *Escharoides coccinea*, *Margaretta cereoides*, *Reptadeonella violacea*, *Schizotheca fissa*, *Schizoretepora serratimargo* ; et les cyclostomes *Crisia sigmoidea*, *Dispirella hispida*, *Diplosolen obelium*, *Harmelinopora indistincta*, *Annectocyma major* et *Crisia pyrula*. Plusieurs espèces de bryozoaires ont été trouvées et décrites pour la première fois dans des grottes marines méditerranéennes (par exemple Hayward, 1974 ; Silén & Harmelin, 1976 ; Harmelin *et al.*, 2007 ; Rosso *et al.*, 2019). Selon Harmelin (1986), la faune bryozoaires des grottes sombres présente des affinités avec celle d'autres micro-habitats crevassés (par exemple, les concrétions coralligènes), les fonds de petits substrats durs et les habitats d'eaux profondes. Rosso *et al.* (2013b) ont distingué cinq catégories écologiques de bryozoaires dans les grottes marines de Sicile : les espèces des grottes, les taxons sciaphiles et/ou coralligènes, les taxons des eaux profondes, les taxons des eaux peu profondes et les taxons des plateaux. Des études récentes dans les grottes marines du Liban ont révélé la présence de taxons non indigènes et de nouvelles espèces ayant des affinités indo-pacifiques (Harmelin *et al.*, 2007, 2009, 2014a,b).

• Echinodermes

La faune d'échinodermes des grottes marines de la Méditerranée est représentée par 35 espèces au total. Les taxons les plus fréquemment signalés (>10 grottes) sont l'oursin *Arbacia lixula*, qui peut parfois entrer dans des grottes peu profondes, et l'ophiothrix fragile *Ophiothrix fragilis*. Les échinodermes sont rarement abondants dans les grottes, à l'exception de certains ophiurides (par exemple *Amphiura chiajei* ; voir sous-section 5.4.1). Le crinoïde *Antedon mediterranea* est abondant dans la Grotta Azzurra de Capo Palinuro, en Italie (Bianchi *et al.*, 1994 ; Cinelli *et al.*, 1994). La même espèce et l'oursin *Stylocidaris affinis* ont également été observés dans certaines grottes marines de Crète, en Grèce (V. Gerovasileiou, observations personnelles).

• Tuniciers

Au total, 44 espèces de tuniciers ont été recensées dans les grottes marines de la Méditerranée, principalement des Ascidiacées, à l'exception de

deux salpes indéterminées dérivées de l'extérieur (Moscatello & Belmonte 2007). Les ascidies les plus fréquemment signalées sont *Halocynthia papillosa* (18 grottes) et *Microcosmus vulgaris* (7). *Pyura vittata* a également été mentionnée comme une espèce typique de la biocénose des grottes semi-obscurées par Pérès (1967). L'espèce rare *Rhodosoma callense*, qui a la forme d'une boîte avec un couvercle articulé, a été trouvée et re-décrite, pour la première fois après sa première description au XIXe siècle, dans deux grottes marines de Marseille (France) par Monniot & Zibrowius (1999). Certaines espèces non indigènes (par exemple *Herdmania momus*, *Phallusia nigra* et *Symplegma brakenhielmi*) ont été enregistrées dans des grottes de la Méditerranée orientale (Gewing *et al.* 2014 ; Gerovasileiou *et al.*, 2016c ; voir Encadré 2.1). Les ascidies sont rarement abondantes dans les grottes, bien que certaines espèces coloniales (par exemple *Clavelina* spp.) puissent localement former des plaques (Bianchi, 2003).

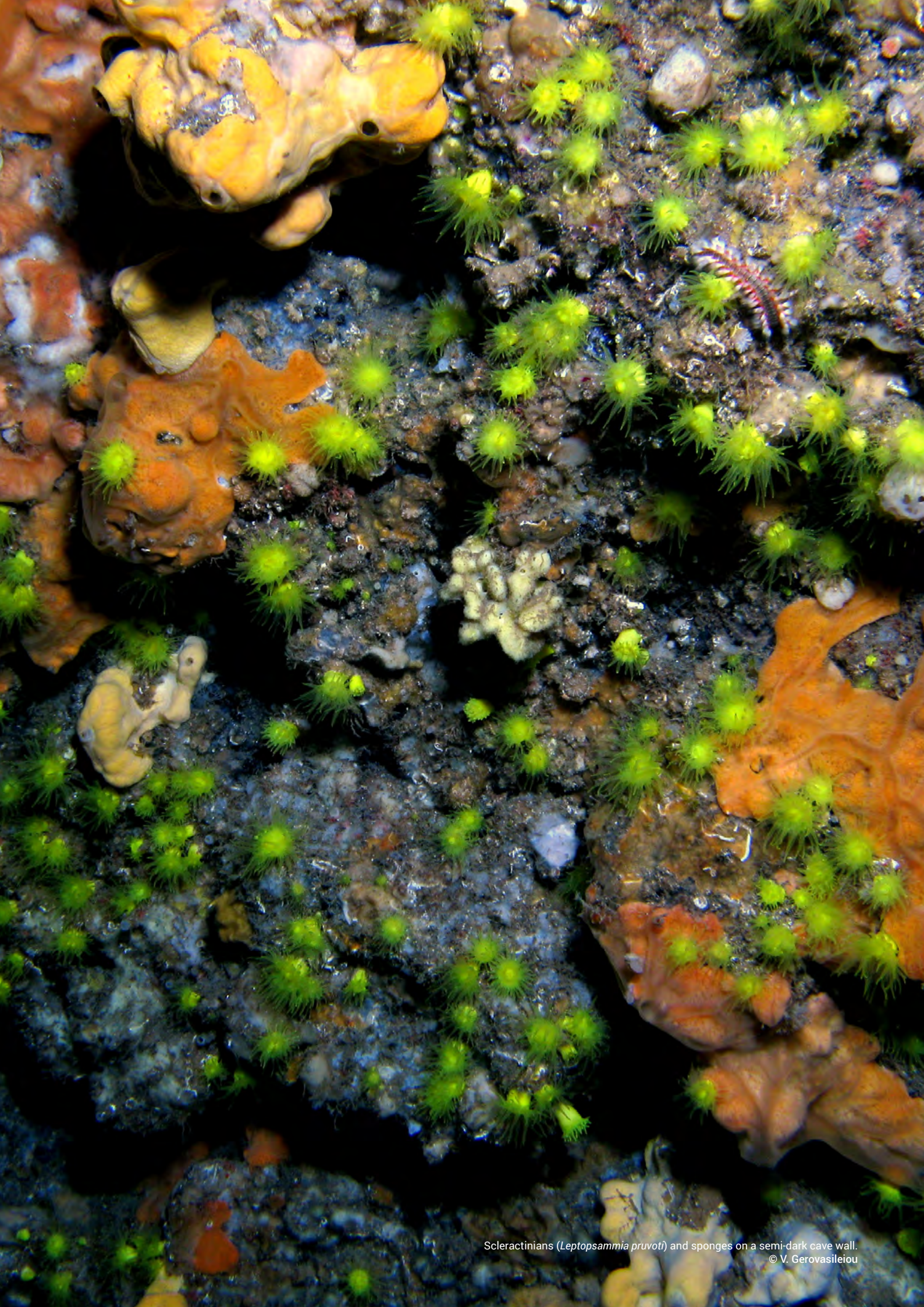
• Poissons

Les grottes marines de la Méditerranée sont utilisées comme abris par plusieurs poissons (Riedl, 1966 ; Bussotti *et al.*, 2002, 2003, 2015, 2017 ; Bussotti & Guidetti, 2009 ; Gerovasileiou & Voutsiadou, 2014 ; Gerovasileiou *et al.*, 2015a,b). Environ 100 espèces de poissons ont été signalées dans différents secteurs des grottes marines de la Méditerranée, y compris des visiteurs sporadiques. Selon Bussotti *et al.* (2015, 2017), les poissons des grottes marines peuvent être classés en trois grandes catégories écologiques : (1) les espèces qui vivent typiquement dans les grottes marines, telles que *Gammogobius steinitzi*, *Grammonus ater* et *Didogobius splechnai* ; (2) les espèces associées à des habitats cryptiques (par exemple les crevasses et fissures), également fréquemment trouvées dans les grottes, telles que *Apogon imberbis*, *Conger conger*, *Corcyrogobius liechtensteini*, *Epinephelus marginatus*, *Scorpaena maderensis* (plus commun en Méditerranée orientale), *S. notata*, *S. porcus*, *Sciaena umbra*, *Serranus cabrilla*, *S. scriba*, *Phycis phycis* et *Thorogobius ephippiatus* ; et (3) plusieurs espèces néctobenthiques habitant les récifs rocheux que l'on peut trouver occasionnellement dans les grottes, mais généralement près de l'entrée (par exemple *Coris julis*, *Diplodus* spp, *Sarpa salpa* et *Symphodus* spp.). Le poisson cardinal *A. imberbis* est de loin l'espèce la plus fréquemment signalée et la plus

abondante dans les grottes marines, contribuant à atténuer l'épuisement trophique par ses migrations nycthémérales à l'intérieur et à l'extérieur (voir la sous-section 6.1.3.1). Parmi les plus récents ajouts à la faune piscicole des grottes méditerranéennes, on trouve le sébaste, *Scorpaenodes arenae*, des eaux profondes de Messine qui a été photographié pour la première fois en plongée dans une grotte submergée (26-31 m) de l'île de Zante, en Grèce (Gerovasileiou & Bailly dans Tsiamis *et al.*, 2015), et des espèces non indigènes d'origine indo-pacifique (par exemple *Sargocentron rubrum* et *Pempheris rhomboideia*) dans des grottes de la Méditerranée orientale (Gerovasileiou *et al.*, 2016c).

• Oiseaux et mammifères

Certains oiseaux de mer qui habitent les côtes rocheuses trouvent souvent refuge, surtout au moment de la nidification, dans la partie phréatique de grandes grottes semi-submergées. Le phoque moine méditerranéen *Monachus monachus* est l'une des espèces les plus emblématiques qui vivent dans cet habitat. Bien qu'il existe des preuves de l'utilisation des grottes par l'espèce dans l'histoire, la bibliographie de ces deux derniers siècles indique une utilisation progressivement croissante des grottes côtières dont les entrées ont un accès humain limité. Il a donc été supposé que l'utilisation de cet habitat par l'espèce, pour se reposer, muer sa fourrure, mettre bas et allaiter son petit, a été une adaptation à l'intense persécution humaine à laquelle elle a été exposée depuis l'Antiquité classique. L'espèce utilise des grottes côtières avec des entrées sous-marines ou semi-submergées, à condition que celles-ci soient caractérisées par des plages internes émergées ou des plates-formes rocheuses sur lesquelles l'espèce peut s'échouer (Reijnders *et al.*, 1997). Les grottes utilisées par les phoques moines à des fins de reproduction ont des caractéristiques spécifiques, elles doivent être bien protégées du vent et des vagues et des perturbations humaines afin de garantir la survie des petits. Cela implique la présence de facteurs tels que : une entrée avec une barrière de protection contre les fortes vagues, un long couloir d'entrée, une piscine interne peu profonde et bien abritée, des plages toujours au-dessus du niveau de la marée haute, une chambre avec une large plage ou avec une plage très inclinée (Gücü *et al.*, 2004 ; Karamanlidis *et al.*, 2004 ; Dendrinis *et al.*, 2007).



Scleractinians (*Leptosammia pruvoti*) and sponges on a semi-dark cave wall.
© V. Gerovasileiou



The shrimp *Palaemon serratus* is one of the most common decapod species in marine caves.
© V. Gerovasileiou

9. VALEUR DE CONSERVATION ET MENACES ACTUELLES

9.1. Valeur de conservation

Les grottes marines sont reconnues comme des "habitats refuges" ou des "réservoirs de biodiversité" de grande valeur pour la conservation, abritant une riche biodiversité (40-65% de la diversité des éponges, bryozoaires, tardigrades et brachiopodes de Méditerranée), y compris un nombre considérable d'espèces rares, exclusives aux grottes, menacées, protégées et d'eaux profondes (Harmelin *et al.*, 1985 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012, 2014 ; Gerovasileiou *et al.*, 2015a ; Rosso & Di Martino, 2016). Parmi les espèces les plus emblématiques de ce type d'habitat, on trouve le phoque moine méditerranéen *Monachus monachus* et le corail rouge *Corallium rubrum*, tous deux inscrits comme espèces en danger (EN) dans la liste rouge des espèces menacées de l'UICN. La survie d'importantes populations de phoques dans le nord-est de la Méditerranée, en particulier dans la mer Égée, est liée à la disponibilité d'un grand nombre d'habitats caverneux appropriés sur les côtes et dans les zones insulaires de la région (Voultsiadou *et al.*, 2013), ainsi qu'à l'étendue du littoral des sites insulaires qui offrent une protection contre les perturbations humaines et les vents dominants. Étant donné que l'espèce a une période de lactation très prolongée (Pastor & Aguilar, 2003), les grottes marines représentent un habitat de grande valeur de conservation pour la survie de l'espèce. Le corail rouge a été traditionnellement considéré comme une espèce typique de la biocénose des grottes semi-obscurcs, où il peut former des faciès denses (Pérès & Picard, 1964). Des études récentes ont suggéré que l'habitat troglodyte offre une protection naturelle contre les éventuelles perturbations induites par l'homme, comme le montre la découverte de populations abondantes et saines, par rapport aux habitats exposés, dans les grottes de Marseille et de Corse (Garrabou *et al.*, 2001 ; Garrabou *et al.*, 2017). Plusieurs autres espèces protégées figurant à l'annexe II de la convention de Berne et dans le protocole ASP/DB de la convention de Barcelone sont couramment présentes dans les grottes, comme le corail orange *Astroides calycularis*, les gastéropodes *Erosaria spurca* et *Luria lurida*, la datte *Lithophaga lithophaga*, l'oursin *Centrostephanus longispinus*, la cigale de mer *Scyllarides latus* et le maigre brun *Sciaena umbra*. En outre, toutes les éponges protégées se trouvent également dans des grottes, y compris l'espèce d'eau profonde *Lycopodina hypogea*, qui a été décrite pour la première fois dans la célèbre grotte 3PP de Marseille (Vacelet & Boury-Esnault, 1996), et des espèces typiques des grottes, telles que l'éponge calcaire relique *Petrobiona massiliana* et la démoéponge *Aplysina cavernicola*. Les quatre éponges de bain méditerranéennes, énumérées à l'annexe III des conventions de Berne et de Barcelone, qui ont récemment été classées comme menacées au niveau

régional de la mer Égée (Gerovasileiou *et al.*, 2018), ont été signalées dans de nombreuses grottes marines (par exemple, *Spongia officinalis* est signalée dans plus de 30 grottes méditerranéennes ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; Manconi *et al.*, 2013).

Plusieurs taxons benthiques sont considérés, jusqu'à présent, comme exclusifs à cet habitat clé ; la plupart d'entre eux sont enregistrés à partir d'un petit nombre ou seulement d'une seule grotte marine (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012), bien que des recherches futures pourraient montrer que certains pourraient également être distribués dans d'autres habitats cryptiques ou en eaux profondes. Ainsi, les grottes marines ont été caractérisées comme des "laboratoires naturels" ou des "mésocosmes d'eau profonde" dans la zone littorale, car elles permettent un accès direct de l'homme à des conditions de type bathyal dans la zone de plongée sous-marine (Harmelin & Vacelet, 1997 ; voir sous-section 6.1.4). Outre les éléments de la faune des grottes et des fonds marins, les grottes marines abritent un pourcentage considérable de la faune endémique totale de la Méditerranée (par exemple 41 % des éponges endémiques de la Méditerranée ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012). Cela ne concerne pas seulement les taxons sessiles, mais aussi la faune mobile, comme les gobies rares *Corcyrogobius liechtensteini*, *Didogobius splechnai*, *Gammogobius steinitzi* et *Speleogobius trigloides*, qui vivent dans les grottes marines et autres habitats cryptiques (Bussotti *et al.*, 2015 et références dans ce document).

La présence de grottes sur les côtes rocheuses a été suggérée pour fournir des ressources supplémentaires aux poissons (par exemple, disponibilité de la nourriture, refuge contre les prédateurs, plaques de sable dans une matrice rocheuse) par rapport aux récifs rocheux sans grottes, ce qui affecte la richesse des espèces locales et les modèles de distribution (Bussotti & Guidetti, 2009 ; Bussotti *et al.*, 2015). Plusieurs poissons et crustacés qui cherchent un abri dans des grottes marines (par exemple pendant les saisons froides) ou les utilisent occasionnellement comme habitats de nourricerie, présentent un intérêt commercial (Gerovasileiou *et al.*, 2015a). En outre, des études récentes ont montré que le biote des grottes (par exemple, les taxons sessiles et les tapis microbiens) présentent un intérêt potentiel dans les domaines de la biotechnologie, en tant que sources de substances bioactives (Uriz *et al.*, 1991 ; Martí *et al.*, 2005 ; Turon *et al.*, 2009 ; Audoin *et al.*, 2013), mais aussi de la bioénergie et de la bioremédiation (Polymenakou *et al.*, 2018).

La biodiversité riche et unique des grottes marines, associée à leur complexité géomorphologique et à leur grande valeur esthétique, en font des "points chauds" populaires pour les activités récréatives marines

9.2. Menaces et impacts

Les grottes marines sont des écosystèmes fragiles, vulnérables aux perturbations tant naturelles qu'humaines (Giakoumi *et al.*, 2013 ; Rastorgueff *et al.*, 2015a). De violentes vagues de tempête peuvent parfois atteindre les parties intérieures des grottes, apportant des sédiments et des détritiques et abrasant les murs et les plafonds, entraînant ainsi la mortalité des organismes vivant dans les grottes. Il a été démontré que les vagues de chaleur marines, qui ne peuvent être considérées comme une perturbation naturelle, car le réchauffement actuel de l'eau de mer est principalement d'origine anthropique (Bianchi, 2007), entraînent des modifications importantes des composantes mobiles et sessiles de la communauté des grottes (Chevaldonné & Lejeune, 2003 ; Parravicini *et al.*, 2010 ; Costa *et al.*, 2018 ; Sempere-Valverde *et al.*, 2019).

Bien que difficiles d'accès, par rapport aux habitats de pleine mer, il y a de plus en plus de preuves d'impacts locaux causés par les activités humaines, comme la récolte illégale de corail rouge, la pêche au harpon (par exemple *Sciaena umbra* et *Phycis phycis*), l'urbanisation et la construction de structures côtières, les flux de déchets et les multiples visites non réglementées de bateaux touristiques et de plongeurs (Di Franco *et al.*, 2010 ; Guarnieri *et al.*, 2012 ; Giakoumi *et al.*, 2013 ; Rastorgueff *et al.*, 2015a ; Nepote *et al.*, 2017 ; Mačić *et al.*, 2018 ; Sempere-Valverde *et al.*, 2019). Les communautés benthiques sessiles dans les grottes marines ont un faible potentiel de rétablissement, car le développement de communautés à l'état "mature" pourrait prendre plus d'une décennie (Harmelin, 1980 ; Harmelin *et al.*, 1985 ; Rastorgueff *et al.*, 2015a ; voir chapitre 7). Plusieurs invertébrés sessiles à morphologie dressée, ainsi que leurs bioconstructions, ont une croissance lente, sont fragiles et donc très vulnérables aux dommages mécaniques causés par un contact involontaire avec des plongeurs, qui sont plus susceptibles de se produire dans des grottes et des surplombs. La remise en suspension des sédiments et l'accumulation de bulles d'air exhalées au plafond de la grotte peuvent également avoir des effets néfastes sur les filtres sessiles (Milazzo *et al.*, 2002 ; Lloret *et al.*, 2006 ; Di Franco *et al.*, 2010 ; Guarnieri *et al.*, 2012 ; Burgués *et al.*, 2016). Les constructions côtières (par exemple les jetées) modifient le transport des sédiments et peuvent provoquer des dépôts de sédiments dans la partie la plus intérieure des grottes, avec pour conséquence l'étouffement de la faune encroûtante (Nepote *et al.*, 2017 ; Montefalcone *et al.*, 2018).

Une autre menace potentielle pour les communautés de grottes marines méditerranéennes est liée à la propagation continue d'espèces non indigènes, en particulier dans les régions de l'est et du sud. Au total, 56 taxons non indigènes (NIS) et cryptogènes ont été signalés à ce jour dans une cinquantaine de grottes et

tunnels marins de la Méditerranée (Gerovasileiou *et al.*, 2016c), dont des mollusques (15), des cnidaires (9), des bryozoaires (7), des polychètes, des crustacés (6), des macroalgues, des poissons (3) et des tuniciers (2). La plupart de ces taxons (66 %) ont été trouvés dans des grottes du sud-est de la mer Levantine (principalement au Liban, par exemple Bitar dans Zenetos *et al.*, 2015), la navigation et la migration des Lessepsiens par le canal de Suez étant leurs principales voies d'introduction. Ces taxons ont été principalement signalés dans les zones d'entrée et les zones semi-obscurées des grottes et tunnels peu profonds et semi-submergés. L'impact de ces taxons sur les habitants des grottes n'a pas été étudié à ce jour. Néanmoins, leur présence dans la plupart des grottes marines étudiées de la mer Levantine, et l'explosion de la population de poissons exotiques (par exemple *Pempheris rhomboidea*) dans les grottes de cette zone devraient être étudiées et surveillées davantage (Gerovasileiou *et al.*, 2016c).

9.3. Priorités et suggestions en matière de conservation

Les communautés de grottes marines se caractérisent par un niveau élevé d'"individualité", généré par des caractéristiques topographiques spécifiques aux grottes (Bussotti *et al.*, 2006), mais aussi par une hétérogénéité biogéographique à grande échelle, avec plusieurs taxons rares et exclusifs aux grottes, enregistrés uniquement dans quelques grottes marines ou dans une seule (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; voir sous-section 5.1). Cela souligne la nécessité de protéger les grottes marines de différents types morphologiques dans différentes régions biogéographiques, afin de faire face à l'hétérogénéité à petite et à grande échelle, et de préserver ainsi une représentation maximale des aspects de la diversité (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012 ; Giakoumi *et al.*, 2013). Une priorité particulière devrait être accordée aux types de grottes particuliers ou aux grottes présentant des caractéristiques géomorphologiques et des micro-habitats susceptibles d'abriter des communautés uniques (par exemple, les grottes ancialines, les grottes marines avec des sources sulfureuses ou d'eau douce internes, celles qui ont un profil descendant ou des fosses verticales) ; les grottes abritant des espèces exclusives, reliques et rares (par exemple, les sténo-endémiques) ; les grottes abritant des espèces protégées, menacées et commerciales ; les grottes présentant une grande richesse en espèces et une diversité fonctionnelle. En outre, étant donné que les écosystèmes des grottes dépendent largement des apports trophiques externes et de l'approvisionnement en larves des environnements voisins (Harmelin *et al.*, 1985 ; Fichez, 1990b ; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1996 ; voir chapitre 6), il est important de sauvegarder le bon état écologique et de maintenir la connectivité avec les habitats voisins (par exemple, les récifs rocheux et les herbiers de posidonies) dans la planification de la conservation.



Sponge-dominated assemblage in a semi-dark cave biocoenosis.
© V. Gerovasileiou



10. LACUNES DES CONNAISSANCES SCIENTIFIQUES ET FUTURES ORIENTATIONS DE LA RECHERCHE

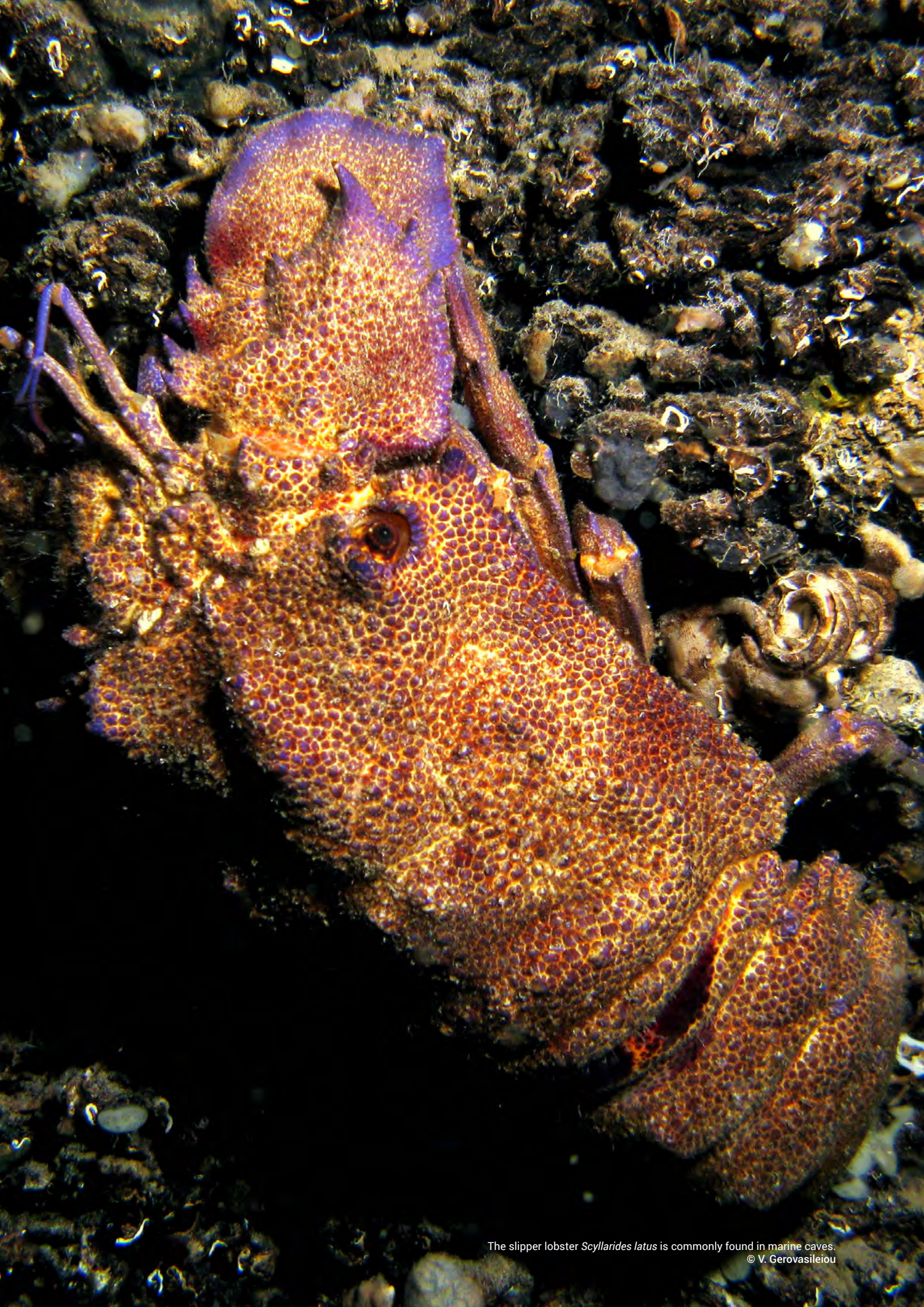
Malgré le fait que les grottes marines de la mer Méditerranée ont été étudiées pour leur faune de manière plus intensive que celles de toute autre zone océanique mondiale (Gerovasileiou & Voultsiadou, 2016), il existe encore des lacunes importantes dans nos connaissances concernant leur distribution, leur biodiversité, la structure et le fonctionnement des écosystèmes, leur dynamique, leur état écologique, leur impact et leur potentiel de gestion.

Des études antérieures sur les grottes marines méditerranéennes (Bianchi *et al.*, 1996 ; Cicogna *et al.*, 2003 ; Gerovasileiou & Voultsiadou, 2012, 2014 ; Gerovasileiou *et al.*, 2015a) ont montré que les informations sur leur distribution et leur biodiversité restaient très dispersées et fragmentées. En outre, au cours du processus de compilation des données des examens susmentionnés, plusieurs lacunes et limitations sont apparues, telles que : (i) le manque d'informations spatiales (coordonnées) et géomorphologiques (par exemple, la profondeur et le type de grotte) sur de nombreuses grottes marines ; (ii) plusieurs grottes ayant les mêmes toponymes (par exemple, Blue Cave/Grotta Azzurra) et des rapports sur des sites uniques avec des grottes multiples (nombre non spécifié) ; (iii) le manque d'informations écologiques (par exemple zone et profondeur de la grotte) sur plusieurs taxons enregistrés dans les grottes ; (iv) manque ou insuffisance de données sur des zones géographiques, des types de grottes et des taxons particuliers ; et (v) incohérences taxonomiques (par exemple, synonymes et éventuelles erreurs d'identification). Le développement récent de systèmes d'information en ligne sur la biodiversité en libre accès, tels que la base de données thématique du Registre mondial des espèces marines des grottes (WoRCS) (Gerovasileiou *et al.*, 2016b) et les synergies entre les initiatives parallèles, les (sous-)registres et les infrastructures régionales, fournissent les plateformes et les outils nécessaires pour cataloguer, contrôler la qualité et éventuellement mobiliser des ensembles de données (par exemple, des listes d'espèces géoréférencées et taxonomiquement mises à jour, accompagnées de métadonnées pertinentes). En outre, les initiatives de science citoyenne pourraient contribuer de manière significative à accroître la disponibilité des données sur la distribution et la biodiversité des grottes marines, et éventuellement

leur surveillance, en particulier dans les zones peu étudiées.

Sur la base des lacunes identifiées lors des aperçus précédents et actuels, il est recommandé que les futures recherches sur les grottes marines soient axées sur :

- Comblent les lacunes régionales en matière de connaissances, par exemple par des études de base et des inventaires dans les zones peu étudiées du sud et de l'est de la Méditerranée, telles que les côtes nord-africaines, égéennes et levantines.
- Comblent les lacunes thématiques concernant des groupes particuliers de biotes (par exemple, la diversité microbienne, les taxons de la méiofaune), les assemblages et formations de grottes (par exemple, la faune sédimentaire et les bioconstructions), les grottes profondes (dans la zone circalittorale et en eaux profondes) et les types de grottes particuliers (par exemple, les grottes ancialines et les grottes à activité hydrothermale, les suintements froids et les sources d'eau douce).
- Comprendre et surveiller la structure et le fonctionnement des écosystèmes (par exemple, les interactions biotiques) et revisiter les grottes étudiées précédemment afin d'évaluer les changements et les impacts potentiels causés par différents facteurs (par exemple, l'augmentation de la température de l'eau, les espèces non indigènes, les visites récréatives).
- Investir dans des approches multidisciplinaires et intégrées et dans le renforcement des capacités afin de mieux comprendre les interactions abiotiques-biotiques, les impacts ou même d'étudier les applications potentielles dans le cadre des secteurs de la croissance bleue (par exemple, la biotechnologie).
- Étudier et appliquer des options/protocoles de gestion et de restauration, à différentes échelles spatiales, afin d'atteindre les futurs objectifs de conservation.



The slipper lobster *Scyllarides latus* is commonly found in marine caves.
© V. Gerovasileiou

BIBLIOGRAPHIE

A

- Abbiati M, Airoidi L, Alvisi M, Bianchi CN, Cinelli F, Colantoni P, Morri C (1992) Preliminary observations on benthic communities in a submarine cave influenced by hydrothermal springs. *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 33: 25.
- Abbiati M, Airoidi L, Castelli A, Cinelli F, Southward AJ (1994) Preliminary observations on a dense population of *Phyllochaetopterus socialis* Claparède at the sulphurous water boundary in a Mediterranean submarine cave. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 162: 323-329.
- Abdulla A, Gomei M, Maison E, Piante C (2008) Status of Marine Protected Areas in the Mediterranean Sea, IUCN and WWF, Malaga and Paris, 152 p.
- Abel E (1959) Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoa. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 1-94.
- Airoidi L, Cinelli F (1997) Sources and biochemical composition of suspended particulate material in a submarine cave with sulphur water springs. *Marine Biology*, 128: 537-545.
- Akoumianaki I, Hughes JA (2004) The distribution of macroinfauna along a Mediterranean submarine cave with sulphur springs. *Cahiers de Biologie Marine*, 45: 355-364.
- Alcaraz M, Riera T, Gili JM (1986) *Hemimysis margalefi* sp. nov. (Mysidacea) from a submarine cave of Mallorca Island, western Mediterranean. *Crustaceana*, 50: 199-203.
- 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. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 172: 765-778.
- Alongi G, Cormaci M, Furnari G, Catra M (2012) Floristic macroalgal diversity in selected submarine caves located within two marine protected areas off Lampedusa Island and Sicily (Italy). *Botanica Marina*, 55: 387-397.
- Antonioli F, Silenzi S, Frisia S (2001) Tyrrhenian Holocene paleoclimate trends from spelean serpulids. *Quaternary Science Reviews*, 20: 1661-1670.
- Ape F, Arigo C, Gristina M, Genovese L, Di Franco A, Di Lorenzo M, Baiata P, Aglieri G, Milisenda G, Mirto S (2015) Meiofaunal diversity and nematode assemblages in two submarine caves of a Mediterranean Marine Protected Area. *Mediterranean Marine Science*, 17(1): 202-215.
- Arko-Pijevac M, Benac Č, Kovačić M, Kirinčić M (2001) A submarine cave at the Island of Krk (North Adriatic Sea). *Natura Croatica*, 10: 163-184.
- Audoin C, Bonhomme D, Ivanisevic J, de la Cruz M, Cautain C, Monteiro MC, Reyes F, Rios L, Perez T, Thomas OP (2013) Balibalosides, an original family of glucosylated sesterterpenes produced by the mediterranean sponge *Oscarella balibaloï*. *Marine Drugs*, 11: 1477-1489.

B

- Bakran-Petrcioli T, Radolović M, Petricoli D (2012) How diverse is sponge fauna in the Adriatic Sea? *Zootaxa*, 3172: 20-38.
- Bakran-Petrcioli T, Vacelet J, Zibrowius H, Petricoli D, Chevaldonné P, Rađa T (2007) New data on the distribution of the 'deep-sea' sponges *Asbestopluma hypogea* and *Oopsacas minuta* in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology*, 28: 10-23.
- Balduzzi A, Bianchi CN, Boero F, Cattaneo-Vietti R, Pansini M, Sarà M (1989) The suspension-feeder communities of a Mediterranean Sea cave. *Scientia Marina*, 53: 387-395.
- Balduzzi A, Pansini M, Pronzato R (1985) Estimation par relèvements photographiques de la distribution de spongiaires et bryozoaires dans une grotte sous-marine du Golfe de Naples. *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 29: 131-134.
- Ballesteros E (2006) Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 44: 123-195.

- Banse K (1959) Über die Polychaeten-Besiedlung einiger submariner Höhlen. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia- Expedition 1952, Teil XII. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 417-469.
- Bavestrello G, Calcinai B, Cerrano C, Sarà M (1997) *Delectona madreporica* n. sp. (Porifera, Demospongiae) boring the corallites of some scleractinians from the Ligurian Sea. *Italian Journal of Zoology*, 64: 273-277.
- Bell JJ (2002) The sponge community in a semi-submerged temperate sea cave: Density, diversity and richness. *Marine Ecology*, 23: 297-311.
- Belloni S, Bianchi CN (1982) Policheti di alcune grotte marine della Penisola Sorrentina (Golfo di Napoli). *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 50: 118-127.
- Belmonte G, Ingrosso G, Poto M, Quarta G, D'Elia M, Onorato R, Calcagnile L (2009) Biogenic stalactites in submarine caves at the Cape of Otranto (SE Italy): dating and hypothesis on their formation. *Marine Ecology*, 30: 376-382.
- Benedetti-Cecchi L, Airoidi L, Abbiati M, Cinelli F (1997) Exploring the causes of spatial variation in an assemblage of benthic invertebrates from a submarine cave with sulphur springs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 208: 153-168.
- Bianchi CN (1994) Biologia delle grotte marine del Mediterraneo. In: Fiorentini A (Ed.) *Mare ed ecologia*. Genova: Provincia di Genova, U.R.P.L. (Unione Regionale Province Liguri) and Marevivo, Genova, pp. 35-44.
- Bianchi CN (2003) Flora e fauna: lineamenti generali e prospettive. In: Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (Eds) *Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, pp. 137-146.
- Bianchi CN (2007) Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 580: 7-21.
- Bianchi CN, Abbiati M, Airoidi L, Alvisi M, Benedetti-Cecchi L, Cappelletti A, Cinelli F, Colantoni P, Dando PR, Morri C, Niccolai I, Picco P, Southward A, Southward E (1998) Hydrology and water budget of a submarine cave with sulphur water spring: the Grotta Azzurra of Capo Palinuro (Southern Italy). *Atti dell'Associazione Italiana di Oceanologia e Limnologia*, 12: 285-301.
- Bianchi CN, Cattaneo-Vietti R, Cinelli F, Morri C, Pansini M (1996) Lo studio biologico delle grotte sottomarine: conoscenze attuali e prospettive. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 60-61: 41-69.
- Bianchi CN, Cevasco MG, Diviacco G, Morri C (1986) Primi risultati di una ricerca ecologica sulla grotta marina di Bergeggi (Savona). *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 52: 267-293.
- Bianchi CN, Cinelli F, Morri C (1994) The biology of a submarine cave with sulphur springs: the Grotta Azzurra of Capo Palinuro, Southern Italy. *Cave Diving*, 6: 10-13.
- Bianchi CN, Morri C (1994) Studio bionomico comparativo di alcune grotte marine sommerse: definizione di una scala di confinamento. *Memorie dell'Istituto Italiano di Speleologia*, 6: 107-123.
- Bianchi CN, Morri C (1999) Biologia ed ecologia delle grotte sottomarine. In: *Speleologia marina*. Gribaudo, Cavallermaggiore (TO), pp. 113-160.
- Bianchi CN, Morri C (2003) Comunità dell'infauna. Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (Eds) *Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, pp. 267-272.
- Bianchi CN, Morri C (2004) Climate change and biological response in Mediterranean Sea ecosystems – a need for broad-scale and long-term research. *Ocean Challenge*, 13: 32-36.
- Bianchi CN, Morri C, Russo GF (2003) Deplezione trofica. In: Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (Eds) *Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, pp. 297-305.
- Bianchi CN, Pronzato R, Cattaneo-Vietti R, Benedetti-Cecchi L, Morri C, Pansini M, Chemello R, Milazzo M, Fraschetti S, Terlizzi A, Peirano A, Salvati E, Benzoni F, Calcinai B, Cerrano C, Bavestrello G (2004) Mediterranean marine benthos: a manual of methods for its sampling and study. Hard bottoms. *Biologia Marina Mediterranea*, 11: 185-215.
- Bianchi CN, Sanfilippo R (2003) Policheti Serpuloidei. In: Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (Eds) *Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, pp. 175-185.
- Bibiloni A, Gili JM (1982) Primera aportación al conocimiento de las cuevas submarinas de la isla de Mallorca. *Oecologia Aquática*, 6: 227-234.
- Bibiloni A, Olivella I, Ros J (1984) Les sponges de les illes Medes. In: Ros J, Olivella I, Gili JM (Eds) *Els sistemes naturals de les illes Medes*. Arxius de la Seccio de Ciències, Barcelona, pp. 383-405.

- Bibiloni MA (1993) Some new or poorly known sponges of the Balearic Islands (western Mediterranean). *Scientia Marina*, 57: 273-432.
- Bibiloni MA, Uriz MJ, Gili JM (1989) Sponge communities in three submarine caves of the Balearic Islands (western Mediterranean): adaptations and faunistic composition. *Marine Ecology*, 10: 317-334.
- Boero F, Cicogna F, Pessani D, Pronzato R (1991) *In situ* observations on contraction behaviour and diel activity of *Halcampoides purpurea* var. *mediterranea* (Cnidaria, Anthozoa) in a marine cave. *Marine Ecology*, 12: 185-192.
- Borg JA, Evans J, Knittweis L, Schembri PJ (2017) Report on the third analysis following the second surveying phase carried out through Action A3. LIFE BaHAR for N2K (LIFE12 NAT/MT/000845), Malta, 72 p.
- Boury-Esnault N, Harmelin J-G, Vacelet J (1993) Les abysses méditerranéennes à vingt mètres de profondeur? *La Recherche*, 24: 848-851.
- Boury-Esnault N, Muricy G, Gallissian MF, Vacelet J (1995) Sponges without skeleton: a new Mediterranean genus of Homoscleromorpha (Porifera, Demospongiae). *Ophelia*, 43: 25-43.
- Burgués I, Capdevila P, Mariani S, Medrano A, Hereu B (2016) Seguiment de les coves submergides al Parc Natural de Cap de Creus i Parc Natural del Montgrí, les Illes Medes i el Baix Ter. Memòria tècnica. Generalitat de Catalunya. Departament de Territori i Sostenibilitat. Direcció General de Polítiques Ambientals, p. 78-87.
- Bussotti S, Denitto F, Guidetti P, Belmonte G (2002) Fish assemblages in shallow marine caves of the Salento Peninsula (Southern Apulia, SE Italy). *Marine Ecology*, 23: 11-20.
- Bussotti S, Di Franco A, Bianchi CN, Chevaldonné P, Egea L, Fanelli E, Lejeusne C, Musco L, Navarro-Barranco C, Pey A, Planes S, Vieux-Ingrassia JV, Guidetti P (2018) Fish mitigate trophic depletion in marine cave ecosystems. *Scientific Reports*, 8: 9193.
- Bussotti S, Di Franco A, Francour P, Guidetti P (2015) Fish assemblages of mediterranean marine caves. *PLoS ONE*, 10(4): e0122632.
- Bussotti S, Di Franco A, Pey A, Vieux-Ingrassia J-V, Planes S, Guidetti P (2017) Distribution patterns of marine cave fishes and the potential role of the cardinal fish *Apogon imberbis* (Linnaeus, 1758) for cave ecosystem functioning in the western Mediterranean. *Aquatic Living Resources*, 30: 1-9.
- Bussotti S, Guidetti P (2009) Do Mediterranean fish assemblages associated with marine caves and rocky cliffs differ? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81: 65-73.
- Bussotti S, Guidetti P, Belmonte G (2003) Distribution patterns of the cardinal fish, *Apogon imberbis*, in shallow marine caves in southern Apulia (SE Italy). *Italian Journal of Zoology*, 70: 153-157.
- Bussotti S, Terlizzi A, Frascchetti S, Belmonte G, Boero F (2006) Spatial and temporal variability of sessile benthos in shallow Mediterranean marine caves. *Marine Ecology Progress Series*, 325: 109-119.

C

- Canganella F, Bianconi G, Gambacorta A, Kato C, Uematsu K (2002) Characterisation of heterotrophic microorganisms isolated from the "Grotta Azzura" of Cape Palinuro (Salerno, Italy). *Marine Ecology*, 23: 1-10.
- Canganella F, Bianconi G, Kato C, Gonzalez J (2007) Microbial ecology of submerged marine caves and holes characterised by high levels of hydrogen sulphide. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 6: 61-70.
- Cantone G, Fassari G, Brigandì S (1979) Ricerche sui Policheti e Molluschi di una grotta semisommersa del litorale catanese. *Animalia*, 6: 127-141.
- CAR/ASP-PNUE/PAM (2012) Le Cap des Trois Fourches (Méditerranée, Maroc): caractérisation écologique et orientations de gestion. Par Bazairi H, Limam A, Benhoussa A, Mellouli M, El Khalidi K, Navarro-Barranco C, González AR, Maestre M, García-Gómez JC, Espinosa F. Ed. CAR/ASP - Projet MedMPAnet, Tunis, 122 pp. + Annexes.
- CAR/ASP-PNUE/PAM (2013) Communautés biologiques marines du Cap des Trois Fourches (Méditerranée, Maroc): caractérisation, cartographie et orientations de gestion. Par Bazairi H, Limam A, Benhoussa A, Navarro-Barranco C, González AR, Maestre M, Perez-Alcantara JP, Espinosa F. CAR/ASP-Projet MedMPAnet, Tunis, 88 pp. + Annexes.
- Carola M, Razouls C (1996) Two new species of Calanoida from a marine cave on Minorca Island, Mediterranean

- Sea. *Stephos balearensis* new species (Stephidae) and *Paracyclopia gitana* new species (Pseudocylopiidae). *Bulletin of Marine Science*, 58: 344-352.
- Casanova JP (1986) *Spadella ledoyeri*, chaetognathe nouveau de la grotte sous-marine obscure des Trémies (Calanques de Cassis). *Rapport de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 30: 196.
- Cattaneo R (1981) Molluscs fauna of some marine caves of the Sorrentina Peninsula (Naples). *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 27: 169-170.
- Cattaneo R (1982) Opisthobranch molluscs of the Sorrentine Peninsula caves. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 50: 376-377.
- Cattaneo RE, Pastorino MV (1974) Popolamenti algali e fauna bentonica nelle cavità naturali della regione litorale mediterranea. *Rassegna Speleologica Italiana*, 12: 272-281.
- Cattaneo-Vietti R, Russo GF (1987) Molluscs from submarine caves of the Sorrentine Peninsula (Southern Tyrrhenian Sea). *Stygologia*, 3: 138-148.
- Chevaldonné P, Lejeusne C (2003) Regional warming-induced species shift in north-west Mediterranean marine caves. *Ecology Letters*, 6: 371-379.
- Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (2003) Le grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, 505 p.
- Cinelli F, Colantoni P, Morri C, Bianchi CN, Alvisi M, Airoidi L, Abbiati M (1994) The biota of the "Grotta Azzurra" of Capo Palinuro (Tyrrhenian Sea): general description and first observations on its trophic organization. *Memorie dell'Istituto Italiano di Speleologia, ser. II*, 6: 95-97.
- Cinelli F, Fresi E, Mazzella L, Pansini M, Pronzato R, Svoboda A (1977) Distribution of benthic phyto- and zoocoenoses along a light gradient in a superficial marine cave. In: Keegan BF, O'Ceidigh, Boaden PJS (Eds) *Proceedings of the 11th European Symposium on Marine Biology*. Pergamon Press, Oxford, pp. 173-183.
- Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, Kaschner K, Lasram FBR, Aguzzi J, Ballesteros E, Bianchi CN, Corbera J, Dailianis T, Danovaro R, Estrada M, Frogia C, Galil BS, Gasol JM, Gertwagen R, Gil J, Guilhaumon F, Kesner-Reyes K, Kitsos M-S, Koukouras A, Lampadariou N, Laxamana E, Lopez-Fe de la Quadra CM, Lotze HK, Martin D, Mouillot D, Raicevich S, Rius-Barile J, Saiz-Salinas JI, San Vicente C, Somot S, Templado J, Turon X, Vafidis D, Villanueva R, Voultsiadou E (2010) The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE*, 5: e11842.
- Collina-Girard J (2004) Prehistory and coastal karstic area : Cosquer cave and the calanques of Marseille, *Speleogenesis and Evolution of Karst Aquifers*, 2: 1-13.
- Coma R, Carola M, Riera T, Zabala M (1997) Horizontal transfer of matter by a cave-dwelling mysid. *Marine Ecology*, 18: 211-226.
- Corriero G, Liaci LS, Ruggiero D, Pansini M (2000) The sponge community of a semi-submerged Mediterranean cave. *Marine Ecology*, 21: 85-96.
- Corriero G, Scalera Liaci L, Gristina M, Riggio S, Mercurio M (1997a) Composizione tassonomica e distribuzione della fauna a poriferi e briozoi in una grotta semisommersa della Riserva Naturale Marina "Isola di Ustica". *Biologia Marina Mediterranea*, 4: 34-43.
- Corriero G, Scalera Liaci L, Pronzato R (1996) Two new species of *Dendroxea* Griessinger (Porifera : Desmospongiae) from the Mediterranean Sea. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique : Biologie*, 66: 197-203.
- Corriero G, Scalera-Liaci L, Pronzato R (1997b) *Didiscus spinoseatus*, a new species of Porifera (Demospongiae) from the Mediterranean Sea. *Ophelia*, 47: 63-70.
- Corroy G, Gouvernet C, Chouteau J, Sirivine A, Gilet R, Picard J (1958) Les résurgences sous-marines de la région de Cassis. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 1131: 1-35.
- Costa G, Betti F, Nepote E, Cattaneo-Vietti R, Pansini M, Bavestrello G, Bertolino M (2018) Sponge community variations within two semi-submerged caves of the Ligurian Sea (Mediterranean Sea) over a half-century time span. *The European Zoological Journal*, 85: 382-392.
- CREOCEAN-DREAL (2010) Recensement des grottes submergées ou semi-submergées sur le littoral Corse, 80 p.
- Crocetta F, Bitar G, Zibrowius H, Oliverio M (2013a) Biogeographical homogeneity in the eastern Mediterranean Sea. II. Temporal variation in Lebanese bivalve biota. *Aquatic Biology*, 19: 75-84.

Crocetta F, Russo P (2013) The alien spreading of *Chama pacifica* Broderip, 1835 (Mollusca: Bivalvia: Chamidae) in the Mediterranean Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 37: 92-96.

Crocetta F, Zibrowius H, Bitar G, Templado J, Oliverio M (2013b) Biogeographical homogeneity in the eastern Mediterranean Sea - I: the opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda) from Lebanon. *Mediterranean Marine Science*, 14: 403-408.

Culver DC, White W (2012) *Encyclopedia of Caves*. Elsevier, Oxford, 654 pp.

Culver DC (1985) Trophic relationships in aquatic cave environments. *Stygologia*, 1: 43-53.

Culver DC, Pipan T (2009) *The biology of caves and other subterranean habitats*. University Press, Oxford, 254 p.

D

Daskalaki E, Pachiadaki M, Gerovasileiou V, Voultsiadou E, Gkelis S (2018) Microbial mat profiling in a shallow marine cave of the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). In: Book of Abstracts of the IV International Symposium for Anchialine Ecosystems, p. 22.

De Zio Grimaldi S, Gallo D'addabbo M (2001) Further data on the Mediterranean Sea tardigrade fauna. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 240: 345-360.

Dendrinou P, Karamanlidis AA, Kotomatas S, Legakis A, Tounta E, Matthiopoulos J (2007) Pupping habitat use in the Mediterranean monk seal: a long-term study. *Marine Mammal Science*, 23: 615-628.

Denitto F, Longo C, Belmonte G, Costantini A, Poto M, Onorato R (1999) Biocenotica della grotta sottomarina delle Corvine (Cala di Uluzzu, Nardò, Lecce). *Itinerari Speleologici*, 2: 7-16.

Denitto F, Terlizzi A, Belmonte G (2007) Settlement and primary succession in a shallow submarine cave: spatial and temporal benthic assemblage distinctness. *Marine Ecology*, 28: 35-46.

Di Franco A, Ferruzza G, Baiata P, Chemello R, Milazzo M (2010) Can recreational scuba divers alter natural gross sedimentation rate? A case study from a Mediterranean deep cave. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 871-874.

Dimarchopoulou D, Gerovasileiou V, Voultsiadou E (2018) Spatial variability of sessile benthos in a semi-submerged marine cave of a remote Aegean Island (eastern Mediterranean Sea). *Regional Studies in Marine Science*, 17: 102-111.

Drach P (1948) Premières recherches en scaphandre autonome sur le peuplement de faciès rocheux dans la zone littorale profonde. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 227: 1176-1178.

E

Evans J, Aguilar R, Alvarez H, Borg JA, Garcia S, Knittweis L, Schembri PJ (2016) Recent evidence that the deep sea around Malta is a biodiversity hotspot. *Rapport de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 41: 463.

F

Fassari G, Mòllica E (1991) Una nuova specie di Serpulidae (Annelida Polychaeta) di grotta. *Animalia*, 18: 261-267.

Fichez R (1989) *Phénomènes d'oligotrophie en milieu aphotique. Étude des grottes sous-marines, comparaison avec les milieux profonds et bilans énergétiques*. Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II.

Fichez R (1990a) Absence of redox potential discontinuity in dark submarine cave sediments as evidence of oligotrophic conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31: 875-881.

Fichez R (1990b) Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia*, 207: 61-69.

Fichez R (1990c) Les pigments chlorophylliens: indices d'oligotrophie dans les grottes sous-marines. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 310: 155-161.

Fichez R (1991a) Benthic oxygen uptake and carbon cycling under aphotic and resource-limiting conditions in a submarine cave. *Marine Biology*, 110: 137-143.

- Fichez R (1991b) Composition and fate of organic matter in submarine cave sediments; implications for the biogeochemical cycle of organic carbon. *Oceanologica Acta*, 14: 369-377.
- Fichez R (1991c) Suspended particulate organic matter in a Mediterranean submarine cave. *Marine Biology*, 108: 167-174.
- Field MS (1999) A lexicon of cave and karst terminology with special reference to environmental karst hydrology. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, National Center for Environmental Assessment, Washington Office, Washington, DC, 214 pp.
- Fransen CHJM (1991) *Salmones sketi*, a new species of alpheid shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea) from a submarine cave in the Adriatic. *Zoologische Mededelingen*, 65: 171-179.
- Fregni E, Tongiorgi P, Faienza MG (1998) Two new species of *Urodasys* (Gastrotricha, Macrodasysidae) with cuticular stylet. *Italian Journal of Zoology*, 65: 377-380.
- Freiwald A, Beuck L, Rüggeberg A, Taviani M, Hebbeln D and R/V Meteor Cruise M70-1 participants (2009) The white coral community in the Central Mediterranean Sea revealed by ROV surveys. *Oceanography*, 22: 58-74.

G

- Gallo D'Addabbo M, de Zio Grimaldi S, Sandulli R (2001) Heterotardigrada of two submarine caves in S. Domino Island (Tremi Islands) in the Mediterranean Sea with the description of two new species of Stygarctidae. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 240: 361-369.
- Garrabou J, Flos J (1995) A simple diffusion sedimentation model to explain planktonic gradients within a NW Mediterranean submarine cave. *Marine Ecology Progress Series*, 123: 273-280.
- Garrabou J, Pérez T, Sartoretto S, Harmelin J-G (2001) Mass mortality event in red coral *Corallium rubrum* populations in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 217: 263-272.
- Garrabou J, Sala E, Linares C, Ledoux JB, Montero-Serra I, Dominici JM, Kipson S, Teixidó N, Cebrian E, Kersting DK, Harmelin J-G (2017) Re-shifting the ecological baseline for the overexploited Mediterranean red coral. *Scientific Reports*, 7: 42404.
- Gerovasileiou V (2014) *Biodiversity of marine caves in the North Aegean Sea*. PhD Thesis. Aristotle University, Thessaloniki, 217 p. (in Greek)
- Gerovasileiou V, Chintiroglou C, Vafidis D, Koutsoubas D, Sini M, Dailianis T, Issaris Y, Akritopoulou E, Dimarchopoulou D, Voultsiadou E (2015a) Census of biodiversity in marine caves of the Eastern Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 16: 245-265.
- Gerovasileiou V, Chintiroglou C, Konstantinou D, Voultsiadou E (2016a) Sponges as “living hotels” in Mediterranean marine caves. *Scientia Marina*, 80: 279-289.
- Gerovasileiou V, Dailianis T, Sini M, Otero M, Numa C, Katsanevakis S, Voultsiadou E (2018) Assessing the regional conservation status of sponges (Porifera): the case of the Aegean ecoregion. *Mediterranean Marine Science*, 19: 526-537.
- Gerovasileiou V, Dimitriadis C, Arvanitidis C, Voultsiadou E (2017) Taxonomic and functional surrogates of sessile benthic diversity in Mediterranean marine caves. *PLoS ONE*, 12(9): e0183707.
- Gerovasileiou V, Ganas K, Dailianis T, Voultsiadou E (2015b) Occurrence of some rarely reported fish species in eastern Mediterranean marine caves. *Cahiers de Biologie Marine*, 56: 381-387.
- Gerovasileiou V, Martínez A, Álvarez F, Boxshall G, Humphreys W, Jaume D, Becking L, Muricy G, van Hengstum P, Dekeyser S, Decock W, Vanhoorne B, Vandepitte L, Bailly N, Iliffe T (2016b) World Register of marine Cave Species (WoRCS): a new Thematic Species Database for marine and anchialine cave biodiversity. *Research Ideas and Outcomes*, 2: e10451.
- Gerovasileiou V, Trygonis V, Sini M, Koutsoubas D, Voultsiadou E (2013) Three-dimensional mapping of marine caves using a handheld echosounder. *Marine Ecology Progress Series*, 486: 13-22.
- Gerovasileiou V, Voultsiadou E (2014) Mediterranean marine caves as biodiversity reservoirs: a preliminary overview. In: Bouafif C, Langar H, Ouerghi A (Eds). *Proceedings of the 1st Mediterranean Symposium on the Conservation of Dark Habitats*. RAC/SPA, Tunis: 45-50.

- Gerovasileiou V, Voultsiadou E, Issaris Y, Zenetos A (2016c) Alien biodiversity in Mediterranean marine caves. *Marine Ecology*, 37: 239-256.
- Gerovasileiou V, Voultsiadou E (2012) Marine caves of the Mediterranean Sea: a sponge biodiversity reservoir within a biodiversity hotspot. *PLoS ONE*, 7(7): e39873.
- Gerovasileiou V, Voultsiadou E (2016) Sponge diversity gradients in marine caves of the eastern Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96: 407-416.
- Gewing MT, Rothman S, Raijman Nagar L, Shenkar N (2014) Early stages of establishment of the non-indigenous ascidian *Herdmania momus* (Savigny, 1816) in shallow and deep water environments on natural substrates in the Mediterranean Sea. *BiolInvasions Records*, 3: 77-81.
- Giakoumi S, Sini M, Gerovasileiou V, Mazor T, Beher J, Possingham HP, Abdulla A, Çinar ME, Dendrinou P, Gücü AC, Karamanlidis AA, Rodic P, Panayotidis P, Taskin E, Jaklin A, Voultsiadou E, Webster Ch, Zenetos A, Katsanevakis S (2013) Ecoregion-based conservation planning in the Mediterranean: dealing with large-scale heterogeneity. *PLoS ONE*, 8: e76449.
- Gili JM, Ballesteros E (1991) Structure of cnidarian populations in Mediterranean sublittoral benthic communities as a result of adaptations to different environmental conditions. *Oecología Aquática*, 10: 243-254.
- Gili JM, Olivella I, Zabala M, Ros JD (1982) Primera contribución al conocimiento del poblamiento de las cuevas submarinas del litoral catalán. In: Niell FX, Ros JD (Eds) *Actas del Ier Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*. San Sebastián, pp. 818-836.
- Gili JM, Riera T, Zabala M (1986) Physical and biological gradients in a submarine cave on the Western Mediterranean coast (north-east Spain). *Marine Biology*, 90: 291-297.
- Grenier M, Ruiz C, Fourt M, Santonja M, Dubois M, Klautau M, Vacelet J, Boury-Esnault N, Pérez T (2018) Sponge inventory of the French Mediterranean waters, with an emphasis on cave-dwelling species. *Zootaxa*, 4466: 205-228.
- Guarnieri G, Terlizzi A, Bevilacqua S, Fraschetti S (2012) Increasing heterogeneity of sensitive assemblages as a consequence of human impact in submarine caves. *Marine Biology*, 159: 1155-1164.
- Gücü AC, Gücü G, Orek H (2004) Habitat use and preliminary demographic evaluation of the critically endangered Mediterranean monk seal (*Monachus monachus*) in the Cilician Basin (Eastern Mediterranean). *Biological Conservation*, 116: 417-431.
- Guelorget O, Perthuisot JP (1983) Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Travaux du Laboratoire de Géologie*, 16: 1-136.
- Guelorget O, Perthuisot JP (1992) Paralich ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie et Milieu*, 42: 215-251.
- Guido A, Gerovasileiou V, Russo F, Rosso A, Sanfilippo R, Voultsiadou E, Mastandrea A (2019a) Composition and biostratigraphy of sponge-rich biogenic crusts in submarine caves (Aegean Sea, Eastern Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 534: 109338.
- Guido A, Gerovasileiou V, Russo F, Rosso A, Sanfilippo R, Voultsiadou E, Mastandrea A (2019b) Dataset of biogenic crusts from submarine caves of the Aegean Sea: an example of sponges vs microbialites competition in cryptic environments. *Data in Brief*, 27: 104745.
- Guido A, Heindel K, Birgel D, Rosso A, Mastandrea A, Sanfilippo R, Peckmann J (2013) Pendant bioconstructions cemented by microbial carbonate in submerged marine caves (Holocene, SE Sicily). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 388: 166-180.
- Guido A, Jimenez C, Achilleos K, Rosso A, Sanfilippo R, Hadjioannou L, Petrou A, Russo F, Mastandrea A (2017a) Cryptic serpulid-microbialite bioconstructions in the Kakoskali submarine cave (Cyprus, Eastern Mediterranean). *Facies*, 63: 21.
- Guido A, Mastandrea A, Rosso A, Sanfilippo R, Russo F (2012) Micrite precipitation induced by sulphate reducing bacteria in serpulid bioconstructions from submarine caves (Syracuse, Sicily). *Rendiconti Online della Società Geologica Italiana*, 21: 933-934.
- Guido A, Mastandrea A, Rosso A, Sanfilippo R, Tosti F, Riding R, Russo F (2014) Commensal symbiosis between agglutinated polychaetes and sulfate reducing bacteria. *Geobiology*, 12: 265-275.

- Guido A, Rosso A, Sanfilippo R, Russo F, Mastandrea A (2016a) Frutexitites from microbial/metazoan bioconstructions of recent and Pleistocene marine caves (Sicily, Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 453: 127-138.
- Guido A, Rosso A, Sanfilippo R, Russo F, Mastandrea A (2016b) Submarine caves: a laboratory for geomicrobiology studies. *Rendiconti Online della Società Geologica Italiana*, 38: 62-64.
- Guido A, Rosso A, Sanfilippo R, Russo F, Mastandrea A (2017b) Microbial biomineralization in biotic crusts from a Pleistocene marine cave (NW Sicily, Italy). *Geomicrobiology Journal*, 34: 864-872.
- Gunn J (2004) *Encyclopedia of Caves and Karst Science*. Fitzroy Dearborn, New York, 902 p.

H

- Hampton SE, Scheuerell MD, Church MJ, Melack JM (2019) Long-term perspectives in aquatic research. *Limnology and Oceanography*, 64: S2-S10.
- Harmelin J-G (1969) Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise, faunistique et écologie. *Téthys*, 1: 793-806.
- Harmelin J-G (1980) Établissement des communautés de substrats durs en milieu obscur. Résultats préliminaires d'une expérience à long terme en Méditerranée. *Memorie di Biologia Marina e di Oceanografia*, 10: 29-52.
- Harmelin J-G (1985) Bryozoan dominated assemblages in Mediterranean cryptic environments. In: Nielsen C, Larwood GP (Eds) *Bryozoa: Ordovician to recent*. Olsen & Olsen, Fredensborg, pp. 135-143.
- Harmelin J-G (1986) Patterns in the distribution of bryozoans in the Mediterranean marine caves. *Stygologia*, 2: 10-25.
- Harmelin J-G (1997) Diversity of bryozoans in a Mediterranean sublittoral cave with bathyal like conditions: role of dispersal processes and local factors. *Marine Ecology Progress Series*, 153: 139-152.
- Harmelin J-G (2000) Ecology of cave and cavity dwelling bryozoans. In: Herrera CA, Jackson JBC (Eds) *Proceedings of the 11th International Bryozoology Association Conference*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panama, pp. 38-55.
- Harmelin J-G (2014a) *Monoporella bouchardii* (Audouin & Savigny, 1826) (Bryozoa, Cheilostomata): a forgotten taxon redescribed from the eastern Mediterranean material. *Cahiers de Biologie Marine*, 55: 91-99.
- Harmelin J-G (2014b) Alien bryozoans in the eastern Mediterranean Sea—new records from the coasts of Lebanon. *Zootaxa*, 3893: 301-338.
- Harmelin J-G, Bitar G, Zibrowius H (2007) *Schizoretepora hassi* sp. nov. (Bryozoa: Phidoloporidae) from Lebanon (Eastern Mediterranean) and reappraisal of *Schizotheca serratimargo* (Hincks, 1886). *Cahiers de Biologie Marine*, 48: 179-186.
- Harmelin J-G, Bitar G, Zibrowius H (2009) Smittinidae (Bryozoa, Cheilostomata) from coastal habitats of Lebanon (Mediterranean Sea), including new and non-indigenous species. *Zoosystema*, 31: 163-187.
- Harmelin J-G, Boury-Esnault N, Fichez R, Vacelet J, Zibrowius H (2003) Peuplement de la grotte sous-marine de l'île de Bagaud (Parc national de Port-Cros, France, Méditerranée). *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 19: 117-134.
- Harmelin J-G, Vacelet J (1997) Clues to deep-sea biodiversity in a nearshore cave. *Vie et Milieu*, 47: 351-354.
- Harmelin J-G, Vacelet J, Vasseur P (1985) Les grottes sous-marines obscures: un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, 11: 214-229.
- Hayward PJ (1974) Studies on the cheilostome bryozoan fauna of the Aegean island of Chios. *Journal of Natural History*, 8: 369-402.

I

- Iliffe TM, Bowen C (2001) Scientific cave diving. *Marine Technology Society Journal*, 35: 36-41
- Iliffe TM, Hart CW, Manning RB (1983) Biogeography and the caves of Bermuda. *Nature*, 302: 141-142.

Iliffe TM, Kornicker LS (2009) Worldwide diving discoveries of living fossil animals from the depths of anchialine and marine caves. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 38: 269-280.

J

Jaume D, Boxshall GA (1996) Benthic copepod fauna of anchialine caves (NW Mediterranean) closely resembles that of deep-sea communities. *Marine Ecology Progress Series*, 479: 99-113.

Jaume D (1997) First record of Superornatiremidae (Copepoda: Harpacticoida) from Mediterranean waters, with description of three new species from Balearic anchialine caves. *Scientia Marina*, 61: 131-152.

Jaume D, Boxshall GA (1996) Rare cyclopoid copepods (Crustacea) from Mediterranean littoral caves. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 62: 83-99.

Jaume D, Boxshall GA (2005) Life in extreme marine environments: anchialine caves. In: Duarte CM (Ed.) *Marine Ecology*. EOLSS Publishers, Oxford, pp. 230-250.

Jaume D, Fosshagen A, Iliffe TM (1999) New cave-dwelling pseudocyclopiids (Copepoda: Calanoida: Pseudocyclopiidae) from the Balearic, Canary and Philippine archipelagos. *Sarsia*, 84: 391-417.

K

Karamanlidis AA, Pires R, Silva NC, Neves HC (2004) The availability of resting and pupping habitat for the Critically Endangered Mediterranean monk seal *Monachus monachus* in the archipelago of Madeira. *Oryx*, 38: 180-185.

Kipson S, Fourt M, Teixidó N, Cebrian E, Casas E, Ballesteros E, Zabala M, Garrabou J (2011) Rapid biodiversity assessment and monitoring method for highly diverse benthic communities: a case study of mediterranean coralligenous outcrops. *PLoS ONE*, 6: e27103.

Kovačić M (1999) *Gammogobius steinitzi* Bath, 1971, a fish new to the Adriatic Sea. *Natura Croatica*, 8: 1-7.

Krsinic F (2005) *Speleohvarella gamulini* gen. et sp. nov., a new copepod (Calanoida, Stephidae) from an anchialine cave in the Adriatic Sea. *Journal of Plankton Research*, 27: 607-615.

L

Laborel J (1960) Contribution à l'étude des peuplements benthiques sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 20(33): 117-173.

Laborel J (1961) Le concretionnement algal "coralligène" et son importance géomorphologique en Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 23: 37-60

Laborel J, Vacelet J (1958) Étude des peuplements d'une grotte sous-marine du Golfe de Marseille. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 1120: 1-20.

Laborel J, Vacelet J (1959) Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 248: 2619-2621.

Lage A, Araújo HPM, Gerovasileiou V, Muricy G (2018) A new cave-dwelling species of *Plakina* (Porifera: Homoscleromorpha) from Crete, Greece (Aegean Sea). *Zootaxa*, 4466: 39-48.

Lage A, Gerovasileiou V, Voultsiadou E, Muricy G (2019) Taxonomy of *Plakina* (Porifera: Homoscleromorpha) from Aegean submarine caves, with description of three new species and new characters for the genus. *Marine Biodiversity*, 49: 727-747.

Lewin J, Woodward JC (2009) Karst geomorphology and environmental change. In: Woodward JC (Ed.) *The physical geography of the Mediterranean*. University Press, Oxford, pp. 287-317.

Lloret J, Marín A, Marín-Guirao L, Carreño FM (2006) An alternative approach for managing scuba diving in small marine protected areas. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16: 579-591.

Logan A, Bianchi CN, Morri C, Zibrowius H (2004) The present-day Mediterranean brachiopod fauna diversity, life habits, biogeography and paleobiogeography. *Scientia Marina*, 68: 163-170.

Logan A, Zibrowius H (1994) A new genus and species of rhynchonellid (Brachiopoda, recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology*, 15: 77-88.

M

Mačić V, Dorđević N, Petović S, Malovrazić N, Bajković M (2018) Typology of marine litter in „Papuča“ (Slipper) cave. *Studia Marina*, 31: 38-43.

Manconi R, Cadeddu B, Ledda F, Pronzato R (2013) An overview of the Mediterranean cave-dwelling horny sponges (Porifera, Demospongiae). *Zookeys*, 281: 1-68.

Manconi R, Serusi A (2008) Rare sponges from marine caves: discovery of *Neophrissospongia nana* nov sp (Demospongiae, Corallistidae) from Sardinia with an annotated checklist of Mediterranean lithistids. *Zookeys*, 4: 71-87.

Manconi R, Serusi A, Pisera A (2006) A new Mediterranean 'lithistid' sponge, *Aciculites mediterranea* sp nov (Porifera : Demospongiae) from a dark marine cave in Sardinia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86: 691-698.

Mariani S, Uriz MJ, Turón X, Alcoverro T (2006) Dispersal strategies in sponge larvae: integrating the life history of larvae and the hydrologic component. *Oecologia*, 149: 174-184.

Martí R, Uriz MJ, Ballesteros E, Turón X (2004a) Benthic assemblages in two Mediterranean caves: species diversity and coverage as a function of abiotic parameters and geographic distance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 557-572.

Martí R, Uriz MJ, Ballesteros E, Turón X (2004b) Temporal variation of several structure descriptors in animal dominated benthic communities in two Mediterranean caves. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 573 - 580.

Martí R, Uriz MJ, Turón X (2005) Spatial and temporal variation of natural toxicity in cnidarians, bryozoans and tunicates in Mediterranean caves. *Scientia Marina*, 69: 485-492.

Mattison RG, Abbiati M, Dando PR, Fitzsimons MF, Pratt SM, Southward AJ, Southward EC (1998) Chemoautotrophic microbial mats in submarine caves with hydrothermal sulphidic springs at Cape Palinuro, Italy. *Microbial Ecology*, 35: 58-71.

Milazzo M, Chemello R, Badalamenti F, Camarda R, Riggio S (2002) The impact of human recreational activities in Marine Protected Areas: what lessons should be learnt in the Mediterranean Sea? *Marine Ecology*, 23: 280-290.

Monniot C, Zibrowius H (1999) Une ascidie du genre *Rhodosoma* (Phlebobranchia, Corellidae) en forme de "boîte à clapet" redécouverte dans des grottes de Méditerranée. *Zoosystema*, 21: 547-555.

Montefalcone M, De Falco G, Nepote E, Canessa M, Bertolino M, Bavestrello G, Morri C, Bianchi CN (2018) Thirty year ecosystem trajectories in a submerged marine cave under changing pressure regime. *Marine Environmental Research*, 137: 98-110.

Monteiro-Marques V (1981) Peuplements des planchers envasés de trois grottes sous-marines de la région de Marseille. Étude préliminaire. *Téthys*, 10: 89-96.

Morri C, Bavestrello G, Bianchi CN (1991) Faunal and ecological notes on some benthic cnidarian species from the Tuscan Archipelago and eastern Ligurian Sea (western Mediterranean). *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 54-55: 27-47.

Morri C, Bianchi CN (2003) Zonazione biologica. In: Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (Eds) *Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, pp. 257-265.

Morri C, Bianchi CN, Degl'Innocenti F, Diviacco G, Forti S, Maccarone M, Niccolai I, Sgorbini S, Tucci S (1994a) Gradienti fisico-chimici e ricoprimento biologico nella Grotta Marina di Bergeggi (Mar Ligure). *Memorie dell'Istituto Italiano di Speleologia*, ser. II, 6: 85-94.

Morri C, Cinelli F, Bianchi CN (1994b) Sessile epifauna gigantism in a submarine cave with sulphur springs. *Cave Diving*, 6: 4-9.

Morri C, Puce S, Bianchi CN, Bitar G, Zibrowius H, Bavestrello G (2009) Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from the Levant Sea (mainly Lebanon), with emphasis on alien species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89: 49-62.

Moscatello S, Belmonte G (2007) The plankton of a shallow submarine cave ('Grotta di Ciolo', Salento Peninsula, SE Italy). *Marine Ecology*, 28: 47-59.

Muricy G, Boury-Esnault N, Bézac C, Vacelet J (1998) Taxonomic revision of the Mediterranean *Plakina* Schulze (Porifera, Demospongiae, Homoscleromorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124: 169-203.

N

Navarro-Barranco C, Guerra-García JM, Sánchez-Tocino L, García-Gómez JC (2012) Soft-bottom crustacean assemblages in Mediterranean marine caves: the cave of Cerro-Gordo (Granada, Spain) as case study. *Helgoland Marine Research*, 6: 567-576.

Navarro-Barranco C, Guerra-García JM, Sánchez-Tocino L, García-Gómez JC (2014) Mobile epifaunal community in marine caves: does it differ from open habitats?. *Aquatic Biology*, 20: 101-109.

Navarro-Barranco C, Guerra-García JM, Sánchez-Tocino L, Jiménez Parada P, Cea Sánchez S, García-Gómez JC (2013a) Soft-bottom diversity patterns in marine caves: lessons from crustacean community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446: 22-28.

Navarro-Barranco C, Guerra-García JM, Sánchez-Tocino L, Ros M, Florido M, García-Gómez JC (2015) Colonization and successional patterns of the mobile epifaunal community along an environmental gradient in a marine cave. *Marine Ecology Progress Series*, 521: 105-115.

Navarro-Barranco C, Tierno de Figueroa JM, Guerra-García JM, Sánchez-Tocino L, García-Gómez JC (2013b) Feeding habits of amphipods (Crustacea: Malacostraca) from shallow soft bottom communities: comparison between marine caves and open habitats. *Journal of Sea Research*, 78: 1-7.

Nepote E, Betti F, Bo M, Bavestrello G, Pansini M, Bertolino M (2016) Confronto della comunità a poriferi di una grotta semisommersa del Mar Ligure a distanza di 54 anni. *Biologia Marina Mediterranea*, 23: 234-235.

Nepote E, Bianchi CN, Morri C, Ferrari M, Montefalcone M (2017) Impact of a harbour construction on the benthic community of two shallow marine caves. *Marine Pollution Bulletin*, 114: 35-45.

O

Onorato R, Forti P, Belmonte G, Costantini A, Poto M (2003) La grotta sottomarina lu Lampiùne: novità esplorative e prime indagini ecologiche. *Thalassia Salentina*, 26: 55-64.

Ott JA, Svoboda A (1978) Sea caves as model systems for energy flow studies in primary hard bottom communities. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 40: 477-485.

P

Palau M, Cornet C, Riera T, Zabala M (1991) Planktonic gradients along Mediterranean sea cave. *Oecologia Aquatica*, 10: 299-316.

Palmer AN (1991) Origin and morphology of limestone caves. *Geological Society of America Bulletin*, 103: 1-21.

Pansini M (1984) Notes on some Mediterranean *Axinella* with description of two new species. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 50-51: 79-98.

Pansini M (1996) *Petrosia pulitzeri* n. sp. (Porifera, Demospongiae) from Mediterranean caves. *Italian Journal of Zoology*, 63: 169-172.

Pansini M, Pesce GL (1998) *Higginsia ciccaresei* sp. nov. (Porifera: Demospongiae) from a marine cave on the Apulian coast (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 78: 1083-1091.

Pansini M, Pronzato R (1982) Distribuzione ed ecologia dei Poriferi nella grotta di Mitigliano (Penisola Sorrentina). *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 50: 287-293.

Pansini M, Pronzato R, Fresi E, Cinelli F, Mazzella L, Ponticelli M (1977) Evoluzione delle biocenosi bentoniche di substrato duro lungo un gradiente di luce in una grotta marina superficiale. In: Fresi E, Cinelli F (Eds) *Atti del IX Congresso della Società Italiana di Biologia Marina*. La Seppia, Firenze, pp. 315-330.

Parravicini V, Guidetti P, Morri C, Montefalcone M, Donato M, Bianchi CN (2010) Consequences of sea water temperature anomalies on a Mediterranean submarine cave ecosystem. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 86: 276-282.

Passelaigue F (1989) *Les migrations journalières du Mysidacé marin cavernicole Hemimysis speluncola. Comparaison avec les migrations verticales du plancton*. Thèse d'Etat, Université d'Aix-Marseille II. 209 p.

Passelaigue F, Bourdillon A (1985) Les migrations nyctémérales du Mysidacé *Hemimysis speluncola* Ledoyer. *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 29: 157-158.

Pastor T, Aguilar A (2003) Reproductive cycle of the female Mediterranean monk seal in the western Sahara. *Marine Mammal Science*, 19: 318-330.

Pérès JM (1967) Mediterranean benthos. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 5: 449-533.

Pérès JM, Picard J (1949) Notes sommaires sur le peuplement des grottes sous-marines de la région de Marseille. *Comptes-rendu de la Société de Biogéographie*, 227: 42-45.

Pérès JM, Picard J (1951) Nouvelle carte des fonds du Golfe de Marseille. *Vie et Milieu*, 1-7.

Pérès JM, Picard J (1955) Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparées à ceux de la manche et de l'Atlantique nord-oriental. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 92: 1-71.

Pérès JM, Picard J (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Stations Marine d'Endoume*, 47: 3-137.

Pérez T, Ivanisevic J, Dubois M, Pedel L, Thomas OP, Tokina D, Ereskovsky AV (2011) *Oscarella balibaloï*, a new sponge species (Homoscleromorpha: Plakinidae) from the Western Mediterranean Sea: cytological description, reproductive cycle and ecology. *Marine Ecology*, 32: 174-187.

Pérez T, Vacelet J, Bitar G, Zibrowius H (2004) Two new lithistids (Porifera : Demospongiae) from a shallow eastern Mediterranean cave (Lebanon). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 15-24.

Petricioli D, Bakran-Petricioli T (2019) Status of knowledge on marine cave environments of the Croatian Adriatic coast. In: Langar H, Ouerghi A (Eds) - *Proceedings of the 2nd Mediterranean Symposium on the Conservation of Dark Habitats*. RAC/SPA, Tunis: 19-24.

Pisera A, Gerovasileiou V (2018) *Lithistid demosponges from submarine caves of Crete Island (Eastern Mediterranean Sea): is their occurrence controlled by water silicate content?* In: Book of Abstracts of the IV International Symposium for Anchialine Ecosystems, p. 52.

Pisera A, Vacelet J (2011) Lithistid sponges from submarine caves in the Mediterranean: taxonomy and affinities. *Scientia Marina*, 75: 17-40.

PNUE/PAM-CAR/ASP (2016a) *Algérie: Île de Rachgoun. Cartographie des habitats marins clés de Méditerranée et initiation de réseaux de surveillance*. Par Ramos Esplá A, Benabdi M, Sghaier YR, Forcada Almarcha A, Valle Pérez C, Ouerghi A. CAR/ASP - Projet MedKeyHabitats, Tunis, 113 p. + Annexes.

PNUE/PAM-CAR/ASP (2016b) *Maroc: Site de Jbel Moussa. Cartographie des habitats marins clés de Méditerranée et initiation de réseaux de surveillance*. Par Bazairi H, Sghaier YR, Benhoussa A, Boutahar L, El Kamcha R, Selfati M, Gerovasileiou V, Baeza J, Castañer V, Martin J, Valriberas E, González R, Maestre M, Espinosa F, Ouerghi A. CAR/ASP - Projet MedKeyHabitats, Tunis, 92 p. + Annexes.

Polymenakou PN, Mandalakis M, Dailianis T, Dimitriadis C, Medvecky M, Magoulas A, Gerovasileiou V (2018) Preliminary assessment of methanogenic microbial communities in marine caves of Zakynthos Island (Ionian Sea, Greece). *Mediterranean Marine Science*, 19: 284-289.

Poulakakis N, Mylonas M, Lymberakis P, Fassoulas C (2002) Origin and taxonomy of the fossil elephants of the island of Crete (Greece): problems and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186: 163-183.

Pouliquen L (1969) Remarques sur la présence d'éponges de l'étage bathyal dans les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - Série C*, 268: 1324-1326.

Pouliquen L (1972) Les spongiaires des grottes sous-marines de la région de Marseille. Écologie et systématique. *Téthys*, 3: 717-758.

Pretus JL (1990) Description of *Odontozona addaia* spec. nov. (Crustacea: Decapoda: Stenopodidae) from a marine cave in the island of Minorca, western Mediterranean. *Zoologische Mededelingen*, 63: 343-357.

Pulitzer-Finali G (1983) A collection of Mediterranean Demospongiae (Porifera) with, in appendix, a list of the Demospongiae hitherto recorded from the Mediterranean Sea. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale 'Giacomo Doria'*, 84: 445-621.

R

RAC/SPA-UNEP/MAP (2012) *Synthesis report of the ecological characterization of the marine areas of Enfeh peninsula, Ras Chekaa and Raoucheh cave in Lebanon*. By Ramos-Esplá AA, Bitar G, El-Shaer H, Forcada A, Limam A, Ocaña O, Sghaier YR, Khalaf G, Fakhri M, Tarek E, Valle C. RAC/SPA-MedMPAnet Project, Tunis, 30 p. + Annexes.

RAC/SPA-UNEP/MAP (2013a) *Ecological study in the Porto Palermo Bay and surrounding areas*. By Kashta L, Beqiraj S, Gace A, Mato X. RAC/SPA - MedMPAnet Project, Tunis, 44 p. + Annexes.

RAC/SPA-UNEP/MAP (2013b) *Synthesis report of the ecological characterization of the marine areas of Nakoura, Tyre and Saida in Lebanon*. By Ramos-Esplá AA, Bitar G, El-Shaer H, Forcada A, Limam A, Ocaña O, Sghaier YR, Valle C. RAC/SPA - MedMPAnet Project, Tunis, 38 p. + Annexes.

RAC/SPA-UNEP/MAP (2014) *Ecological characterization of sites of interest for conservation in Lebanon: Enfeh Peninsula, Ras Chekaa cliffs, Raoucheh, Saida, Tyre and Nakoura*. By Ramos-Esplá AA, Bitar G, Khalaf G, El Shaer H, Forcada A, Limam A, Ocaña O, Sghaier YR, Valle C. RAC/SPA - MedMPAnet Project, Tunis, 146 p. + Annexes.

Radolović M, Bakran-Petricioli T, Petricioli D, Surić M, Perica D (2015) Biological response to geochemical and hydrological processes in a shallow submarine cave. *Mediterranean Marine Science*, 16: 305-324.

Rastorgueff P-A, Bellan-Santini D, Bianchi CVN, Bussotti S, Chevaldonné P, Guidetti P, Harmelin J-G, Montefalcone M, Morri C, Perez T, Ruitton S, Vacelet J, Personnic S (2015a) An ecosystem-based approach to evaluate the ecological quality of Mediterranean undersea caves. *Ecological Indicators*, 54: 137-152.

Rastorgueff P-A, Chevaldonné P, Arslan D, Verna C, Lejeusne C (2014) Cryptic habitats and cryptic diversity: unexpected patterns of connectivity and phylogeographical breaks in a Mediterranean endemic marine cave mysid. *Molecular Ecology*, 23: 2825-2843.

Rastorgueff P-A, Harmelin-Vivien M, Richard P, Chevaldonné P (2011) Feeding strategies and resource partitioning mitigate the effects of oligotrophy for marine cave mysids. *Marine Ecology Progress Series*, 440: 163-176.

Rastorgueff P-A, Rocher C, Selva M, Chevaldonné P (2015b) Preliminary DNA-based diet assessment of a gutless carnivore, the sponge *Asbestopluma hypogea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 467: 108-114.

Reijnders PJH, Verriopoulos G, Brasseur SMJM (1997) Status of pinnipeds relevant to the European Union. IBN Scientific Contributions 8. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen, pp. 12-26.

Reveillaud J, Allewaert C, Pérez T, Vacelet J, Banaigs B, Vanreusel A (2012) Relevance of an integrative approach for taxonomic revision in sponge taxa: case study of the shallow-water Atlanto-Mediterranean *Hexadella* species (Porifera: Ianthellidae: Verongida). *Invertebrate Systematics*, 26: 230-248.

Riedl R (1959a) Das Vorkommen von Nemertinen in unterseeischen Höhlen. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil XV. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 527-590.

Riedl R (1959b) Die Hydroiden des Golfes von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseeischer Höhlen. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 591-755.

Riedl R (1959c) Turbellarien aus submarinen Höhlen. 1. Archoophora. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil VII. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 178-208.

Riedl R (1959d) Turbellarien aus submarinen Höhlen. 2. Prolecithophora. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil VIII. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 209-304.

Riedl R (1959e) Turbellarien aus submarinen Höhlen. 3. Seriata und Neorhabdocoela. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil IX. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 305-332.

Riedl R (1959f) Turbellarien aus submarinen Höhlen. 4. Faunistik und Ökologie. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil X. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 331-401.

Riedl R (1966) *Biologie der Meereshöhlen*. Paul Parey, Hamburg, 636 p.

Riedl R, Ozretić B (1969) Hydrobiology of marginal caves. Part I. General problems and introduction. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 54: 661-683.

- Riera T, Alcaraz M, Gili JM, Zabala M (1985) Étude quantitative d'une population de mysidacés des grottes sous-marines du littoral de Majorque. *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 29: 159-162.
- Riera T, Vives F, Gili JM (1991) *Stephos margalefi* sp. nov. (Copepoda: Calanoida) from a submarine cave of Majorca Island (western Mediterranean). *Oecología Aquática*, 10: 317-323.
- Romano E, Bergamin L, Pierfranceschi G, Provenzano C, Marassich A (2018) The distribution of benthic foraminifera in Bel Torrente submarine cave (Sardinia, Italy) and their environmental significance. *Marine Environmental Research*, 133: 114-127.
- Romero A (2009) Cave biology: life in darkness. Cambridge University Press, New York, 306 p.
- Ros JD, Romero J, Ballesteros E, Gili JM (1985) *Diving in blue water. The benthos*. In: Margalef R (Ed.) *Western Mediterranean*. Pergamon Press, Oxford, pp. 233-295.
- Rosso A, Di Martino E (2016) Bryozoan diversity in the Mediterranean Sea: an up-date. *Mediterranean Marine Science*, 17: 567-607.
- Rosso A, Di Martino E, Sanfilippo R, Di Martino V (2013a) Bryozoan communities and thanatocoenoses from submarine caves in the Plemmirio Marine Protected Area (SE Sicily). In: Ernst A, Schäfer P, Scholz J (Eds) *Bryozoan Studies 2010. Lecture Notes in Earth System Sciences*, vol 143. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Rosso A, Gerovasileiou V, Sanfilippo R, Guido A (2019) Bryozoan assemblages from two submarine caves in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Marine Biodiversity*, 49: 707-726.
- Rosso A, Sanfilippo R, Ruggieri R, Maniscalco R, Vertino A (2015) Exceptional record of submarine cave communities from the Pleistocene of Sicily (Italy). *Lethaia*, 48: 133-144.
- Rosso A, Sanfilippo R, Taddei Ruggiero E, Di Martino E (2013b) Faunas and ecological groups of Serpuloidea, Bryozoa and Brachiopoda from submarine caves in Sicily (Mediterranean Sea). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 52: 167-176.
- Rosso A, Di Martino E, Gerovasileiou V (2020) Revision of the genus *Setosella* (Bryozoa: Cheilostomata) with description of new species from deep-waters and submarine caves of the Mediterranean Sea. *Zootaxa*, 728(4):401–442.
- Rovere A, Parravicini V, Firpo M, Morri C, Bianchi CN (2011) Combining geomorphologic, biological and accessibility values for marine natural heritage evaluation and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21: 541-552.
- Russ K, Rützler K (1959) Zur Kenntnis der Schwammfauna unterseeischer Höhlen. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30: 756-787.
- Russel-Hunter WD (1970) *Aquatic productivity*. Macmillan, London, 306 pp.
- Russo GF, Bianchi CN (2003) Organizzazione trofica. In: Cicogna F, Bianchi CN, Ferrari G, Forti P (Eds) *Grotte marine: cinquant'anni di ricerca in Italia*. Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio, Rome, pp. 313-320.
- Russo R, Valente S, Colangelo G, Belmonte G (2015). Meiofauna distribution on hard substrata in a submarine cave. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95: 1555-1564.
- Rützler K (1965) Die Poriferen einer sorrentiner Höhle. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia Expedition 1952 Teil XVIII. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 176: 303-319.
- Rützler K, Sarà M (1962) *Diplastrella ornata*, eine neue mediterrane Art der Familie Spirastrellidae (Demospongiae). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 169: 231-236.

S

- Salomidi M, Katsanevakis S, Borja A, Braeckman U, Damalas D, Galparsoro I, Mifsud R, Mirto S, Pascual M, Pipitone C, Rabaut M, Todorova V, Vassilopoulou V, Vega Fernandez T (2012) Assessment of goods and services, vulnerability, and conservation status of European seabed biotopes: a stepping stone towards ecosystem-based marine spatial management. *Mediterranean Marine Science*, 13: 49-88.
- Sanfilippo R, Mòllica E (2000) *Serpula cavernicola* Fassari & Mollica, 1991 (Annelida Polychaeta): diagnostic features

of the tubes and new Mediterranean records. *Marine Life*, 10: 27-32.

Sanfilippo R, Rosso A, Guido A, Gerovasileiou V (2017) Serpulid communities from two marine caves in the Aegean Sea, eastern Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 97: 1059-1068.

Sanfilippo R, Rosso A, Guido A, Mastandrea A, Russo F, Riding R, Taddei Ruggiero E (2015) Metazoan/microbial biostalactites from present-day submarine caves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology*, 36: 1277-1293.

Sarà M (1958) Studio sui Poriferi di una grotta di marea del Golfo di Napoli. *Archivio Zoologico Italiano*, 43: 203-281.

Sarà M (1959a) Considerazioni sulla distribuzione ed ecologia dei Poriferi nelle grotte. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 11: 1-7.

Sarà M (1959b) Specie nuove di Demospongie provenienti da acque superficiali del golfo di Napoli. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 11: 1-22.

Sarà M (1961a) La fauna di Poriferi delle grotte delle isole Tremiti. Studio ecologico e sistematico. *Archivio Zoologico Italiano*, 46: 1-59.

Sarà M (1961b) Zonazione dei poriferi nella grotta della "Gaiola". *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 13: 1-32.

Sarà M (1962a) Distribuzione ed ecologia dei Poriferi in acque superficiali del Golfo di Policastro (Mar Tirreno). *Annali del Pontificio Istituto Superiore di Scienze e Lettere S. Chiara*, 12: 191-214.

Sarà M (1962b) Zonazione dei Poriferi in biotopi litorali. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 32: 44-57.

Sarà M (1964) Distribuzione ed ecologia dei Poriferi in acque superficiali della Riviera Ligure di Levante. *Archivio Zoologico Italiano*, 49: 181-248.

Sarà M (1968) Stratification des peuplements d'éponges à recouvrement total dans certaines grottes du niveau superficiel. *Rapports de la Commission Internationale de la Mer Méditerranée*, 19: 83-85.

Sarà M (1974) Il popolamento delle grotte marine e sua protezione. *Atti del IV Simposio Nazionale sulla Conservazione della Natura*. Cacucci, Bari, 1: 51-59.

Sarà M (1978) Il popolamento delle grotte marine: interesse di una salvaguardia. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 40: 502-505.

Sarà M, Siribelli L (1960) La fauna di Poriferi delle 'secche' del Golfo di Napoli. 1. La 'secca' della Gaiola. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 12: 1-93.

Sarbu SM, Kane TC, Kinkle BK (1996) A chemoautotrophically based cave ecosystem. *Science*, 272: 1953-1955.

Sempere-Valverde J, Sabino Lorenzo Á, Espinosa F, Gerovasileiou V, Sánchez-Tocino L, Navarro-Barranco C (2019) Taxonomic and morphological descriptors reveal high benthic temporal variability in a Mediterranean marine submerged cave over a decade. *Hydrobiologia*, 839: 177-194.

Sgorbini S, Bianchi CN, Degl'Innocenti F, Diviacco G, Forti S, Morri C, Niccolai I (1988) Méthodologie d'une étude hydrobiologique dans la grotte marine de Bergeggi (mer Ligure). *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 31: 119.

Silén L, Harmelin J-G (1976) *Haplopoma sciaphilum* sp.n., a cave-living bryozoan from the Skagerrak and the Mediterranean. *Zoologica Scripta*, 5: 61-66.

Sini M, Katsanevakis S, Koukourouvli N, Gerovasileiou V, Dailianis T, Buhl-Mortensen L, Damalas D, Dendrinos P, Dimas X, Frantzis A, Gerakaris V, Giakoumi S, Gonzalez-Mirelis G, Hassiotis T, Issaris Y, Kavadas S, Koutsogiannopoulos DD, Koutsoubas D, Manoutsoglou E, Markantonatou V, Mazaris A, Poursanidis D, Papatheodorou G, Salomidi M, Topouzelis K, Zotou M (2017) Assembling ecological pieces to reconstruct the conservation puzzle of the Aegean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 4: 347.

Smith KL, Burns KA, Teal JM (1972) *In situ* respiration of benthic communities in Castle Harbor, Bermuda. *Marine Biology*, 12: 196-199.

Southward AJ, Kennicutt MC, Alcalá-Herrera J, Abbiati M, Airoidi L, Cinelli F, Bianchi CN, Morri C, Southward EC (1996) On the biology of submarine caves with sulphur springs: appraisal of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios as a guide to trophic relations.

Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 76: 265-285.

SPA/RAC-UN Environment/MAP, OCEANA (2017) *Guidelines for inventorying and monitoring of dark habitats in the Mediterranean Sea*. By Gerovasileiou V, Aguilar R, Marín P. SPA/RAC-Deep Sea Lebanon Project, Tunis, 40 pp. + Annexes.

Starmühlner F (1955a) Zur Molluskenfauna des Felslitorals und submariner Höhlen am Capo di Sorrento (1. Teil). Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil IV. *Österreichische Zoologische Zeitschrift*, 6: 147-249.

Starmühlner F (1955b) Zur Molluskenfauna des Felslitorals und submariner Höhlen am Capo di Sorrento (2. Teil). Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil IV. *Österreichische Zoologische Zeitschrift*, 6: 631-713.

Starmühlner F (1968) Investigations about the mollusc fauna in submarine caves. *Proceedings of the Symposium on Mollusca, Part. 1*. Marine Biological Association of India, Ernakulam, Cochin, pp. 137-163.

Stewart IS, Morhange C (2009) Coastal geomorphology and sea-level change. In: Woodward JC (Ed.) *The physical geography of the Mediterranean*. University Press, Oxford, pp. 385-413.

Stock JH (1994) Biogeographic synthesis of the insular groundwater faunas of the (sub)tropical Atlantic. *Hydrobiologia*, 287: 105-117.

Stock JH, Iliffe TM, Williams D (1986) The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2: 90-92.

Surić M, Lončarić R, Lončar N (2010) Submerged caves of Croatia: distribution, classification and origin. *Environmental Earth Sciences*, 61: 1473-1480.

T

Taddei Ruggiero E (1994) Brachiopods from bio- and thanatocoenoses of the Isca submarine cave (Sorrento Peninsula). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 2: 313-323.

Teixidó N, Garrabou J, Harmelin J-G (2011b) Low dynamics, high longevity and persistence of sessile structural species dwelling on Mediterranean coralligenous outcrops. *PLoS ONE*, 6: e23744.

Todaro AM, Shirley TC (2003) A new meiobenthic priapulid (Priapulida, Tubiluchidae) from a Mediterranean submarine cave. *Italian Journal of Zoology*, 70: 79-87.

Todaro MA, Leasi F, Bizzarri N, Tongiorgi P (2006) Meiofauna densities and gastrotrich community composition in a Mediterranean sea cave. *Marine Biology*, 149: 1079-1091.

True MA (1970) Étude quantitative de quatre peuplements sciaphiles sur substrat rocheux dans la région marseillaise. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 69: 1-48.

Tsiamis K, Aydogan Ö, Bailly N, Balistreri P, Bariche M, Carden-Noad S, Corsini-Foka M, Crocetta F, Davidov B, Dimitriadis C, Dragičević B, Drakulić M, Dulčić J, Escánez A, Fernández-Álvarez FA, Gerakaris V, Gerovasileiou V, Hoffman R, Izquierdo-Gómez D, Izquierdo-Muñoz A, Kondylatos G, Latsoudis P, Lipej L, Madiraca F, Mavrič B, Parasporo M, Sourbès L, Taşkin E, Türker A, Yapici S (2015) New Mediterranean Biodiversity Records (July 2015). *Mediterranean Marine Science*, 16: 472-488.

Turon X, Martí R, Uriz MJ (2009) Chemical bioactivity of sponges along an environmental gradient in a Mediterranean cave. *Scientia Marina*, 73: 387-397.

U

UICN, CAR/ASP, HCEFLCD (2014) *Le cap des Trois Fourches: un site de grande importance pour la conservation de la nature sur la côte méditerranéenne du Maroc*. UICN, Gland et Malaga. 44 p.

UNEP-MAP-RAC/SPA (2008) *Action plan for the conservation of the coralligenous and other calcareous bio-concretions in the Mediterranean Sea*. RAC/SPA, Tunis, 21 p.

UNEP MAP RAC/SPA (2015) *Action Plan for the Conservation of Habitat and Species Associated with Seamounts, Underwater Caves and Canyons, Aphotic Hard Beds and Chemo synthetic Phenomena in the Mediterranean Sea*. Dark

UNEP-MAP-RAC/SPA (2016a) *Montenegro: Platamuni and Ratac areas. Mapping of marine key habitats and initiation of monitoring network*. By Torchia G, Pititto F, Rais C, Trainito E, Badalamenti F, Romano C, Amosso C, Bouafif C, Dragan M, Camisassi S, Tronconi D, Macic V, Sghaier YR, Ouerghi A. RAC/SPA - MedKeyHabitats Project, Tunis. 77 p. + Annexes.

UNEP-MAP-RAC/SPA (2016b) *Montenegro: Platamuni and Ratac areas. Summary report of the available knowledge and gap analysis*. By Torchia G, Pititto F, Rais C, Trainito E, Badalamenti F, Romano C, Amosso C, Bouafif C, Dragan M, Camisassi S, Tronconi D, Macic V, Sghaier YR, Ouerghi A. RAC/SPA - MedKeyHabitats Project, Tunis, 32 p.

Uriz MJ, Martin D, Turon X, Ballesteros E, Hughes R, Acebal C (1991) An approach to the ecological significance of chemically mediated bioactivity in Mediterranean benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 70: 175-188.

V

Vacelet J (1959) Répartition générale des éponges et systématique des éponges cornées de la région de Marseille et de quelques stations méditerranéennes. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 26: 39-101.

Vacelet J (1964) Étude monographique de l'éponge calcaire pharétronide de Méditerranée, *Petrobiona massiliana* Vacelet et Lévi. Les Pharétronides actuelles et fossiles. *Recueil des Travaux de la Stations Marine d'Endoume*, 34: 1-125.

Vacelet J (1967) The direct study of the populations of underwater cliffs and caves. *Underwater Association Reports*, 73-76.

Vacelet J, Bitar G, Carteron S, Zibrowius H, Pérez T (2007) Five new sponge species (Porifera : Demospongiae) of subtropical or tropical affinities from the coast of Lebanon (eastern Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 1539-1552.

Vacelet J, Borchiellini C, Pérez T, Butel-Poncé V, Brouard JP, Guyot M (2000) Morphological, chemical and biochemical characterization of a new species of sponge without skeleton (Porifera, Demospongiae) from the Mediterranean Sea. *Zoosystema*, 22: 313-326.

Vacelet J, Boury-Esnault N (1982) Une nouvelle éponge du genre *Crambe* (Demospongiae, Poecilosclerida) de Méditerranée, *C. tailliezi* n. sp. *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 8: 107-113.

Vacelet J, Boury-Esnault N (1995) Carnivorous sponges. *Nature*, 373: 333-335.

Vacelet J, Boury-Esnault N (1996) A new species of carnivorous sponge (Demospongiae: Cladorhizidae) from a Mediterranean cave. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 66: 109-115.

Vacelet J, Boury-Esnault N, Harmelin J-G (1994) Hexactinellid cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep Sea Research Part I*, 41: 965-973.

Vacelet J, Lévi C (1958) Un cas de survivance, en Méditerranée, du groupe d'éponges fossiles des Pharétronides. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 246: 318-320.

Vacelet J, Pérez T (1998) Two new genera and species of sponges (Porifera, Demospongiae) without skeleton from a Mediterranean cave. *Zoosystema*, 20: 5-22.

Villora-Moreno S (1996) A new genus and species of the deep-sea family Coronarctidae (Tardigrada) from a submarine cave with a deep-sea like condition. *Sarsia*, 81: 275-283.

Voultsiadou E, Gerovasileiou V, Dailianis T (2013) Extinction trends of marine species and populations in the Aegean and adjacent ecoregions. In: Briand F (Ed.) *Marine extinctions - patterns and processes, CIESM Workshop Monograph n°45*. CIESM, Monaco, pp. 59-74.

Voultsiadou-Koukoura E, van Soest RWM (1991) *Hemiasterella aristoteliana* n. sp. (Porifera, Hadromerida) from the Aegean Sea with a discussion of the family Hemiasterellidae. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 61: 43-49.

Voultsiadou-Koukoura E, van Soest RWM, Koukouras A (1991) *Coscinoderma sporadense* sp. n. from the Aegean Sea with comments on *Coscinoderma confragosum* (Porifera, Dictyoceratida). *Zoologica Scripta*, 20: 195-199.

W

Warén A, Carrozza F, Rocchini R (1997) Description of two new species of Hyalogyrinidae (Gastropoda, Heterobranchia) from the Mediterranean. *Bollettino Malacologico*, 32: 57-66.

Wittmann KJ (2004) *Retromysis nura* new genus and species (Mysidacea, Mysidae, Heteromysini) from a superficial marine cave in Minorca (Balearic Islands, Mediterranean Sea). *Crustaceana*, 77: 769-783.

Z

Zabala M, Gili JM (1985) Distribution des Bryozoaires le long d'un gradient sédimentaire dans deux grottes sous-marines du littoral de Majorque. *Rapports de la Commission Internationale de la Mer Méditerranée*, 29: 137-140.

Zabala M, Riera T, Gili JM, Barange M, Lobo A, Peñuelas J (1989) Water flow, trophic depletion, and benthic macrofauna impoverishment in a submarine cave from the Western Mediterranean. *Marine Ecology*, 10: 271-287.

Zenetos A, Akel E, Apostolidis C, Bilecenoglu M, Bitar G, Buchet V, Chalari N, Corsini-Foka M, Crocetta F, Dogrammatzi A, Drakulić M, Fanelli G, Giglio G, Imsiridou A, Kapisir K, Karachle P, Kavadas S, Kondylatos G, Lefkaditou E, Lipej L, Mavrič B, Minos G, Moussa R, Pancucci-Papadopoulou M, Prato E, Renda W, Ríos N, Rizkalla S, Russo F, Servonnat M, Siapatis A, Sperone E, Theodorou J, Tiralongo F, Tzovenis I (2015). New Mediterranean Biodiversity Records (April 2015). *Mediterranean Marine Science*, 16: 266-284.

Zeppilli D, Leduc D, Fontanier C, Fontaneto D, Fuchs S, Gooday AJ, Goineau A, Ingels J, Ivanenko VN, Møbjerg Kristensen R, Cardoso Neves R, Sanchez N, Sandulli R, Sarrazin J, Sørensen MV, Tasiemski A, Vanreusel A, Autret M, Bourdonnay L, Claireaux M, Coquillé V, De Wever L, Rachel D, Marchant J, Toomey L, Fernandes D (2018) Characteristics of meiofauna in extreme marine ecosystems: a review. *Marine Biodiversity*, 48: 35-71.

Zibrowius H (1968) Étude morphologique, systématique et écologique des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 43: 81-252.

Zibrowius H (1971) Remarques sur la faune sessile des grottes sous-marines et de l'étage bathyal en Méditerranée. *Rapports de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 20: 243-245.

Zibrowius H (1978) Les Scleractiniaires des grottes sous-marines en Méditerranée et dans l'Atlantique nord-oriental (Portugal, Madère, Canaries, Açores). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 40: 516-545.



**Mediterranean
Action Plan**
Barcelona
Convention



*The Mediterranean
Biodiversity
Centre*

Specially Protected Areas Regional Activity Centre (SPA/RAC)
Boulevard du Leader Yasser Arafat - B.P. 337 - 1080 Tunis Cedex - Tunisia
Tel: +216 71 206 649 / 485 | car-asp@spa-rac.org | www.spa-rac.org

ISBN 978-9973-9889-9-7

