

PEUPLEMENT BENTHIQUE DES GROTTES SOUS-MARINES DE SAGRES (PORTUGAL, ATLANTIQUE NORD-ORIENTAL)

Par N. BOURY-ESNAULT¹, J.-G. HARMELIN¹, M. LEDOYER²,
L. SALDANHA³ et H. ZIBROWIUS¹

Avec 2 figures

ABSTRACT. The benthic communities of 8 submarine caves from Sagres area (southern Portugal) have been surveyed by scuba diving (organismic and photographic sampling). These relatively shallow (vault: 10-16 m depth) and large (maximum length: 115 m) caves are subjected to relatively strong water circulation (waves, tides), except for some small more confined dark areas. As a result and with reference to Mediterranean caves, the community typically associated to dark, confined cavities is limited to those few calmer recesses despite the wide extension of darkness. Conversely, communities typical of shaded and semi-dark parts expand widely inside the caves, together with some rheophylic invertebrates. Five physiognomic zones have been distinguished in these caves. Species richness of sponges, scleractinians and bryozoans appears to be lower than in dark caves of the Mediterranean. The most interesting faunal traits of these caves are: (i) the occurrence of rich mixed populations of brachiopods (5 species) and of mysids (2 species) in remote parts; (ii) the occurrence of some species formerly considered as Mediterranean endemics; (iii) the absence of some expected species (*e.g.* *Corallium rubrum*); (iv) the replacement of several Mediterranean species, highly diagnostic of cave environment, by vicariant sibling species, *e.g.* in the genera *Aplysina* (sponges), *Puellina* (bryozoans), *Hemimysis* (mysids).

¹ Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540: *DIMAR*, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie de Lions, F-13007 Marseille, France. E-mail: esnault@com.univ-mrs.fr

² 4, Crech Ar Fur, Le Brestan, 22610 Pleubian, France.

³ † Deceased (1937-1997). Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, 2750-642 Cascais, Portugal.

RESUMO. As comunidades bentônicas de oito grutas submarinas da área de Sagres (Sul de Portugal) foram observadas em mergulho com escafandro autónomo, tendo sido documentadas fotograficamente e amostradas biologicamente. Estas grutas, em profundidades variando entre os 10 e os 16 m e atingindo um comprimento máximo de 115 m, estão sujeitas a fortes movimentos de água (ondas e marés) excepto nas partes mais confinadas e escuras. Como resultado e comparando com grutas mediterrânicas, a comunidade tipicamente associada às cavidades escuras e confinadas, está limitada e estes pequenos locais, pese embora a larga extensão de escuridão. Em contrapartida, as comunidades típicas das partes ensombradas ou de penumbra, distribuem-se largamente nas grutas, em conjunto com alguns invertebrados reofílicos. Cinco zonas fisionómicas foram identificadas nestas grutas. A riqueza específica em esponjas, escleractiniários e biozoários parece ser menor do que nas grutas do Mar Mediterrâneo. Os aspectos faunísticos mais interessantes nestas grutas são: (i) a ocorrência de ricas comunidades mistas de braquiópodes (5 espécies) e misidáceos (2 espécies) nas partes mais remotas; (ii) a ocorrência de algumas espécies consideradas endémicas do Mediterrâneo; (iii) ausência de certas espécies esperadas (por ex: *Corallium rubrum*); (iv) a substituição de várias espécies mediterrâneas, consideradas altamente diagnósticas de ambiente cavernícolas, por espécies vicariantes, por ex.: nos géneros *Aplysina* (esponjas), *Puellina* (briozoários e *Hemimysis* (misidáceos).

INTRODUCTION

Les peuplements des grottes sous-marines présentent un grand intérêt écologique, en particulier à cause de l'intensité des gradients physiques (lumière, circulation hydrologique, sédimentation) qui s'y déploient. La distribution des organismes, régie par ces gradients, se traduit par une succession d'assemblages dont les particularités diffèrent de manière très marquée en fonction de la distance à l'entrée (CINELLI *et al.*, 1977; FICHEZ, 1991; LABOREL & VACELET, 1959; LABOREL, 1960; HARMELIN *et al.*, 1985; ZABALA *et al.*, 1989). Les parties obscures et confinées des grottes sous-marines sont considérées comme représentant un mésocosme des grands fonds (HARMELIN *et al.*, 1985; VACELET *et al.*, 1994). Leur étude approfondie sur la côte méditerranéenne provençale a permis une appréciation plus précise de la biodiversité des peuplements des habitats aphotiques, en particulier ceux de la pente continentale, avec lesquelles les grottes partagent de nombreux éléments faunistiques.

La côte de l'Algarve est une région-clé du point de vue biogéographique entre la Méditerranée et l'Atlantique nord-oriental. Dans la région de Sagres, elle est riche en grottes sous-marines karstiques, qui n'ont jamais été étudiées.

Les principales questions qui se posaient étaient: (i) est-ce que les grands traits de la bionomie de grottes tels qu'ils ont été reconnus dans les grottes méditerranéennes se retrouvent dans ces grottes atlantiques? (ii) est-ce que les principaux descripteurs de la structure et de la composition des peuplements cavernicoles sont les mêmes? (iii) est-ce que la relative proximité de la Méditerranée alliée aux similitudes d'habitat va favoriser la présence d'espèces connues comme endémiques méditerranéennes ou ayant un caractère méditerranéen accentué (mais pouvant être distribuées dans les parages occidentaux du détroit de Gibraltar)? ou, au contraire, est-ce que la fragmentation accentuée de cet habitat va avoir pour effet l'existence d'espèces vicariantes très proches de leurs homologues méditerranéens? (iv) est-ce que les parties obscures présentent les mêmes originalités faunistiques qu'en Méditerranée?

Cette étude n'est qu'une approche préliminaire, qui sera approfondie pour certains groupes.

MATERIEL ET METHODES

Cadre et conditions de l'étude

Les grottes de Sagres ont fait l'objet d'une campagne d'études sur le terrain du 1 au 11 septembre 1986 dans le cadre d'un programme de coopération scientifique franco-portugaise. Cette campagne était organisée et dirigée par le Professeur LUIZ SALDANHA. Les observations, les relevés topographiques et la collecte d'échantillons ont été faits en plongée. Ces données ont été complétées par des relevés photographiques à différentes échelles de la faune fixée et mobile.

Sites étudiés

Généralités - Huit grottes sous-marines (dont six principales) proches de Sagres ont été visitées. L'une d'elles est située sous un des îlots Martinhal tandis que les sept autres sont distribuées le long du promontoire au sud du port de Sagres, entre Ponta da Baleeira et Ponta da Atalaia (Fig. 1). Ces grottes sont de taille diverse, mais la plupart sont relativement grandes, jusqu'à environ 115 m de long; elles s'ouvrent à faible profondeur (entre 6-8 m et 18 m de profondeur au plancher à marée basse) et sont exposées à la houle. L'action de celle-ci et des mouvements de marées se manifeste dans la plus grande partie des grottes, comme l'attestent des observations directes et des signes indirects (rareté des dépôts vaseux, présence de *ripple-marks* sur les portions sableuses, fréquence d'invertébrés fixés rhéophiles, gorgones, en particulier, dans les parties reculées des grottes les plus grandes). Certaines de ces grottes présentent une poche d'air, qui peut être en communication avec l'extérieur; cette particularité tend à accentuer la dynamique hydrologique à l'intérieur des grottes (effet de pompe). Dans

tous les cas, l'éclairage au niveau des parois est rapidement très diminué et les parties obscures sont très étendues. Trois grottes (Nossa Senhora, des Cierges, de la Donzelle) offrent de petites chambres annexes où l'obscurité est totale et la circulation est particulièrement atténuée par rapport aux chambres principales.



Fig. 1 - Localisation des grottes étudiées sur la côte sud-ouest du Portugal. a. La flèche indique la région de Sagres détaillée en b. L'échelle représente 200 km. b. Détail de la région de Sagres. L'une des grottes est localisée au sein des Ilhotes do Martinhal, et les 5 autres sur la côte au sud de la Ponta da Baleeira indiquée par une étoile. L'échelle représente 1 km.

1. Grotte Martinhal. Cette grotte est située sous le flanc ouest de l'îlot Martinhal; sa topographie est complexe avec une entrée principale s'ouvrant à 16 m de profondeur, haute (> 3 m) et large, une entrée latérale moins profonde (8 à 10 m) et nettement moins haute, une chambre principale d'une trentaine de mètres de long, dont le plancher en pente présente un relief accentué par un gros bloc et comprend des portions de vase. Cette chambre principale se prolonge par trois diverticules étroits, dont deux remontent sur une vingtaine de mètres et se rejoignent au delà d'un pilier à 8 m de profondeur. La présence de gorgones *Leptogorgia* au fond d'un de ces diverticules indique que la circulation de l'eau reste forte au fond de cette grotte grâce à un système de failles. A l'extérieur de la grotte, le fond est parsemé de gros blocs.

2. Grotte Nossa Senhora. C'est la plus vaste des grottes étudiées: 115 m de long et une quarantaine de mètres dans sa plus grande largeur. Elle comprend une grande

salle antérieure, qui s'élargit après un court vestibule, et une salle postérieure séparée de la première par deux piliers; le plus gros de ceux-ci détermine avec la paroi ouest de la grotte un couloir étroit d'une trentaine de mètres de long, où débouche un diverticule aveugle en pente, d'environ 10 m de long. La salle antérieure, de plus de 50 m de long, s'ouvre sur l'extérieur à 12 m de profondeur (à marée basse) et son plancher, parsemé de blocs, remonte à 10 m; elle est haute et présente une partie aérienne, qui se poursuit jusqu'au bout de la salle postérieure (isolement d'une poche d'air postérieure à marée haute). Cette salle postérieure est en obscurité totale; elle est longue de 65 m et sa hauteur se réduit de plus en plus vers le fond, où la profondeur au plancher est limitée à 1-2 m. Le pourtour des deux salles est irrégulier, avec de nombreux recoins, poches, fissures déterminant autant de microhabitats. Du fait de l'étendue des parties aériennes dans cette grotte, la circulation doit être notable par mer agitée dans les deux salles principales, comme l'atteste la rareté des dépôts de sédiments fins et la présence de gorgones *Eunicella verrucosa* à 50 m de l'entrée.

3. Grotte de Cierges. Cette cavité s'ouvre sous la même voûte que la précédente et à la même profondeur. Elle s'enfonce de manière rectiligne sur environ 25 m et s'élève par une série de replats recouverts d'une pellicule de vase jusqu'à une petite chambre obscure dans sa partie terminale; celle-ci est pourvue d'une petite poche d'air et ornée de stalactites, dont la couleur claire et le peuplement essentiellement constitué de serpulides pourraient être un signe d'écoulements d'eau douce fréquents.

4. Grotte du Cap. Cette grotte est localisée au fond d'une crique étroite, à proximité du cap Atalaia; la profondeur à l'entrée est d'environ 10 m. Elle est longue d'environ 70 m, parsemée de gros blocs et de taches de sable; elle est soumise à un fort hydrodynamisme sur toute son étendue (présence de *ripple-marks*).

5. Grotte de la Donzelle. Cette grotte s'ouvre à la profondeur de 18 m sous un grand surplomb qui contribue à l'atténuation de la lumière et des actions hydrodynamiques. Une première salle encombrée de gros blocs se poursuit par un petit couloir inférieur et par une chambre supérieure pourvue de diverticules, qui s'élèvent jusqu'à 3-4 m de profondeur. Divers indices, physiques (parois noircies d'oxydes polymétalliques) et faunistiques, indiquent que les diverticules de cette chambre supérieure présentent un calme hydrodynamique prononcé.

6. Tunnel. Ce tunnel de 50 à 70 m de long est coudé, avec un petit diverticule latéral, et traverse une petite pointe; les profondeurs au plafond et au plancher sont d'environ 6-8 m et 12 m.

Les deux autres grottes visitées au cours de la mission sont de taille plus modeste.

RESULTATS

1. - Eléments sur quelques groupes majeurs de la faune cavernicole

1. 1. - Spongiaires

La richesse spécifique des spongiaires est relativement élevée dans les grottes de Sagres puisque 70 espèces (7 Calcarea et 63 Demospongiae) y ont été recensées dont au moins 4 sont des espèces nouvelles pour la Science: une éponge de la classe Calcarea *Guancha* n. sp., et 3 espèces de la classe Demospongiae *Aplysina* n. sp., *Spirastrella* n. sp., *Rhabderemia* n. sp. Ces espèces seront décrites dans une publication ultérieure. Les démosponges se répartissent en 2 Homosclerophorida, 6 Tetractinellida, 9 Hadromerida, 6 Halichondrida, 13 Axinellida, 10 Poecilosclerida, 4 Haplosclerida, 6 Dendroceratida, 4 Dictyoceratida, 2 Chondrosida et 1 Verongida. Cette richesse spécifique est cependant plus faible que celle répertoriée dans les grottes de la côte provençale par POULIQUEN (1971), où 119 espèces avaient été dénombrées mais avec un échantillonnage bien plus considérable. Cependant, on peut noter que les nombres d'espèces d'Halichondrida, d'Axinellida, de Poecilosclerida, de Dendroceratida, de Chondrosida, et de Verongida sont à peu près équivalents dans les deux études, tandis que la richesse spécifique des Homosclerophorida (8 espèces), des Tetractinellida (16 espèces), et des Hadromerida (15 espèces) est nettement plus élevée dans les grottes provençales.

Deux espèces auparavant considérées comme des endémiques méditerranéennes sont récoltées pour la première fois à l'extérieur de la Méditerranée, *Pachastrissa pathologica* (Schmidt) et *Axinella vacoleti* Pansini. Deux autres espèces, *Crambe crambe* (Schmidt) et *Diplastrella bistellata* (Schmidt), n'avaient été trouvées en Atlantique qu'au niveau du détroit de Gibraltar (CARBALLO, 1994) et ont donc ici leur signalisation la plus occidentale. Enfin, c'est la deuxième signalisation en Atlantique d'*Isops intuta* (Topsent), espèce précédemment récoltée au large des côtes du Maroc par 1500 m de fond (BOURY-ESNAULT *et al.*, 1994).

Dans la zone semi-obscurité des grottes de Sagres, l'espèce la plus remarquable est une éponge encroûtante bleue, *Hymedesmia versicolor* (Topsent), qui est présente aussi bien sur les parois verticales que sur les blocs rocheux du plancher. Le contingent d'espèces d'éponges cornées est caractérisé par la présence de *Spongionella pulchella* (Sowerby), les autres espèces étant les mêmes que celles de la biocénose des grottes semi-obscurité (GSO) méditerranéennes (*Spongia virgultosa* (Schmidt), *Spongia agaricina* (Pallas), *Dysidea fragilis* (Montagu), *Ircinia fasciculata* (Pallas), *Pleraplysilla spinifera* (Schulze), etc.). La démosponge *Aplysina cavernicola* Vacelet, qui est abondante dans la biocénose GSO des grottes méditerranéennes, est remplacée par une autre espèce d'*Aplysina*, nouvelle pour la Science. Toutefois, cette espèce est très petite et n'est pas un élément aussi majeur pour la physionomie et la biomasse de

la zone semi-obscurité que son analogue méditerranéen. Avec l'accroissement de la distance à l'entrée, le contingent d'espèces cornées diminue et est remplacé par un contingent de Tetractinellida avec, en particulier, *Stryphnus mucronatus* (Schmidt), *Geodia cydonium* (Jameson), *Isops intuta*, *Erylus euastrum* (Schmidt). Parmi les autres espèces typiques de cette zone semi-obscurité en Méditerranée, on retrouve *Corticium candelabrum* Schmidt, *Oscarella lobularis* (Schmidt), *Chondrosia reniformis* Nardo, *Raspaciona aculeata* Johnston, *Reniera fulva* Topsent, *Petrosia ficiformis* Poiret, ainsi que *Clathrina clathrus* (Schmidt), éponge calcaire caractéristique des zones soumises à un hydrodynamisme important (BOROJEVIC, 1967). Dans les grottes de Martinhal et de Nossa Senhora, nous avons noté la présence de la Chondrosida *Thymosia guernei* Topsent, éponge caractéristique de biotopes du circalittoral dans l'Atlantique nord-est, qui est ici à la limite sud de sa zone d'extension géographique. Dans la zone de l'entrée, on observe *Crambe crambe*, *Phorbas tenacior* (Topsent) et *Phorbas fictitius* (Bowerbank), tandis que dans la partie terminale de cette zone semi-obscurité ainsi que dans les zones obscures, on trouve *Reniera mucosa* Griessinger et *Dendroxea lenis* (Topsent). Il faut souligner l'absence remarquable dans cette zone d'*Agelas oroides* (Schmidt), qui accompagne généralement *Aplysina cavernicola* (autre espèce manquante) avec la même fréquence dans les grottes semi-obscurité de Méditerranée.

Dans la zone obscure des grottes, le contingent d'espèces cornées a complètement disparu. Inversement, on retrouve *Chondrosia reniformis*, qui est grise et massive dans les parties semi-obscurité et devient ici blanche, sphérique et plus petite, ainsi que *Dendroxea lenis*, et le contingent de Tetractinellida, surtout représenté dans ces parties obscures par *Isops intuta*, *Dercitus bucklandi* (Bowerbank), et *Pachastrissa pathologica*. Cette dernière, connue à l'origine du bathyal, est aussi fréquente dans les chambres obscures des grottes méditerranéennes. *Aaptos aaptos* (Schmidt), *Mycale massa* (Schmidt), *Diplastrella bistellata* Sarà, sont également présentes dans ces zones obscures, ainsi que les nouvelles espèces de *Spirastrella* et de *Rhabderemia*. Sur les replats horizontaux et dans les zones de calme relatif où une sédimentation fine peut se manifester, comme dans la grotte des Cierges, on trouve de nombreux spécimens de *Tethya citrina* Sarà & Melone et un faciès à Axinellida et Halichondrida représentés surtout par *Acanthella acuta* Schmidt, *Axinella verrucosa* (Esper), de petits spécimens d'*Axinella polypoides* Schmidt, *Axinella vaceleti*, *Axynissa digitata* (Cabioch), *Ciocalyptra penicillus* Bowerbank, *Scopalina lophyropoda* Schmidt, etc.

1. 2. - Cnidaires scléactiniaires

L'inventaire des scléactiniaires observés et récoltés dans les 8 grottes proches de Sagres comprend 11 espèces: *Balanophyllia regia* Gosse, *Caryophyllia inornata* (Duncan), *C. smithii* Stokes & Broderip, *Coenocyathus anthophyllites* Milne Edwards & Haime, *C. cylindricus* Milne Edwards & Haime, *Hoplangia durotrix* Gosse, *Leptopsammia pruvoti* Lacaze-Duthiers, *Paracyathus pulchellus* (Philippi),

Phyllangia mouchezii (Lacaze-Duthiers), *Pourtalesmilia anthophyllites* (Ellis & Solander), *Polycyathus muelleræ* (Abel).

Certaines espèces ont une importance physiologique spectaculaire au niveau des peuplements des grottes visitées (en particulier, *L. pruvoti*), mais ce groupe comprend beaucoup moins d'espèces que les spongiaires et les bryozoaires. Ceci est une règle générale pour la faune de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental, qui s'élève à environ 80 espèces seulement, toutes profondeurs confondues. Ces 11 espèces étaient décrites et signalées dans la monographie de ce groupe par ZIBROWIUS (1980).

A l'exception de *Coenocyathus anthophyllites*, *C. cylindricus* et *Pourtalesmilia anthophyllites*, les espèces de cette liste sont bien connues aussi dans la région de Marseille, dans des grottes et/ou dans d'autres milieux littoraux. Dans les grottes de Sagres, elles occupent essentiellement les mêmes places qu'on leur connaît dans les grottes provençales. *Caryophyllia inornata*, *Hoplangia durotrix*, *Leptopsammia pruvoti* et *Polycyathus muelleræ* sont typiques des parois et des plafonds, tantôt mêlés, tantôt formant des faciès quasi-monospécifiques. Ainsi, *H. durotrix* tend à dominer dans les poches des plafonds où la circulation et l'échange d'eau sont plus réduits. De ces espèces principales, *P. muelleræ* est celle qui semble la plus apte à coloniser avec des colonies encroûtantes les surfaces subhorizontales des planchers (dalles, blocs) dès que l'agitation de l'eau y est suffisante pour empêcher le recouvrement permanent par le sédiment. C'est sur ces planchers non ou à peine envahis par du sédiment fin qu'on trouve aussi *Caryophyllia smithii*, *Paracyathus pulchellus*, et *Balanophyllia regia*. Cette dernière espèce n'entre pas dans les grottes de la côte provençale, mais vit à l'extérieur sur la roche, parmi les algues photophiles et dans les creux et fissures inclinés tapissés d'algues calcaires en croûte. Toutefois, dans la région de Naples, *B. regia* existe aussi sur le plancher de certaines grottes dans une situation similaire à celle observée dans les grottes de Sagres.

A la différence des espèces précédentes, *Phyllangia mouchezii* n'a été récolté à Sagres que dans la grotte de Martinhal (quelques corallites allongés et de grande taille, mais perforés et érodés, et quelques petits calices vivants). Sur la côte provençale, *P. mouchezii* est surtout représenté par des rares colonies à l'entrée de grottes (une seule petite colonie trouvée en obscurité avancée: grotte-tunnel de l'île Jarre). Cette espèce est plus fréquente dans le sud et l'est de la Méditerranée et dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa et Ceuta, plongées de P. LÓPEZ-GONZÁLEZ et H. Z. en 1998).

A noter que dans les grottes de Sagres, nous n'avons pas trouvé *Monomyces pygmaea* (Risso), pourtant connu sur la côte Portugal d'une grotte entre le Cabo Espichel et Sesimbra et aussi de dragages (ZIBROWIUS, 1980), ainsi que de la côte nord de l'Espagne (ALTUNA PRADOS, 1994a, 1994b). Dans les grottes de Sagres, on pourrait s'attendre à trouver cette espèce sur les dalles à peine envasées, avec *Caryophyllia smithii* et *Paracyathus pulchellus*. *Madracis pharensis* (Heller), caractéristique des

plafonds dans des grottes en Méditerranée et aux Açores (ZIBROWIUS, 1976) est également absent.

De toute évidence, malgré un certain nombre d'espèces en commun et qui occupent à peu près les mêmes places, les faunes des grottes des environs de Sagres et de la côte provençale ont chacune leurs particularités. Dans les grottes de Sagres, les espèces «surprises» sont *Coenocyathus anthophyllites*, *C. cylindricus* et *Pourtalosmilia anthophyllites*.

Coenocyathus anthophyllites a été trouvé en abondance dans la partie supérieure de la seule grotte des Cierges. Cette espèce était déjà connue du Portugal mais à des profondeurs de 100 à 300 m au large du Cabo São Vicente et au large de Setúbal (ZIBROWIUS, 1980). Jusqu'à présent, la seule récolte à faible profondeur était celle par J. G. HARMELIN en 1977 à l'île d'Alboran, vers 35-40m, dans un fond à laminaires (ZIBROWIUS, 1980).

Coenocyathus cylindricus a été trouvé sous forme de petites colonies isolées dans trois grottes (Martinhal, Nossa Senhora, Cap). Cette espèce peu connue avait été récoltée sur les côtes atlantiques du Maroc par 75-158 m de profondeur (dragages de R. Ph. DOLLFUS, "Vanneau"; ZIBROWIUS, 1980, 1983a).

Pourtalosmilia anthophyllites a été obtenu dans les grottes de Martinhal et de Donzelle. Dans cette dernière, les colonies atteignaient une grande taille (> 20 cm). Cette espèce est peut-être plus abondante dans les grottes de Sagres qu'il ne ressort de nos observations et prélèvements car les polypes isolés ou en petits groupes peuvent être confondus avec *Caryophyllia inornata*. Des plongées récentes (P. LÓPEZ-GONZÁLEZ et H. Z. en 1998) dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa) ont montré que *P. anthophyllites* y est assez commun sous des surplombs vers 15-35 m.

Considérant la biodiversité observée, on peut être tenté de considérer qu'il est remarquable qu'on ait trouvé autant d'espèces lors d'une première prospection dans un milieu n'ayant encore fait l'objet d'aucune exploration systématique prenant en compte les sclérectiniaires dans cette zone géographique. Le nombre est proche de celui (12) des espèces reconnues dans les grottes à Marseille (Méditerranée nord-orientale) au cours de nombreuses années d'investigation (ZIBROWIUS, 1980, et résultats inédits), et correspond à environ 44% de la faune répertoriée dans les habitats littoraux du golfe ibéro-marocain.

Cependant, cet inventaire pourrait être plus riche car certaines espèces sont beaucoup plus rares que d'autres et difficiles à reconnaître *in situ*. Ainsi, l'expérience acquise en Méditerranée montre qu'il est utile d'examiner les bioclastes extraits de sédiments vaseux des zones les plus reculés et les plus calmes des grottes pour y trouver la trace de l'existence de certaines petites espèces difficiles ou impossibles à repérer *in situ* (exemple: *Guynia annulata* Duncan, espèce minuscule et cryptique qui ressemble plutôt à un tube de serpule). Or, de tels prélèvements de sédiment n'ont pas été faits lors de notre campagne.

Du point de vue biogéographique, notre inventaire ne présente pas de grandes surprises. Des 11 espèces répertoriées, 8 sont connues de localités nettement plus septentrionales sur les côtes de l'Atlantique nord-oriental: *Phyllangia mouchezii* au Portugal, à l'entrée de l'estuaire du Sado (ZIBROWIUS & SALDANHA, 1976), *Paracyathus pulchellus* (par dragage) et *Polycyathus muelleræ* sur la côte nord de l'Espagne, dans la partie intérieure du golfe de Gascogne (ALTUNA, 1984; ALTUNA PRADOS 1994a, 1994b), les 5 autres (*Balanophyllia regia*, *Caryophyllia smithii*, *C. inornata*, *Hoplangia durotrix*, *Leptopsammia pruvoti*) jusqu'en Bretagne, dans la Manche, ou même sur les côtes sud de l'Angleterre et de l'Irlande (ZIBROWIUS, 1980; ALTUNA PRADOS, 1994a, 1994b). La présence de ces espèces dans la région de Sagres est ainsi plutôt banale. Dans ce contexte biogéographique, il convient d'insister sur une absence remarquée: nous n'avons pas trouvé la moindre trace d'*Astroides calycularis* (Pallas), Dendrophylliidae colonial d'une couleur orangé vif et ainsi facile à repérer. Pourtant, les falaises, surplombs et grottes configurées comme celles étudiées à Sagres conviendraient à cette espèce si son aire de répartition s'étendait aussi loin. Or, *A. calycularis*, si typique du SW de la Méditerranée et très abondant dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa, Ceuta), ne semble pas dépasser, vers l'ouest, la partie intérieure du golfe ibéro-marocain (ZIBROWIUS & SALDANHA, 1976; ZIBROWIUS, 1980, 1983b, 1995). On le connaît ainsi du cap Spartel au Maroc et de Cadix en Espagne (plongées en 1998 de P. LÓPEZ-GONZÁLEZ et H. Z.).

1. 3. - Polychètes serpulides et spirorbes

Par commodité, les Spirorbidae, autre famille de polychètes à tube calcaire, sont traités ici avec les Serpulidae. La plus grande partie du matériel récolté dans les grottes de Sagres a été identifiée (H. Z.), les lacunes au présent inventaire ne concernant que les petits Spirorbidae sénestres et dextres, et des représentants de *Apomatus/Protula* et de *Filograna/Salmacina*, groupes qui nécessiteraient des révisions détaillées. *Serpula concharum* et *S. vermicularis* sont aussi problématiques: ces noms sont traditionnellement utilisés pour des ensembles d'espèces plus ou moins semblables et les «vrais» *S. concharum* et *S. vermicularis* restent à définir d'après des individus topotypiques.

Au total, les récoltes faites dans les grottes de Sagres comprennent une vingtaine d'espèces; SERPULIDAE: *Apomatus/Protula* sp.; *Filograna/Salmacina* sp.; *Filogranula annulata* (Costa); *Filogranula calyculata* (Costa); *Hydroides pseudouncinatus* Zibrowius; *Janita fimbriata* (Delle Chiaje); *Josephella marenzelleri* Caullery & Mesnil; *Pomatoceros lamarckii* (Quatrefages); *Pomatoceros triqueter* (Linnaeus); *Semivermilia crenata* (Costa); *Serpula cavernicola* Fassari & Móllica; *Serpula concharum* Langerhans; *Serpula vermicularis* Linnaeus; *Spiraserpula massiliensis* (Zibrowius); *Spirobranchus polytrema* (Philippi); *Vermiliopsis striaticeps* (Grube). SPIRORBIDAE: *Pileolaria militaris* Claparede; *Protolaeospira striata* (Quievreux).

Cette faune est moins diversifiée que celle des grottes de la côte provençale. Malgré un échantillonnage conséquent, on constate l'absence dans nos récoltes, d'espèces qui, dans les grottes provençales, caractérisent les zones très obscures, confinées et appauvries: *Metavermilia taenia* Zibrowius, *Semivermilia torulosa* (Delle Chiaje) et *Vermiliopsis monodiscus* Zibrowius. D'autres espèces, typiques en Méditerranée des zones semi-obscures à faune bien diversifiée et bien représentées aussi dans le coralligène, sont également absentes à Sagres: *Placostegus «crystallinus» sensu* Zibrowius, *Serpula lobiancoi* Rioja, *Spirobranchus lima* (Grube) et *Vermiliopsis labiata* (Costa). Si certaines de ces formes sont connues ailleurs dans l'Atlantique, d'autres ne le sont pas encore (*P. «crystallinus»*, *S. lima*, *V. monodiscus*).

Aucune zonation bien tranchée n'a été constatée dans les grottes de Sagres, contrairement à certaines grottes provençales où le peuplement des zones les plus confinées se distingue nettement de ceux des parties antérieures. *Janita fimbriata* qui, sur la côte provençale, est l'une des espèces typiques de ce type d'habitat, était rare dans nos récoltes à Sagres (Martinhal, Cierges). *Filogranula annulata* et *Semivermilia crenata*, également très cryptiques, n'étaient pas abondants dans nos prélèvements. La fréquence jusque dans les zones reculées de *Pomatoceros triqueter* et *Protolaeospira striata* semble liée à l'hydrodynamisme soutenu dans ces grottes subissant largement l'effet des marées. *Pomatoceros lamarckii*, qui occupe typiquement des niveaux plus superficiels hors des grottes que *P. triqueter*, a été trouvé dans plusieurs grottes (individus isolés). *Spirobranchus polytrema* est rare par rapport à *P. triqueter*, à l'inverse de ce qui est observé dans les grottes provençales.

Spiraserpula massiliensis est abondant dans les grottes de Sagres (notamment Martinhal, Nossa Senhora, Cierges), formant par endroits des agrégats de tubes en croûtes ou concrétions saillantes (de l'ordre d'un décimètre). A l'origine, cette espèce fut décrite de grottes provençales où les agrégats de tubes ne forment que des croûtes peu étendues, la partie distale des tubes pouvant se dresser pour former un «gazon». Or, des constructions notables sont aussi observées en Méditerranée, mais hors des grottes: à Marseille, pierres sur fonds vaseux et dans le port de commerce; à Banyuls, sur des fonds rocheux du large, dans des eaux particulièrement turbides.

Serpula cavernicola, espèce de grande taille, à tube massif toujours blanc et sans carènes dentelées, avait été décrit sommairement, avec l'assertion non commentée qu'elle diffère de *Serpula vermicularis*. Le matériel type, provenant d'une petite grotte superficielle de Sicile, a pu être examiné à l'université de Catania. C'est en effet une espèce bien distincte qui existe également sur les côtes provençales, à Port-Cros (grotte de Bagaud) et dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa, récoltes de H. Z. en 1998). Cette espèce de grande taille n'est pas particulièrement cavernicole et vit plutôt sous des surplombs, à l'entrée et dans les parties antérieures de grottes, mais jamais dans les zones confinées. A Sagres, *S. cavernicola* a été trouvé dans au moins 5 grottes (Martinhal, Nossa Senhora, Cierges, une grotte en couloir simple en mode battu, une

grotte-auvent courte). Dans la grotte complexe Nossa Senhora, elle a été trouvée à différents endroits, jusqu'au fond de la deuxième salle.

Du point de vue biogéographique, la faune de serpulides et de spirorbes des grottes de Sagres ne présente pas de particularités marquantes. *Hydroides pseudouncinatus*, représentant d'un genre à nombreuses espèces en Méditerranée (dont de récents migrants lessepsiens), avait déjà été récolté au Portugal. La présence de *Serpula cavernicola* s'accorde bien avec sa vaste répartition écologique en Méditerranée, où elle était passée inaperçue à cause de confusion avec *Serpula vermicularis*.

1. 4. - Brachiopodes

Avec seulement 14 espèces (LOGAN, 1979; LOGAN & ZIBROWIUS, 1994; SIMON & WILLENS, 1999; LOGAN & LONG, 2001), la faune des brachiopodes de la Méditerranée est réduite par rapport à celle de l'Atlantique nord-oriental, mais 7 espèces (50% du contingent méditerranéen) sont présentes dans les grottes provençales: *Argyrotheca cistellula* (Searles-Woods), *A. cordata* (Risso), *A. cuneata* (Risso), *Novocrania anomala* (Müller), *Megathiris detruncata* (Gmelin), *Megerlia truncata* (Linnaeus), *Tethyrhynchia mediterranea* Logan.

En explorant les grottes de la région de Sagres, il était donc intéressant de faire attention à ce groupe connu pour ses espèces cavernicoles et cryptiques, parfois de très petite taille. Le présent compte rendu de nos observations et récoltes n'est qu'un aperçu préliminaire et n'aborde pas les problèmes taxonomiques que certains genres pourraient présenter (pour plus de détails voir LOGAN, 2001 ce volume). L'abondance des brachiopodes sur les parois des chambres les plus reculées est un des traits les plus remarquables des grottes de Sagres.

Cinq espèces, dans quatre genres, sont représentées: *Argyrotheca cistellula*, *A. cuncata*, *Megathiris detruncata*, *Megerlia truncata* et *Novocrania anomala*.

Par endroits, les assemblages plurispécifiques de brachiopodes sont denses et faciles à repérer grâce à l'abondance des grandes formes (*Novocrania*, *Megathiris*). Nous les avons trouvés dans divers diverticules (en particulier de Nossa Senhora) et dans des zones obscures de plafonds et de parois de salles plus grandes (Martinhal, Nossa Senhora, Cierges, Donzelle), dans un environnement apparemment calme. Toutefois, des assemblages d'une composition semblable étaient également présents dans des habitats exposés à des mouvements d'eau plus intenses (longues grottes en mode battu, en simple couloir ascendant, près de Ponta da Atalaia).

Des individus isolés de *Megerlia truncata* (espèce ne formant apparemment pas de peuplements denses) ont été trouvés dans divers échantillonnages dans trois grottes (Nossa Senhora, Cierges, grotte superficielle en simple couloir près de la «grotte du Cap»). Cette espèce est donc davantage représentée dans les grottes de Sagres que dans celles de la côte provençale où elle n'avait été trouvée que dans la seule grotte du

Figurier, sur des blocs éboulés. Des prospections plus récentes ont montré que *M. truncata* est moins rare dans des grottes aux Baléares (Menorca) et en Adriatique (Croatie). En Méditerranée, *M. detruncata* est fréquent à partir du circalittoral profond. A noter qu'à Sagres nous n'avons pas trouvé *Tethyrhynchia mediterranea*, espèce minuscule de grottes en Méditerranée qui semble caractériser un niveau de confinement avancé.

1. 5. - Bryozoaires

L'inventaire des bryozoaires récoltés dans les grottes de Sagres est encore très partiel et concerne essentiellement les assemblages occupant (i) la chambre supérieure obscure de la grotte de la Donzelle, dont les caractéristiques environnementales sont les plus proches de celles rencontrées dans les grottes obscures méditerranéennes et, (ii) le diverticule obscur gauche de la grotte Nossa Senhora. Toutefois, les observations visuelles, les relevés macrophotographiques et des inventaires préliminaires permettent de dégager quelques traits marquants de cette faune, en particulier concernant la distribution des grands types de formes coloniales.

La particularité la plus évidente est l'absence de grandes formes dressées rigides. Ces grandes espèces érigées, pour la plupart des Chéilostomes Ascophorina, tels que *Myriapora truncata* (Pallas), *Smittina cervicornis* (Pallas), *Adeonella calveti* (Canu & Bassler), et *Reteporella* spp., sont généralement très fréquentes à l'entrée des grottes et cavités de Méditerranée en condition de semi-obscurité. La seule grande espèce calcifiée dressée observée dans la zone explorée était *Pentapora foliacea* (Ellis & Solander), qui formait de grandes colonies hémisphériques (jusqu'à 50 cm de diamètre) sur les roches à l'extérieur des grottes (15-20 m de profondeur). Les formes dressées souples sont mieux représentées, en particulier par le Flustridae *Chartella papyracea* (Ellis & Solander), qui forme des peuplements denses sur les parois verticales des grottes, à faible distance de leur entrée (conditions de semi-obscurité) après le faciès à *Corynactis viridis* et avant celui à *Leptopsammia pruvoti* (cf. éléments de zonation, ci-dessous). D'autres espèces dressées souples de plus petites dimensions, appartenant aux genres *Scrupocellaria* et *Bugula*, ont été trouvées à une plus grande distance de l'entrée, dans les zones à brachiopodes et à *Leptopsammia*. La forme semi-dressée "celleporiforme" est bien représentée par *Celleporina caminata* (Waters). Cette espèce développe dans les grottes de Sagres des colonies en boules qui peuvent atteindre 1 cm de diamètre, et qui forment de agrégats sur les parois obscures au niveau des faciès à *Leptopsammia* et à brachiopodes. En Méditerranée, *C. caminata* développe des colonies généralement ramifiées de petite taille, avec des branches cylindriques de faible diamètre (< 0,5 cm). Les grandes formes encroûtantes paraissent peu fréquentes, même à l'entrée des grottes et dans leurs parties semi-obscurées, contrairement à ce qui est observé dans les mêmes conditions en Méditerranée nord-occidentale (HARMELIN, 1986). Une seule espèce de ce type zoarial, du genre

Schizomavella, semblait avoir une certaine importance physiologique au début de la zone à *Leptopsammia* dans les grottes Martinhal et Nossa Senhora. Les petites formes encroûtantes, généralement de croissance déterminée, semblent surtout fréquentes dans les parties les plus reculées des grottes. Elles abondaient ainsi dans la chambre supérieure obscure de la grotte Donzelle sur les parois rocheuses et sur les parties mortes des colonies du scléactiniaire *Pourtalosmia anthophyllites*. La faune de bryozoaires identifiée dans le matériel récolté dans cette petite chambre obscure comprend 30 espèces, qui se répartissent en 4 Cyclostomata et 26 Cheilostomata dont 5 Anascina, 5 cribrimorphes et 16 Ascophorina. La structure taxonomique de cet assemblage diffère donc sensiblement de celle des assemblages typiques des grottes obscures de Méditerranée nord-occidentale, qui comprennent une proportion nettement plus élevée de cyclostomes et de cribrimorphes et beaucoup moins d'ascophores (HARMELIN, 1986, 1997). Toutefois, parmi ces espèces, on trouve un lot de cavernicoles qui sont régulièrement rencontrés dans les grottes obscures méditerranéennes telles que: *Ellisina gautieri* Fernandez Pulpeiro & Reverter Gil, *Crassimarginatella crassimarginata* (Hincks), *C. maderensis* (Waters), *Haplopoma sciaphilum* Silén & Harmelin, *Escharoides coccinea* (Albidgaard), *Escharina dutertrei* (Audouin), *E. hyndmanni* (Johnston), *E. vulgaris* (Moll). Dans les grottes de Sagres, il est intéressant de remarquer que l'Anascina *C. crassimarginata* présente son morphotype méditerranéen, caractérisé par des aviculaires vicariants dont le rostre est pourvu d'une gouttière distale alors qu'il est arrondi chez le morphotype atlantique. Ce dernier a pourtant été rencontré de part et d'autre du détroit de Gibraltar, à plus grande profondeur (HARMELIN & d'HONDT, 1993). De même, l'Ascophorina crypto-bathyal *Escharina dutertrei* est représenté par sa sous-espèce méditerranéenne *protecta*, qui a été définie par ZABALA *et al.* (1993) comme étant caractérisée par la présence d'une paire de lobes en aile triangulaire de part et d'autre de l'orifice autozooidal. Toutefois, ces lobes sont ici très courts et inconstants sur les zoïdes non ovicellés. Une espèce de cribrimorphe très abondante dans la chambre supérieure de la grotte de la Donzelle est très voisine de *Puellina cassidainsis* (Harmelin), qui est typique des habitats cavernicoles et des roches profondes de Méditerranée. La constance de différences morphologiques, principalement au niveau de la plage sous-orale et de l'ovicelle, déjà observées sur des spécimens des Canaries (HARMELIN, 1984), a justifié la création d'une espèce nouvelle (HARMELIN, 2001). L'absence dans les cryptes obscures des grottes de Sagres d'espèces très typiques de cet habitat en Méditerranée mérite d'être notée. Certaines d'entre elles ne sont connues que du bassin méditerranéen, comme *Setosella cavernicola* Harmelin et *Coronellina fagei* (Gautier), ou sont considérées comme des endémiques méditerranéennes dont l'aire d'extension peut déborder à l'ouest du détroit de Gibraltar, comme *Puellina radiata* (Moll) et *P. pedunculata* Gautier (HARMELIN & d'HONDT, 1993). Toutefois, parmi ces espèces manquantes, on remarque aussi des espèces atlanto-méditerranéennes, comme *Puellina venusta*

Canu & Bassler et *Porella minuta* (Norman). Dans le diverticule obscur gauche de la grotte Nossa Senhora, l'assemblage de bryozoaires associés aux brachiopodes *Novocrania* couvre une large part du substrat mais est très peu diversifié: seulement huit espèces ont été observées, parmi lesquelles deux chéilostomes encroûtants unilamellaires, *Puellina setosa* (Waters) et *Chorizopora brongnarti* (Audouin), sont très largement dominants.

1. 6. - Crustacés

Plusieurs crustacés décapodes considérés comme typiques des grottes obscures en Méditerranée (GILI & MACPHERSON, 1987; LEDOYER, 1968; PÉRÈS, 1967) ont été rencontrés dans les parties obscures des grottes de Sagres. Ainsi, la crevette *Stenopus spinosus* Risso, l'anomoure *Galathea strigosa* (Linnaeus), *Herbstia condyliata* (Fabricius), le crabe *Dromia personata* (Linnaeus), la petite cigale de mer *Scyllarus arctus* (Linnaeus) étaient présents dans les diverticules obscurs des grottes de Martinhal et de Nossa Senhora. Un crabe rose très agile, (?) *Euchirograpsus liguricus* Milne Edwards, a été observé dans la partie la plus reculée de la grotte de Nossa Senhora (identification P. NOEL, MNHN, Paris, d'après une macrophoto).

La particularité la plus marquante de la faune carcinologique des grottes de Sagres est la présence de mysidacés en essaims denses dans les portions les plus obscures et abritées de quatre grottes sur les six explorées: Martinhal, Nossa Senhora, Cierges et Donzelle. Deux espèces de mysidacés sont mélangées dans les essaims: *Hemimysis spinifera* Ledoyer et *H. sophiae* Ledoyer (LEDOYER, 1989). La première espèce se caractérise par une très grande taille pour une espèce du genre *Hemimysis* et par des caractères morphologiques chez les mâles qui pourraient être représentatifs d'un nouveau sous-genre (LEDOYER, 1989). Dans la grotte Nossa Senhora (= grotte du Grand Salon; LEDOYER, 1989), *H. spinifera* était dominante: elle représentait 82% de l'échantillon prélevé au coin gauche de la salle postérieure, le reste du prélèvement étant des *H. sophiae*. Cette dernière est très voisine de *H. speluncola* Ledoyer, qui est l'espèce la plus répandue dans les grottes obscures de Méditerranée nord-occidentale (LEDOYER, 1989). Les caractères de *H. sophiae* indiquent qu'elle pourrait être l'espèce atlantique à partir de laquelle *H. speluncola* s'est différenciée en Méditerranée (LEDOYER, 1989). *Hemimysis spinifera* n'est pas connue en Méditerranée et semble être une espèce typiquement atlantique; elle a été retrouvée en 1994 dans la Manche, au Havre, dans un habitat cryptique artificiel (récolte J. P. LAGARDÈRE, identification M. LEDOYER).

1. 7. - Echinodermes

Les observations ne concernent que quelques grandes espèces. L'espèce la plus fréquente était l'ophiure *Ophiocomina nigra* (Abildgaard), parfois rassemblée en grand nombre, en particulier sur le plancher et au pied des parois latérales de la salle antérieure

de la grotte Nossa Senhora, où elle est distribuée jusque dans le fond du diverticule obscur gauche. Une autre ophiure, *Ophiopsila* sp., était présente dans la même grotte. L'astérie *Marthasterias glacialis* (Linnaeus) était relativement fréquente sur les parois dans des conditions de distance à l'entrée et d'éclairement (pénombre à obscurité totale) très variées. L'holothurie *Holothuria forskali* Delle Chiaje était présente sur les parois des diverticules obscurs des grottes Martinhal et Nossa Senhora avec des téguments partiellement décolorés. Un crinoïde, *Antedon* sp., était localisé dans les fissures des parois latérales de la grotte Nossa Senhora. Aucun échinide n'a été remarqué dans les grottes.

1. 8. - Poissons

Parmi la douzaine d'espèces de poissons rencontrées dans les grottes de Sagres, quatre espèces sont typiques des habitats cryptiques plus ou moins obscurs: le Gadidae *Phycis phycis* (Linnaeus), le congre *Conger conger* (Artedi), l'Apogonidae *Apogon imberbis* (Linnaeus), et le gobie *Thorogobius ephippiatus* (Lowe). Ces quatre espèces ont été rencontrées dans les diverticules les plus reculés et sous les gros blocs à l'intérieur des grottes. Un poisson plat, *Zeugopterus punctatus* (Bloch), était relativement fréquent dans les failles et dans les portions obscures des grottes de Martinhal, Nossa Senhora et Donzelle. Le Gadidae *Trisopterus luscus* (Linnaeus) était présent en groupe depuis l'extérieur des grottes jusque dans leurs parties obscures (Nossa Senhora, Martinhal). Un spécimen de *Plectorhinchus mediterraneus* (Guichenot) a été observé dans une faille de la grotte des Cierges. Cette espèce peu fréquente est distribuée dans l'Atlantique marocain et en Méditerranée, le long des côtes du Maghreb (FISHER *et al.*, 1987) et dans le sud de l'Espagne (Almuñecar: observ. J.-G. HARMELIN). Deux serrans, *Serranus cabrilla* (Linnaeus) et *S. atricauda* Günther, étaient présents à l'entrée des grottes, ainsi que le Pomacentridae *Chromis chromis* (Linnaeus).

2. - Eléments de zonation

Les dimensions généralement vastes des grottes étudiées et leur topographie parfois complexe offrent un large éventail de conditions d'environnement entre l'entrée et les parties les plus reculées. Toutefois, la circulation active des masses d'eau tend à uniformiser dans de nombreux cas la distribution spatiale des éléments les plus marquants de la physionomie des peuplements des parois. Une zonation à cinq niveaux peut cependant être définie à partir des observations faites dans les grottes Martinhal, Nossa Senhora, Cierges et Donzelle (Fig. 2).

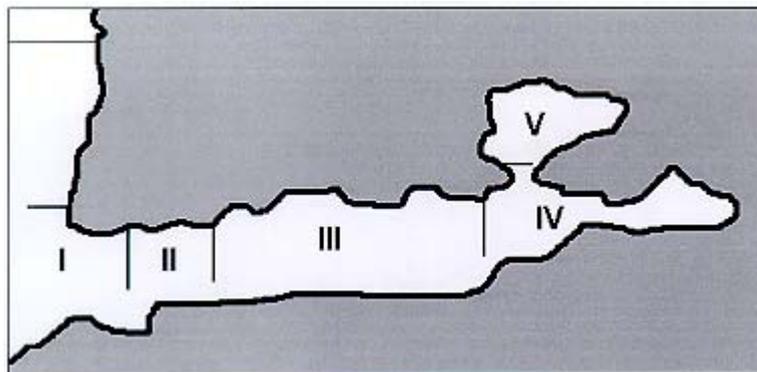


Fig. 2 - Zonation des peuplements des grottes de Sagres comportant 5 ensembles marqués par la dominance physiologique de quelques espèces. Zone I: faciès à *Corynactis viridis* (cnidaire) et à *Phorbas fictitius* et *P. tenacior* (spongiaires); zone II: faciès à *Spongionella pulchella* (spongiaire), à *Chartella papyracea* (bryzoaire Flustridae) et à alcyonaires; zone III: zone à *Hymedesmia diversicolor* (spongiaire), à *Leptopsammia pruvoti* (cnidaire), à *Celleporina caminata* (bryzoaire), et à brachiopodes; zone IV: zone à Tetractinellida (spongiaires), à *Puellina setosa* (bryozoaires), à brachiopodes et à *Hemimysis spinifera* et *H. sophiae* (mysidacés); zone V: zone à *Puellina saldanhai* n. sp. (bryzoaire) et à Tetractinellida.

La première zone, limitée à l'entrée des cavités, est caractérisée par un faciès à *Corynactis viridis* dans lequel on retrouve les démosponges *Anchinoe fictitius* et *A. tenacior*. Une seconde zone, relativement peu étendue, peut se définir à partir de la fréquence du bryzoaire *Chartella papyracea*, de la démosponge *Spongionella pulchella* et des alcyonaires. La troisième zone occupe la plus grande partie des grottes en conditions de lumière très atténuée. Elle est marquée par l'abondance du sclérectiniaire *Leptopsammia pruvoti*, du bryzoaire *Celleporina caminata*, de brachiopodes et de la démosponge bleue *Hymedesmia versicolor*. Les peuplements des zones 2 & 3 correspondent à la biocénose des grottes semi-obscurées. La quatrième zone a été définie à partir des peuplements des diverticules obscurs présentant un confinement modéré (e.g. dans la grotte Nossa Senhora). Ces peuplements se caractérisent par une abondance particulière en mysidacés, en *Puellina setosa* (bryzoaire), par une fréquence encore grande en brachiopodes et en Tetractinellida, tels que *Isops intuta*, *Dercitus bucklandi* et *Pachastrissa pathologica*. La cinquième zone concerne la petite chambre obscure supérieure de la grotte de la Donzelle, qui présente des conditions plus marquées de confinement que les autres parties obscures des grottes visitées. Cette zone est caractérisée par la présence d'un riche peuplement de bryozoaires cryptiques comprenant *Puellina* n. sp., et des trois tétractinellides déjà

distribuées dans la zone 4. Des scyphozoaires (*Stephanoscyphistoma*) peuvent être fréquents dans cette zone et les mysidacés y sont encore abondants. Les peuplements des zones 4 et 5 correspondent à la biocénose des grottes obscures

DISCUSSION

La caractéristique majeure de ces grottes est liée à la circulation des masses d'eau provoquée par la conjonction de la marée et de l'exposition à la houle du large et qui, dans la plupart des cas, semble se manifester jusque dans les parties les plus éloignées de l'entrée.

De ce fait, bien que l'éclairement au niveau des parois diminue très vite en fonction de la distance à l'entrée, les peuplements correspondant à la biocénose des grottes semi-obscures (GSO) s'étendent profondément à l'intérieur de ces grottes. La circulation de la masse d'eau permet à la fois aux larves d'atteindre des zones plus éloignées de l'entrée et aussi fournit les apports de nourriture nécessaires au maintien de ces peuplements, considérés comme ayant des exigences trophiques plus grandes que ceux typiques des zones obscures confinées (HARMELIN *et al.*, 1985; FICHEZ, 1991).

La conséquence de cette circulation est une réduction des zones confinées, et une absence quasi totale de l'envasement si caractéristique des planchers des grottes, sauf sur certains replats protégés. Le même phénomène est observé dans les tunnels obscurs en Méditerranée (HARMELIN, 1969). La richesse spécifique pour tous les groupes paraît, en première approximation, plus faible que celle des grottes méditerranéennes.

Dans les assemblages correspondant à la biocénose GSO, ce qui est le plus notable est l'absence de certains éléments physionomiquement marquants, comme (i) *Corallium rubrum*, qui est un des éléments les plus caractéristiques des grottes semi-obscures méditerranéennes (LABOREL & VACELET, 1961) et qui est pourtant présent dans cette zone géographique (ZIBROWIUS *et al.*, 1984), (ii) les grands bryozoaires dressés calcifiés, tels que *Myriapora truncatum* et *Smittina cervicornis*, et (iii) les grands spongiaires *Agelas oroides* et *Aplysina cavernicola*.

Dans les assemblages des parties obscures, il faut aussi souligner l'absence remarquable de plusieurs espèces de bryozoaires et d'éponges caractéristiques des peuplements des faciès obscurs des grottes de la côte provençale, en particulier l'éponge calcaire à squelette hypercalcifiée *Petrobiona massiliana* Vacelet & Lévi, et l'éponge Tetractinellida (lithistide) *Discodermia polydiscus* Bocage (POULIQUEN, 1971). A ce niveau des grottes, on note le remplacement des mysidacés *Hemimysis speluncola*, *H. lamornae* et *H. margalefi* par *H. spinifera* et *H. sophiae* (LEDOYER, 1989). Une différence de structure taxonomique est observée dans les assemblages des bryozoaires des zones obscures, qui peut être liée aux différences d'ordre trophique: dans la crypte

obscur de la grotte de la Donzelle, il y a une prédominance des ascophores (groupe le plus récent et dynamique des bryozoaires) alors que ceux-ci tendent à disparaître dans les parties les plus confinées des grottes méditerranéennes (HARMELIN, 1997), déficientes en apports trophiques (FICHEZ, 1991). L'abondance des brachiopodes sur les parois des chambres obscures évoque ce qui a été observé par JACKSON *et al.* (1971) dans des grottes de Jamaïque.

En conclusion, malgré des différences physiques et faunistiques, les grands traits de la bionomie de grottes tels qu'ils ont été définis dans les grottes méditerranéennes, c'est-à-dire la succession de deux biocénoses GSO et GO, se retrouvent dans ces grottes atlantiques (HARMELIN *et al.* 1985).

Malgré quelques absences remarquables signalées ci-dessus, on retrouve les principaux descripteurs des peuplements cavernicoles, au moins au niveau de la famille ou de l'ordre, quand ce ne sont pas les mêmes espèces.

La proximité relative de la Méditerranée alliée aux similitudes d'habitat a sans doute favorisé la présence de formes auparavant considérées comme endémiques méditerranéennes strictes telles les spongiaires *Pachastrissa pathologica* (Schmidt) et *Axinella vacoleti* Pansini. Inversement, c'est peut-être la fragmentation accentuée de cet habitat qui a eu pour effet l'existence d'espèces vicariantes très proches de leurs homologues méditerranéens telles les spongiaires *Aplysina* n. sp. (Boury-Esnault, *in prep.*) et *Aplysina cavernicola*, les bryozoaires *Puellina* n. sp. (HARMELIN, 2001) et *Puellina cassidainis*, et les mysidacés *Hemimysis sophiae* et *Hemimysis speluncola*.

Les parties obscures présentent certaines des originalités faunistiques des grottes méditerranéennes comme les essaims de mysidacés dans les parties les plus reculées, et la tétractinellide *Pachastrissa*. Mais, surtout, cette structuration horizontale reflète la répartition verticale des espèces présentes dans cette zone du golfe-ibéro-marocain (SALDANHA, 1995; BOURY-ESNAULT *et al.*, 1994) avec, vers l'entrée des grottes, des peuplements correspondant à la zone infralittorale, puis, plus loin, les peuplements correspondant à la zone circalittorale superficielle (peuplement à Axinellida par exemple) et, enfin, dans la zone la plus confinée, des peuplements correspondant à la zone circalittorale profonde et au bathyal (peuplement à Tetractinellida avec en particulier *Pachastrissa pathologica* et *Isops intuta*).

BIBLIOGRAPHIE

ALTUNA, A.:

1984. *Polycyathus muelleræ* (Abel, 1959) (Scleractinia: Cnidaria) en la costa Vasca, con ampliación de su distribución geográfica. Lurralde, Donostia, **1984**: 145-149.

ALTUNA PRADOS, A.:

- 1994a. *Estudio faunístico, ecológico y biogeográfico de los cnidarios bentónicos de la costa Vasca. Pamplona*. Tesis doctoral, Universidad de Navarra, 698 p.
1994b. El orden Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa) en la costa Vasca; consideraciones generales y especies litorales. Kobie, Bilbao, (Ser. ciencias naturales), **22**: 67-82.

BIANCHI, C. N.:

1981. Policheti Serpuloidei. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane. **5**: 187 p., 66 fig. Consiglio Nazionale delle Ricerche (Genova), AQ/1/96.

BOROJEVIC, R.:

1967. Importance de l'étude de la répartition écologique pour la taxonomie des éponges calcaires. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **15**: 116-119.

BOURY-ESNAULT, N., M. PANSINI & M. J. URIZ:

1994. Spongiaires bathyaux de la mer d'Alboran et du golfe ibéro-marocain. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **160**: 1-174.

CARBALLO, J. J. L.:

1994. *Taxonomía, zoogeografía y autoecología de los Poríferos del Estrecho de Gibraltar*. Tesis Doctor en Biología. Universidad de Sevilla: Facultad de Biología, Departamento de Fisiología y Biología Animal.

CINELLI, F., E. FRESI, L. MAZZELLA, M. PANSINI, R. PRONZATO & A. SVOBODA:

1977. Distribution of benthic phyto- and zoocoenoses along a light gradient in a superficial marine cave. In: *Biology of Benthic Organisms. 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976* (eds.: B. F. Keegan, P. O. Ceidigh et P. J. S. Boaden), pp. 173-183. Pergamon Press, Oxford.

FASSARI, G. & E. MÓLLICA:

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

FICHEZ, R.:

1991. Suspended particulate organic matter in a Mediterranean submarine cave. *Marine Biology*, **108**: 167-174.

FISHER, W., M. L. BAUCHOT & M. SCHNEIDER:

1987. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Volume II. Vertébrés.* FAO, Rome. 761-1530 pp.

GILI, J. M. & E. MACPHERSON:

1987. Crustáceos Decápodos capturados en cuevas submarinas del litoral Balear. *Investigación Pesquera*, **51** (Supl. 1): 285-291.

HARMELIN, J.-G.:

1969. Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise. *Téthys*, **1**: 793-806.
1984. Bryozoaires des peuplements sciaphiles de Méditerranée: révision de *Cribrilina setosa* Waters, 1899, et description de deux nouvelles espèces de *Cribrilaria* (Bryozoa Cheilostomata). *Zoologica Scripta*, **13** (2): 81-88.
1986. Patterns in the distribution of bryozoans in the Mediterranean marine caves. *Stygologia*, **2** (1-2): 10-25.
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.
2001. *Puellina saldanhai* n. sp., a new cribrimorph cheilostome (Bryozoa: Gymnolaemata) from dark cave environment of southern Portugal. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. n.º **6**: 39-52.

HARMELIN, J.-G. & J.-L. d'HONDT:

1993. Transfers of bryozoan species between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea via the Strait of Gibraltar. *Oceanologica Acta*, **16** (1): 63-72.

HARMELIN, J.-G., J. VACELET & P. VASSEUR:

1985. Les grottes sous-marines obscures: un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, **11** (3-4): 214-229.

JACKSON, J. B. C., T. F. GOREAU & W. D. HARTMAN:

1971. Recent brachiopod-coralline sponge communities and their paleoecological significance. *Science*, **173**: 623-625.

LABOREL, J.:

1960. Contribution à l'étude directe des peuplements sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée. *Recueil des travaux de la Station Marine d'Endoume*, **33**: 117-173.

LABOREL, J., & J. VACELET:

1959. Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **248**: 2619-2626.
1961. Répartition bionomique du *Corallium rubrum* LMCK dans les grottes sous-marines. *Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée, Rapports et Procès-verbaux*, **16** (2): 464-469.

LEDOYER, M.:

1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (Région de Marseille, principalement). IV - Synthèse de l'étude écologique. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **44** (60): 125-295.
1989. Les Mysidacés (Crustacea) des grottes sous-marines obscures de Méditerranée nord-occidentale et du proche Atlantique -Portugal et Madère). *Marine Nature*, **2** (1): 39-62.

LOGAN, A.:

1979. The Recent Brachiopoda of the Mediterranean Sea. *Bulletin de l'Institut océanographique*, Monaco, **72** (1434): 112 p., 10 pl., 22 fig.
2001. Recent cave-dwelling brachiopods from western and southern Portugal and Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. n.º **6**: 67-76.

LOGAN, A. & H. ZIBROWIUS:

1994. A new genus and species of rhynchonellid (Brachiopoda, Recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea. *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, **15** (1): 77-88.

LOGAN, A. & S. LONG:

2001. Shell characteristics and geographical distribution of *Neocrania* species in the northeastern Atlantic and Mediterranean Sea. *Proceedings of the Millenium Brachiopod Congress, 10-14 July, 2000, London, U. K.*

LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.:

1993. *Taxonomía y zoogeografía de los anthozoos del Estrecho de Gibraltar y areas proximas*. Sevilla: Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, 568 p., 62 pl.

PÉRÈS, J. M.:

1967. The Mediterranean benthos. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **5**: 449-533.

POULIQUEN, L.:

1971. Les spongiaires des grottes sous marines de la région de Marseille: écologie et systématique. *Téthys*, **3** (4): 717-758.

SALDANHA, L.:

1995. *Fauna submarina atlântica. Portugal continental, Açores, Madeira*. Mem Martins: Publicações Europa-América Lda.

SIMON, E. & G. WILLEMS:

1999. *Gwynia capsula* (Jeffreys, 1859) and other recent brachiopods from submarine caves in Croatia. *Bulletin de l'Institute royal des sciences naturelles de Belgique. Biologie*, **69**: 15-21.

VACELET, J., N. BOURY-ESNAULT & J.-G. HARMELIN:

1994. Hexactinellid cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep-Sea Research*, **41** (7): 965-973.

ZABALA, M., T. RIERA, J. M. GILI, M. BARANGE, A. LOBO & J. PEÑUELAS:

1989. Water flow, trophic depletion, and benthic macrofauna impoverishment in a submarine cave from the western Mediterranean. *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, **10** (3): 271-287.

ZIBROWIUS, H.

1976. Les Scléactiniaires 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.
1980. Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mémoires de l'Institut océanographique*, Monaco, **11**: 1-284, 107 pl.
- 1983a. Scléactiniaires récoltés par R. Ph. Dollfus sur la côte atlantique du Maroc (campagnes du «Vanneau» 1923-1926). *Bulletin de l'Institut scientifique*, Rabat, **5** (1981): 1-12.
- 1983b. Nouvelles données sur la distribution de quelques scléactiniaires «méditerranéens» à l'Est et à l'Ouest du détroit de Gibraltar. *Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée, Rapports et Procès-verbaux*, **28** (3): 307-309.
1995. The «southern» *Astroides calycularis* in the Pleistocene of the northern

Mediterranean - an indicator of climatic changes (Cnidaria, Scleractinia). *Geobios*, **28** (1): 9-16.

ZIBROWIUS, H. & L. SALDANHA:

1976. Scléactiniaires récoltés en plongée au Portugal et dans les archipels de Madère et des Açores. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **16**: 91-114.

ZIBROWIUS H., V. MONTEIRO MARQUES & M. GRASSHOFF:

1984. La répartition du *Corallium rubrum* dans l'Atlantique. *Téthys*, **11** (2): 163-170.

ADDENDUM

Une douzième espèce, *Dendrophyllia ramea* (LINNAEUS, 1758) est à ajouter à l'inventaire des scléactiniaires trouvées à Sagres dans les grottes sous-marines. Une colonie vivante, à polypes épanouis, a été photographiée par J.-G. HARMELIN (avril 2001) à 14 m de profondeur dans une grotte annexe au tunnel. Solidement fixée sur une marche du plancher par une base étalée et environ 20 cm de haut, elle consiste d'un tronc massif et de courtes branches sur lesquelles les calices sont arrangés en deux rangées opposées. Les polypes épanouis, et en particulier leur tentacules, sont d'un jaune plus pâle que le jaune orangé des tissus revêtant le tronc et les branches. Par comparaison, des spécimens de *Leptopsammia pruvoti* visibles en arrière-fond, paraissent davantage jaune que le jaune orangé de *D. ramea*. Ceci n'est pas la première observation de *D. ramea* dans les grottes de Sagres. L. SALDANHA y avait déjà prélevé une branche de cette espèce, d'environ 10 cm de long, vers 8 m de profondeur. L'échantillon en question, montré à H. ZIBROWIUS (avril 1977) a été perdu lors de l'incendie du Museu Bocage (18.3.1978). *D. ramea* a sa limite plus au nord sur la côte du Portugal.