

Sur l'organisation d'une biocénose extrême: la biocénose du guano de la grotte «Peștera lui Adam» de Băile Herculane (Carpatés Méridionales, Roumanie)

par

Vișile Gh. Decou et Mircea V. Tufescu

On présente l'organisation (composition, structure trophique, abondance, fréquence, dominance, fidélité, structure spatiale, diversité, équitabilité) d'une biocénose du guano développée dans une grotte chaude, influencée par des eaux thermales. Ses aspects descriptif et fonctionnel sont ceux d'une biocénose extrême, peut-être unique au monde.

INTRODUCTION

Des données sur la géomorphologie, le climat et la biologie de la grotte «Peștera lui Adam» ont été publiées jusqu'ici, par Pompiliu (1972), Povară, Diaconu et Goran (1972) et Decou, Negrea et Negrea (1974). En s'appuyant sur ces données (et surtout sur celles publiées par ces derniers), les auteurs de la note ci-présente essaient d'apporter de nouvelles contributions concernant l'écologie de cette grotte et les problèmes théoriques qu'elle soulève.

Mais avant de présenter ces nouveaux résultats, nous croyons utile de rappeler brièvement les particularités les plus importantes de l'écologie cavernicole ayant des relations avec le sujet du présent travail, ainsi que les particularités de l'écotope de la grotte «Peștera lui Adam» — que l'influence des eaux thermales du massif dans lequel elle est creusée avait transformée dans une oasis biospéologique de type tropical, peuplée par une biocénose extrême, écologiquement très intéressante.

I. Particularités de l'écologie cavernicole

1. *La chaîne alimentaire des grottes est simplifiée, parce que le manque de la lumière détermine l'absence des producteurs primaires autotrophe photosynthétisants.*

Il y a dans les grottes, comme producteurs autotrophes, seulement des bactéries chimiosynthétisantes (de genres *Arthrobacter*, *Pseudomonas* et *Bacillus*), qui produisent des substances énergétiques et des facteurs de croissance absolument nécessaires aux stades jeunes de beaucoup d'espèces cavernicoles aquatiques (voir Gounot, 1967). C'est seulement cette petite quantité de nourriture qui se produit in situ, dans les grottes; pour le reste, l'origine du facteur trophique dans le souterrain se trouve dans l'activité des écosystèmes épigés.

Les grottes (et à l'intérieur des celles-ci, spécialement le guano) abritent une quantité impressionnante de microorganismes (formée de bactéries, d'actinomycètes et de champignons), qui, de concert avec les produits de leur métabolisme, constituent une source importante de nourriture. L'abondance et l'ubiquité de la microflore souterraine, lui confè-

rent une place très importante dans la biocénose cavernicole. Il reste à voir la participation réelle des bactéries au niveau des différents stades du cycle trophique.

Le manque des producteurs autotrophes photosynthétisants, détermine à son tour, l'absence des consommateurs primaires phytophages. *La chaîne alimentaire des grottes est donc incomplète, car elle commence pratiquement de la matière végétale ou animale morte et plus ou moins décomposé.* Les consommateurs de cette matière sont les *détritivores* (consommateurs de premier ordre) et, ceux qui subsistent aux dépens des détritivores (les consommateurs de second et de troisième ordre), sont des zoophages. *La catégorie des détritivores (ou des saprophages) est la plus importante dans les grottes.* D'ailleurs, *les grottes représentent des écosystèmes à chaînes alimentaires de détritivores dominantes.*

2. *Etant uniformes et pratiquement constantes, les conditions de milieu de grottes ne déterminent pas des variations importantes de la composition faunique et de l'abondance des populations des biocénoses.*

Les variations plus importantes qui existent, ayant pour la plupart un caractère saisonnier, tiennent de la dynamique des différents composants (des espèces subtroglaphiles estivantes ou hivernantes, par exemple, dans le cas de l'association pariétale), de l'apport de la nourriture de l'extérieur, de la migration de la faune au seuil du massif calcaire, de la biologie et le comportement des espèces cavernicoles etc.

Dans le cas des biocénoses du guano de grottes tempérées (dans les grottes de la zone intertropicale les chauves-souris ont une activité permanente), les fluctuations numériques des différents composants sont déterminées par la présence ou l'absence des chiroptères et implicitement, par la qualité du guano.

3. *Les grottes représentent des systèmes écologiques ouverts, dépendants du domaine épigé.*

Se trouvant situées sur le parcours passé ou actuel de l'eau continentale, les grottes constituent des systèmes écologiques ouverts. Par des fissures et des conduites elles de trouvent en relation permanente avec la surface de la terre qui leur fournit de l'eau, des débris organiques et de la faune ; puis, en aval, à des niveaux différents, les grottes redonnent à la surface l'eau qui les a parcouru et qui entraîne plus ou moins accidentellement, mais presque constamment (surtout pendant les crues), beaucoup d'organismes qui vivent normalement là-bas et de détritus organique.

La nourriture des animaux cavernicoles tire son origine dans l'énergie solaire et l'activité des écosystèmes de la surface du sol. C'est ici que sont élaborées les matières organiques qui seront transformées et puis transportées sous terre soit par les eaux, soit par les chauves-souris et d'autres animaux, soit par les courants d'air etc. Leur quantité diffère d'une grotte à l'autre, car celle-ci est d'autant plus grande quand il s'agit d'une grotte parcourue par un cours d'eau, ou d'une grotte développée dans un massif calcaire boisé, ou d'une grotte qui commence par un aven etc. La quantité est aussi grande dans le cas des grottes peuplées par des colonies de chauves-souris, dû à l'apport du guano, qui, assez souvent, peut couvrir le plancher d'une couche épaisse (cas de la grotte « Peștera lui Adam », ou de la plupart des grottes de la zone intertropicale). Les Chiroptères transfèrent de l'extérieur de la matière organique, qu'ils transforment ultérieurement dans le

procès de l'alimentation et la déposent, partiellement, dans les grottes, comme guano.

4. *Pour la diversité écologique des grottes c'est le 2^e principe biocénologique de Thienemann qui est valable.*

Les conditions d'existence des grottes sont uniformes et assez constantes, mais extrêmes et sélectives, ce qui fait que dans ce milieu ne peut vivre qu'un nombre réduit d'espèces qui s'influencent faiblement, et la lutte pour l'existence est assez réduite. Dans ces conditions, certaines espèces peuvent réaliser des effectifs populationnels très grands.

En 1964, A n c a D e c o u et V. D e c o u ont publié les résultats de leurs recherches concernant la synusie du guano de quelques grottes d'Olténie et du Banat, en précisant pour la première fois que la diversité écologique de celle-ci correspond au 2^e principe biocénologique de T h i e n e m a n n . *On ajoute maintenant le fait que ce principe peut caractériser au fond la diversité écologique de toute la grotte** (ou moins dans la zone tempérée).

D'autant plus, à ce principe correspond la biocénose du guano de la grotte «Peștera lui Adam», dont l'indice de diversité est extrêmement réduit : $\hat{\alpha} = 0,953$. La biocénose de cette grotte constitue — ainsi que nous le verrons plus loin — une variante extrême, limite, pour le 2^e principe de T h i e n e m a n n parce qu'il y a une seule espèce dominante dans la biocénose, qui renferme plus de 95% du total des individus.

La simplification des biocénoses cavernicoles, nous aide à trouver des systèmes de travail très importantes pour la prognose écologique de certaines biocénoses épigées.

II. Particularités de l'écotope de la grotte «Peștera lui Adam»

1. *L'évolution climatique et biologique normale de cette grotte a été modifiée du moment où la source de vapeurs chaudes est apparue.*

Le développement de cette grotte a eu au commencement une évolution normale, étant creusée dans les conditions de l'écoulement de l'eau ; elle n'est pas l'œuvre de l'activité des eaux thermales (P o v a r ă , D i a c o n u et G o r a n , 1972). Puis, l'approfondissement de la vallée de Cerna a déterminé le passage de la grotte à un régime de remplissage avec du matériel clastique et des concrétions de calcite.

On ne peut pas préciser exactement quand la source de vapeurs a réussi de contacter le réseau de couloirs de cette grotte ; mais en jugeant d'après l'épaisseur du dépôt de guano (plus de 3 m) et d'après l'origine et l'écologie de l'espèce dominante dans la biocénose, *Uroactinia cf. coprophila* (un élément thermophile, probablement un relict tropical), cette période doit-être assez lointaine et climatiquement chaude et humide.

Du moment où la grotte a commencé à être baignée par les pulsations d'air chaud et humide, la plus grande partie de l'unique galerie, accessible et habitable (« Galerie à guano », Fig. 1), s'est transformée, dû à sa mor-

* Il s'agit, bienentendu, de la zone de profondeur des grottes, c'est à dire de la zone proprement-dite (d'où est exclue donc la zone d'entrée-écologiquement une zone d'écotone) et d'espèces permanentes dans la biocénose (troglaphiles et troglobiontes).

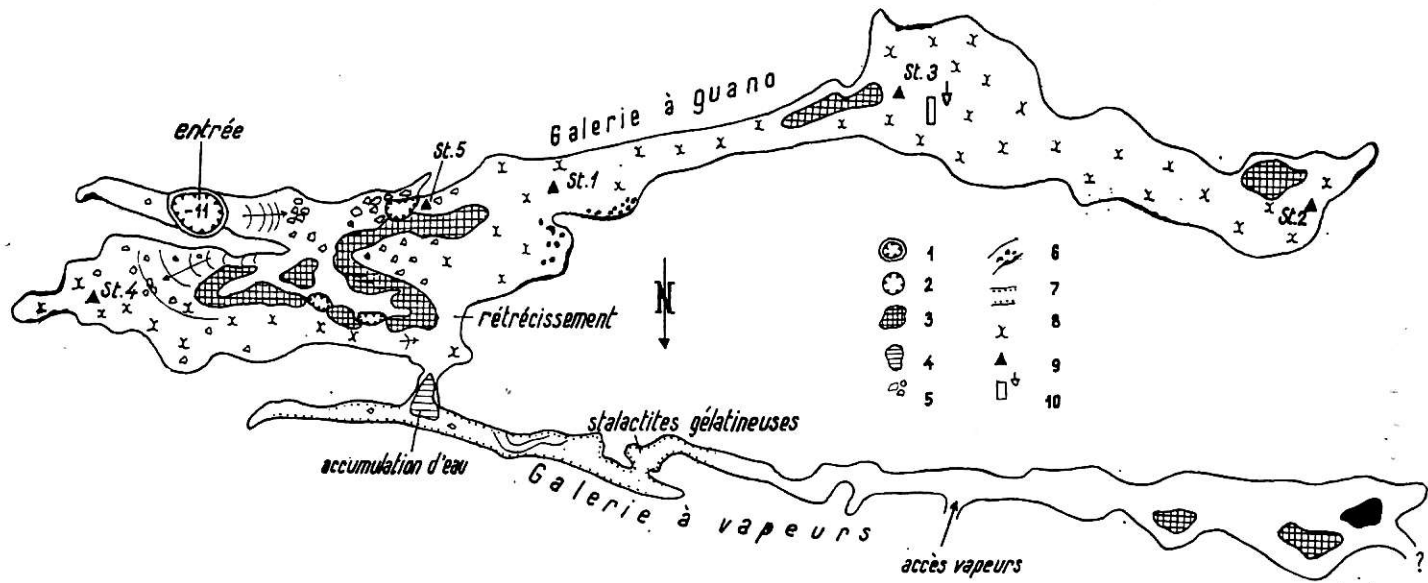


Fig. 1. — Peștera lui Adam (d'après Povară, Diaconu et Goran, 1972, modifiée):

1. aven; 2. puits; 3. pilier; 4. eau de condensation; 5. fragments calcaires; 6. formations stalagmitiques; 7. croûte gélatineuse; 8. guano; 9. stations de travail, en 1974 (n^{os} 1-5); 10. sondage dans le guano, jusqu'à 3 m.

phologie, dans un poche d'air chaud (voir Decou, Negrea et Negrea, 1974). Les valeurs de la température et aussi celles de l'humidité se sont accrues (elles atteignent à présent environ 30°C et, respectivement, 100% humidité relative), créant les conditions nécessaires à l'installation d'une grande colonie mixte de chauves-souris (dominée par *Rhinolophus euryale*) et d'une biocénose de guano ayant une structure actuelle très différente par rapport à d'autres développées dans des grottes ayant une température qui ne dépasse pas 8° — 9°C. *Cette structure doit-être considérée comme une succession secondaire.*

L'apport d'air chaud n'est pas continu; il y a des périodes plus longues ou plus brèves où la grotte n'est plus alimentée; la conséquence immédiate se reflète dans l'abaissement de la température (voir Decou, Negrea et Negrea, 1974). Il y a donc un seul facteur responsable de la transformation de cette grotte dans une sorte d'oasis biospéologique tropicale: la source de vapeurs chaudes. De là la très grande importance de cette grotte comme laboratoire expérimental naturel; parce qu'elle nous donne la possibilité d'éclaircir *in situ* tous les aspects de la dynamique de la biocénose du guano, qui la peuple.

2. *La température élevée a déterminé l'installation (de mars-avril jusqu'au septembre—octobre) d'une immense colonie de chauves-souris, répandue dans toute la «Galerie à guano» et le guano, comme unique substratum trophique, couvre entièrement le plancher de celle-ci.*

La répartition uniforme du facteur trophique dans cette grotte (dans la «Galerie à guano») représente une situation unique parmi nos grottes, où la nourriture (en général beaucoup plus pauvre) est répartie d'une manière plus ou moins irrégulière. Cette situation se rencontre aussi dans la plupart des grottes de la zone intertropicale, chaudes, peuplées par d'immenses colonies de chauves-souris.

Pour la compréhension de la structure spatiale des populations formant la biocénose du guano de cette grotte, la répartition uniforme de la nourriture, le long de la galerie, a une grande importance, quoique même dans ce cas la qualité du guano a une distribution en mosaïque; mais celle-ci est beaucoup moins évidente (des chauves-souris existent partout!) que dans le cas des autres grottes à guano du pays (où les colonies sont plus réduites et localisées).

3. *Les valeurs accrues de la température et de l'humidité constituent des valeurs limitatives pour presque toutes les espèces guanophiles des autres grottes à guano du pays, ayant un climat tempéré (Fig. 2).*

Beaucoup d'espèces guanophiles ont normalement essayé de peupler «Peștera lui Adam», mais soit qu'elles n'ont pas réussi, soit qu'elles ont réussi, mais dans une mesure très faible (nous pensons, par exemple aux coléoptères — Staphylinidae guanophiles ou à la «mouche du guano», aux collemboles, aux acariens — Gamasidae ou aux myriapodes — Lithobiidae etc.). Les représentants des trois derniers taxons habitent spécialement la zone d'en bas de l'aven — avec lequel commence la grotte — où la température et l'humidité ont des valeurs plus basses (environ 22°C).

En échange, certaines espèces d'acariens — Uropodidae (*Uroactinia* cf. *coprophila* et, dans une certaine mesure, *Trichouropoda orbicularis*), de chilopodes — Cryptopidae ou de coléoptères — Histeridae, ont trouvé dans les valeurs des facteurs abiotiques de la grotte, des conditions optima-

les de développement. Il est intéressant de souligner que ces espèces appartiennent à des groupes zoologiques largement répandus et avec l'optimum écologique dans différents biotopes de la zone intertropicale et que, au contraire, les espèces appartenant à des groupes empêchés totalement ou partiellement de s'installer dans cette grotte, sont largement répandues et avec l'optimum écologique dans de différents biotopes de la zone tempérée. Grâce à son topo-climat spécifique, « Peștera lui Adam » nous présente en

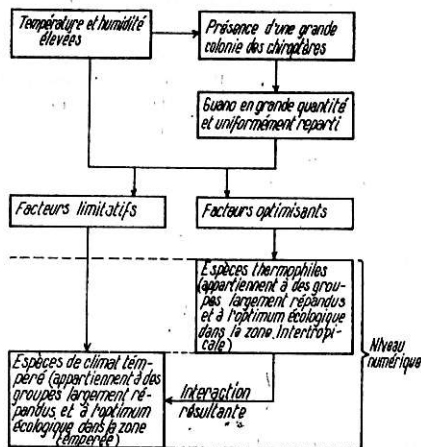


Fig. 2. — Schéma des facteurs générateurs de l'organisation de la biocénose du guano de la grotte « Peștera lui Adam »

petit la situation faunique des grottes tempérées et tropicales, dans lesquelles, nous le répétons, les espèces les mieux représentées appartiennent à des groupes zoologiques différents quant à l'écologie et la répartition géographique.



Nous reviendrons sur quelques-uns de ces problèmes présentés jusqu'ici. Mais nous croyons qu'il est important, avant d'envisager le fond du travail, de résumer l'essentiel sur la situation de l'écotope et de la biocénose de la grotte « Peștera lui Adam ». C'est-à-dire que cette situation est conditionnée par la présence de la source de vapeurs chaudes qui, d'un côté a déterminé le changement du climat, l'installation d'une grande colonie de chiroptères et d'une biocénose de guano extrêmement simplifiée, et de l'autre côté, elle constitue une barrière pour les espèces guanophiles de climat tempéré et un facteur favorisant pour les espèces guanophiles thermophiles. La situation actuelle de la grotte, ses aspects-climatique et cénotique présents, existent autant qu'elle sera baignée par le courant d'air chaud; au moment où celui-ci cessera, l'écosystème recouvrera les valeurs des grottes à guano des environs, non influencées par les eaux thermales. Et encore un trait extrêmement important; ayant la possibilité de régler la source de vapeurs et, implicitement, les valeurs de la température et de l'humidité cette grotte constitue un laboratoire expérimental naturel, où par une série d'expériences on peut élucider tous les aspects de l'organisation et du fonctionnement de la biocénose qui la peuple.

III. Organisation de la biocénose du guano de la grotte «Peștera lui Adam»

1. *Composition.** La caractéristique écologique fondamentale de la biocénose de cette grotte est son organisation très simplifiée, en comprenant par celle-ci le nombre réduit d'espèces macroscopiques (numériquement importantes) et de niveaux trophiques. Cette simplicité nous permet de la traiter comme une *nomocénose*, ayant l'avantage d'un horizon synthétique. Nous utiliserons la modalité nomocénotique de traitement de l'organisation de la biocénose, mais en même temps nous utiliserons aussi les modalités offertes par la biocénologie classique.

Le nombre réduit de taxons, ainsi que la distribution des valeurs de leur densité nous permettent aussi d'utiliser au lieu du terme «richesse de la nomocénose» (présent, par exemple, chez Daget, Lécordier et Levêque, 1972), celui de «composition» qu'on trouve autant dans des travaux d'écologie, que dans des travaux de biogéographie, pour désigner la liste des taxons d'un système écologique ou d'un complexe zonal. Nous tenons à préciser le fait que dans le sens où nous l'utiliserons, ce terme se réfère non seulement à la liste des taxons, mais aussi à la relation numérique entre ceux-ci, en conformité avec la conception nomocénotique.

Dans le cas de la biocénose de «Peștera lui Adam», il y a seulement deux niveaux trophiques : un niveau principal, très abondant, le *niveau des saprophages — guanophages* et un autre, secondaire, extrêmement pauvre et très peu important pour la nomocénose, le *niveau des zoophages guanophiles* (Fig. 3).

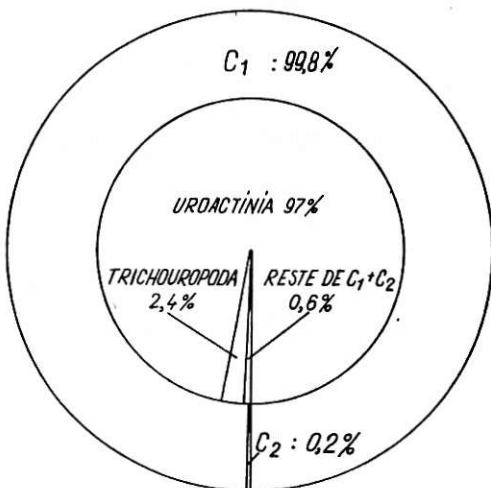


Fig. 3. — Structure trophique de la biocénose du guano de la grotte «Peștera lui Adam».

* Nous essaierons de relever ici seulement les caractéristiques fondamentales de l'organisation de la biocénose ; les problèmes de la dynamique des populations sont présentés dans une étude similaire (voir Tufescu et Decou, sous presse). Nous analyserons les populations de la «Galerie à guano». La méthode de travail et les données sur les taxons y trouvés et identifiés jusqu'ici, ainsi que des données sur leur densité, on les trouve dans le travail de Decou, Negrea et Negrea (1974).

Le premier niveau ayant un fonctionnement similaire au niveau des *détritivores*, est formé de consommateurs d'excréments de chauves-souris et de très peu de matière organique (débris végétaux) qui arrive de la surface et s'accumule en bas de l'aven avec le guano. Dans ce niveau s'inscrivent : *Eisenia lucens* (Oligochetes), *Nenteria banatica*, *Uroobovella marginata*, *Uroobovella* sp. (acariens — Uropodidae), *Neotrombicula adamensis* (acariens — Trombiculidae), *Schelorbates latipes*, *Oppia* sp. (acariens — Oribatei), *Glomeris pustulata* (myriapodes — Diplopoda), *Trichoniscus*

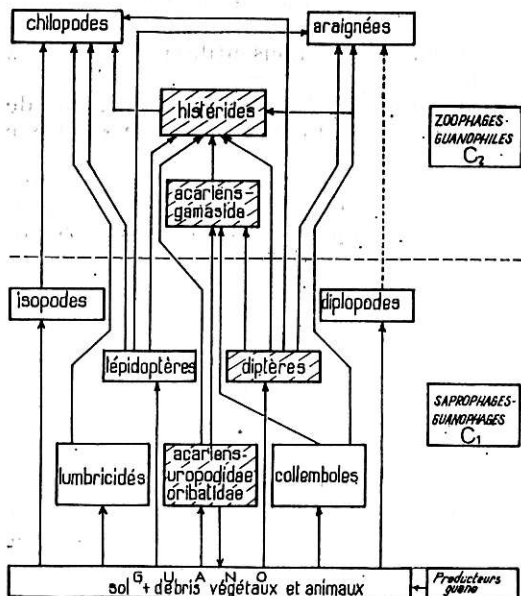


Fig. 4. — Réseau trophique de la biocénose du guano de la grotte « Peștera lui Adam ». (Dans les cassettes hachurées, les taxons importants dans la chaîne alimentaire).

cf. *inferus*, *Trachelipus trilobatus* (isopodes), *Mesachorutes ojcoviensis*, *Heteromurus nitidus* (collemboles), *Monopis crociacapitella*, *Pyralis farinalis* (lépidoptères), diptères — Brachycera.

Le deuxième niveau, des zoophages, est formé de *Meta merianae*, *Nesticus* sp. et *Pholcus opilionides* (aranéides), acariens — Gamasida, *Eupolybothrus transylvanicus*, *Harpolithobius anodus anodus*, *Lithobius* sp. et *Cryptops hortensis* (myriapodes — Chilopoda) et *Carcinops pumilio*, larves et imagos (coléoptères — Histeridae). Le fonctionnement trophique de la biocénose est présentée dans la fig. 4.

Aucun des taxons zoophages n'ont des densités supraunitaires et de tous, ceux qui sont le mieux représentés sont : *Carcinops pumilio*, les gamasides, *Cryptops hortensis* et *Pholcus opilionides*. Dans le réseau trophique, ce ne sont que les *Carcinops* et les gamasides qui ont un rôle plus important.

Des densités supraunitaires (qui ressortent du calcul du numéro moyen des individus contenus en 1000 cm³ de guano) ont en échange trois taxons guanophages : *Uroactinia* cf. *coprophila*, *Trichouropoda orbicularis* et les oribates. La première est l'espèce qui a une prédominance numé-

rique nette (97%). La deuxième espèce numériquement importante, *Trichouropoda orbicularis*, une autre espèce d'acariens — Uropodidae, renferme 2,4%. Le reste de 0,6 %, sont des individus qui appartiennent aux autres espèces guanophages et zoophages (Fig. 3).

Les rapports numériques entre les espèces de la biocénose représentés sur un graphique, ont la forme d'une relation log-linéaire (l'hypothèse de la relation log-normale ne peut être acceptée, parce que en utilisant la fonction du probite, on n'obtient pas une linéarisation) (Fig. 5).

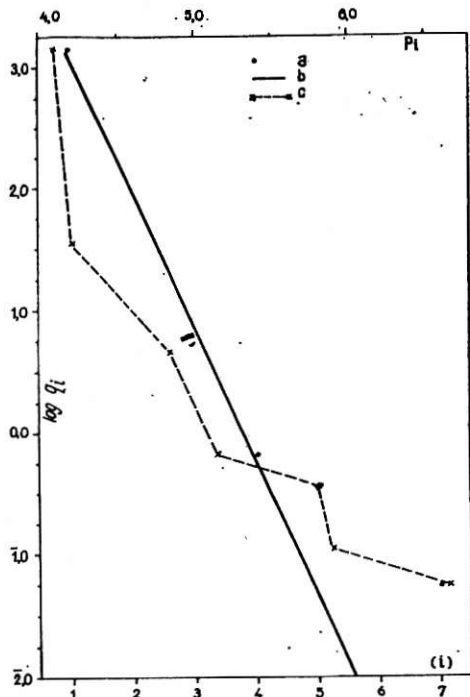


Fig. 5. — Relation log-linéaire entre les espèces de la biocénose du guano de «Peștera lui Adam»: a, données calculées; b, relation log-linéaire calculée. On voit que l'application du calcul à base du probite (c) ne linéarise pas la relation.

Pour le calcul de l'équation log-linéaire, on utilise le logarithme de la densité (q_i — données enregistrées de l'analyse des prélèvements). Sur la Fig. 5 on voit que les valeurs pour les quatre premiers taxons* s'inscrivent approximativement sur une ligne qui fait un angle avec une

* En tenant compte du nombre d'individus trouvés dans les prélèvements quantitatifs effectués dans la zone de la première station (St. 1, Fig. 1), nous avons utilisé pour les diverses estimations, seulement la situation des premiers sept taxons (du total d'environ 10), importants dans la chaîne alimentaire: *Uroactinia* cf. *coprophila*, *Trichouropoda orbicularis*, Oribatei, *Carcinops pumilio*, *Nenteria banatica*, Gamasida, et Diptera-Brachycera (larves). Normalement, nous avons tenu compte de leur répartition générale dans toute la grotte, où l'on a trouvé approximativement 30 espèces. Ce chiffre est faible par rapport à celles des biocénoses du guano de grottes de type tempéré (celle de la «Peștera Topolnița», par exemple, réunit plus de 70 espèces macroscopiques, dont seulement 15 ont une importance dans la chaîne alimentaire).

autre qui relie les valeurs q_i pour les autres trois taxons. Cette hétérogénéité peut être déterminée :

— soit par l'existence des deux nomocénoses, donc des groupes fonctionnels parallèles ;

— soit parce que les espèces du deuxième groupe sont rares, les valeurs enregistrées étant accidentellement plus grandes (groupement au hasard).

Il est intéressant de remarquer que les espèces du deuxième groupe présentent des densités moyennes subunitaires et que même la densité per prélèvement est subunitaire. Mais étant donné le nombre réduit de prélèvements, ils est possible que les valeurs de la densité soient fausses, que la relation linéaire des trois dernières espèces soit fortuite et n'exprime pas une liaison fonctionnelle-écologique. Dans ce cas c'est la deuxième hypothèse qui reste valable et qui peut être validée par l'application du test χ^2 sur le rapport existant entre la densité moyenne de trois espèces (\bar{q}_i) et la variance de celle-ci (s^2)

$$\chi^2 = \frac{s^2(n-1)}{\bar{q}_i} = \frac{0,031.689 \times 2}{0,148} = 0,4281$$

Conformément au tableau de Pearson et Hartley, il en résulte que la relation entre les densités est fortuite pour une probabilité de 95 % des cas. On peut donc considérer qu'il y a une seule équation log-linéaire.

Pour le calcul de l'équation de la relation numérique entre les espèces, nous utiliserons seulement les valeurs de la densité de quatre premiers taxons, les trois derniers présentant la déviation mentionnée.

Du Tableau 1 on utilisera donc les données sur l' i (1-4) et $\log q_k$ correspondant. L'équation log-linéaire calculée et corrigée, devient :

$$\log q_k = 1,11.93 i + 4,24.906 \quad (1)$$

Les densités des sept taxons, calculées à base de l'équation log-linéaire (1) sont inscrites dans le Tableau 1. On voit que leur somme a pratiquement la même valeur que celle existante dans la grotte et que la relation numérique entre les espèces se conserve. En échange on a éliminé les déviations fortuites, ce qui résulte du fait que la densité moyenne réelle de *Uroactinia* est approximativement la même (0,95 fois plus réduite), pendant que pour *Trichouropoda* et les oribates elle est 2,88 fois et respectivement 1,75 fois plus grande.

On peut donc conclure que le fonctionnement écologique de la biocénose à guano de « Peștera lui Adam » se développe par le maintien d'une relation numérique log-linéaire, entre les espèces composantes. La différence de niveau numérique est très élevée, la pente de la droite (ou le coefficient de Motomura) ayant une valeur de $m = 1,1193$. (La pente de la droite représente la valeur globale de l'action des facteurs de milieu régulateurs de la biocénose, du point de vue quantitatif). Par rapport à d'autres nomocénoses, cette valeur est assez élevée, car, par exemple, la nomocénose de fourmis (à nombre d'espèce $S = 5 - 11$) étudiée par Inagaki et Lenoir (1971), a un coefficient Motomura de

0,37 — 0,77 ; ou la nomocénose de mollusques du benthos du lac Tchad (où $S = 9$) étudiée par Daget, Lecordier et Levêque (1972), a un coefficient Motomura de 0,513 etc.

Comme nous le disions au commencement du travail, pour la composition des écosystèmes des grottes s'applique le 2^o principe biocénotique de Thienemann. Dans le cas de la biocénose de guano de «Peștera lui Adam», le nombre des composants — importants dans la chaîne alimentaire — est très réduit ($S = 7$) et une seule espèce, *Uroactinia* cf. *coprophila*, a un niveau numérique très élevé (97%) (le niveau du deuxième taxon, *Trichouropoda orbicularis* est 13,3 fois plus réduit). Il est évident que ce cas peut-être considéré comme une *situation limite du 2^e principe biocénotique de Thienemann*.

2. *Abondance*. L'existence d'un niveau numérique et d'un coefficient Motomura élevés dans le cas d'*Uroactinia*, met en évidence une grande abondance pour cette espèce. En effet, les chiffres inscrits dans le Tableau 2, montrent qu'*Uroactinia* a une abondance maximale (97,2% en moyenne), par rapport aux autres composants, qui ont une abondance très réduite (*Trichouropoda orbicularis* a 2,41%, en moyenne).

Il faut souligner que l'abondance d'*Uroactinia* baisse pendant la saison froide (en janvier 1972, elle était de 78,51%) et qu'en même temps l'abondance de *Trichouropoda* augmente jusqu'à 21,45% (dans la même période). Cet aspect de dynamique a été largement envisagé dans un autre travail (voir Tufescu et Decou, sous presse). Nous nous contenterons de rappeler ici que ce changement de l'abondance est déterminé par le départ des chiroptères, qui produit une modification de la qualité du guano et un abaissement des valeurs du climat, modifications qui favorisent *Trichouropoda*.

3. *Dominance*. Les espèces manifestent des interactions non seulement en fonction de l'abondance, mais aussi en fonction de leur fréquence dans la biocénose (nous reviendrons sur cette caractéristique). Ces deux paramètres qui sont en corrélation permettent une estimation grossière de la *dominance*, c'est-à-dire de l'influence exercée par une espèce dans une biocénose. Un seul taxon est dominant dans la biocénose du guano de «Peștera lui Adam»: *Uroactinia* cf. *coprophila*, avec une valeur de 97%. *Trichouropoda orbicularis* est subdominante, ayant une dominance un peu plus grande que 1%. Toutes les autres espèces sont adominantes, ayant des valeurs plus petites que 1%.

La dominance réduite de ces espèces pourrait-être dûe, comme dans le cas de tous les indices quantitatifs, à l'influence de la qualité du guano, en présence ou l'absence des chiroptères, ainsi qu'aux facteurs abiotiques qui ont des valeurs limitatives, pour beaucoup d'espèces guanophiles. Il faut ajouter aussi l'influence de la concurrence que peut exercer *Uroactinia*, comme élément dominant, sur la densité des autres espèces (v. Tufescu et Decou, sous presse).

4. *La fidélité*, ou le spécifique écologique d'une espèce par rapport à la biocénose étudiée, constitue une autre caractéristique des biocénoses.

Nous allons traiter cette caractéristique dans le cas des espèces dont la biologie est mieux connue, et en tenant compte que «Peștera lui Adam» ne présente pas les conditions d'existence présentées par les autres grottes

à guano du pays ; elle présente, si l'on peut dire, des conditions d'existence « anormales » pour la région géographique où elle est creusée.

Pour la biocénose de cette grotte, il y a une seule espèce caractéristique : *Uroactinia* cf. *coprophila*, élément guanobionte, trouvé jusqu'ici en dehors de cette station souterraine, dans le guano d'une autre grotte, de l'Afrique du Sud. *Uroactinia* est la plus abondante. C'est pourquoi la biocénose du guano de « Peștera lui Adam » est une biocénose à *Uroactinia* cf. *coprophila*.

Un autre élément guanobionte est *Mesachorutes ojcoviensis*. Celle-ci est une espèce caractéristique pour la biocénose du guano des grottes tempérées de l'Europe méridionale et centrale ; dans la grotte d'Adam, elle est très faiblement représentée.

Trichouropoda orbicularis doit être considérée comme un élément guanophile. Espèce thermophile, elle se développe mieux dans la grotte d'Adam, que dans les autres grottes à guano du pays, de climat tempéré par exemple (dans la grotte « Peștera Topolnița » on a trouvé seulement 9 individus dans une couche de 1000 cm³ guano disposée entre 0 et 5 cm).

Toujours parmi les guanophiles (guanophages ou zoophages) qui préfèrent la biocénose de la grotte d'Adam, il faut inscrire : *Carcinops pumilio*, *Cryptops hortensis*, *Pholcus opilionides*, *Trachelipus trilobatus* (?) et *Monopis crocicapitella* (?). Les guanophiles qui préfèrent la biocénose du guano des autres grottes, froides, sont : *Harpolithobius anodus anodus*, les espèces de gamasides et des autres groupes d'acaréens, *Meta merianae*, *Nesticus* sp., *Heteromurus nitidus*.

Des guanoxènes pour cette biocénose doivent être considérées : *Trichoniscus* cf. *inferus* (une espèce troglobionte, qui devrait être bien représentée dans cette grotte dans des conditions de climat normal, c'est-à-dire tempéré), *Eupolybothrus transylvanicus* (espèce subtroglophile), *Lithobius* sp. ; *Glomeris pustulata* (espèce troglonexène), *Chromatoiulus* sp., *Pyralis farinalis* (espèce troglonexène).

5. *La structure spatiale de la biocénose.* En l'absence d'un nombre suffisant de prélèvements, il est difficile de détailler la structure spatiale de la biocénose de cette grotte. Nous essaierons ici de souligner et de compléter certains aspects envisagés dans le travail de Decou, Negrea et Negrea (1974), importants pour l'ensemble du travail.

La répartition de guano dans cette grotte est uniforme, parce que la colonie des chiroptères est en quelque sorte répartie uniformément. Nous disons « en quelque sorte », parce que les chauves-souris cherchent pour s'installer les excavations et les fissures du plafond. La qualité du guano est directement dépendante de la présence ou de l'absence de la colonie et de la distribution des chauves-souris dans la grotte. Elle dépend de l'apport de guano frais, de la ventilation et du lavage du dépôt par l'eau qui arrive de l'extérieur etc. La qualité est responsable de l'hétérogénéité de la surface du guano, qui se présente comme une mosaïque de microbiotopes, autant en présence que dans l'absence de la colonie : il existe des zones plus ou moins étendues, de guano frais, de guano ancien, de guano couvert de moisissures, de guano mélangé avec du sol ou de débris végétaux etc. Aux valeurs de l'hétérogénéité s'ajoutent les valeurs de climat : en bas de l'aven, par exemple, celles-ci sont plus réduites.

L'hétérogénéité du guano influence la distribution de la faune. Ainsi les deux espèces dominantes, *Uroactinia* cf. *coprophila* et *Trichouropoda orbicularis* se rencontrent pratiquement partout, mais elles font des agglomérations dans les zones de guano frais (le cas d'*Uroactinia*), ou de guano moins frais (cas de *Trichouropoda*). Les individus des autres acariens, des myriapodes, des isopodes, sont groupés, pour la plupart, en bas de l'aven d'où ils avancent, pendant l'hiver, plus à l'intérieur de la grotte et reviennent au moment de l'apparition des chauves-souris.

La dispersion des populations des espèces dans le substratum (la stratification) est indiquée dans le Tableau 3. Les données inscrites apprécient la dispersion, à base du teste χ^2 et du type de dispersion — en fonction du tableau Pearson et Hartley, pour une probabilité de 95%.

Etant donné que pour chaque prélèvement on a analysé les individus de six couches de guano (0 — 5 cm; 5 — 10 cm; 10 — 15 cm; 15 — 20 cm; 20 — 25 cm; 25 — 30 cm), la distribution est appréciée en fonction de cinq degrés de liberté. La valeur minimale de χ^2 pour une dispersion groupée est d'approximativement 13. On estime qu'il y a six classes de dispersion groupée, la plus petite (groupement peu reliefs) étant notée par 1.

L'espèce dominante, *Uroactinia* cf. *coprophila*, a une dispersion très groupée (les classes 4 — 6), les individus étant concentrés avec une densité maximale, dans la couche superficielle (0 — 5 cm).

Trichouropoda orbicularis a une dispersion groupée moyenne (les classes 1 — 3), le maximum étant enregistré dans les deux couches supérieures du sondage (0 — 10 cm). Ces deux espèces utilisent donc, avec une efficacité maxima la pellicule de la surface du dépôt du guano.

Un autre type de dispersion présentent les oribates et *Carcinops pumilio*. Dans la situation des sondages exécutés dans la station 1, les individus de ces deux taxons sont faiblement groupés (classe 1) dans la couche supérieure (0 — 5 cm), ayant aussi une distribution randomique (qui peut résulter du nombre réduit de prélèvements et d'individus).

Pour les autres taxons, le nombre réduit d'exemplaires trouvés (toujours dans la station 1), ne donnent pas la possibilité d'une estimation précise de la stratification des populations. Mais il faut souligner que la faune du guano des grottes de la zone tempérée ou de la zone intertropicale, présente en général un groupement pour la couche superficielle du guano, de préférence entre 0 — 5 cm.

6. *La fréquence*, représentant la proportion des espèces dans un espace exploré, est différente pour les sept taxons.

Uroactinia, dont la dispersion est très élevée dans les couches superficielles du guano, est présente 100% dans tous les 30 cm analysés, ayant une fréquence maxima.

Trichouropoda, groupée aussi dans les couches superficielles, manque de certains horizons de profondeur; elle a une fréquence de 77%.

La fréquence des autres taxons est plus baissée, étant déterminée par leur niveau numérique réduit et la distribution faiblement groupée. Les individus des espèces *i* (3 — 7) (v. Tableau 2) sont rencontrés dans un tiers ou moins de prélèvements, en fonction de la profondeur du guano.

Tableau 1
Composition qualitative et quantitative et la relation log-linéaire entre les espèces de la biocénose du guano de „Peștera lui Adam” (Station 1)

TAXONS	NIVEAU TROPHIQUE	i	q_i	$\log q_i$	$\log q_k$	q_k
<i>Uroaclintia cf. coprophila</i>	C ₁	1	1.418,350	3,15.177	3,12.976	1.348,254
<i>Trichouropoda orbicularis</i>	C ₁	2	35,111	1,54.544	2,01.046	102,434
<i>Oribatei</i>	C ₁	3	4,444	0,64.777	0,89.116	7,785
<i>Carcinops pumilio</i>	C ₂	4	0,666	1,82.387	1,77.186	0,591
<i>Nenteria banatica</i>	C ₁	5	0,379	1,57.864	2,65.256	0,045
<i>Gamasida</i>	C ₂	6	0,111	1,04.532	3,43.324	0,003
<i>Diptera-Brachycera (larvae)</i>	C ₁	7	0,055	2,74.036	4,41.396	0,001

$$\Sigma q_i = 1.459,116$$

$$\Sigma q_k = 1.459,113$$

Tableau 2

Abondance, fréquence et dominance des taxons de la faune biocénose du guano (Station 1).

i	TAXONS	ABONDANCE (A)				FRÉ- QUENCE (F)	DOMI- NANCE (D)	IDICE DE DOMI- NANCE
		janvier	juin	octobre	moyenne			
1	<i>Uroaclinia cf. coprophila</i>	0,78.51	0,99.40	0,98.55	0,97.20	1,00.00	0,97.205	d
2	<i>Trichouropoda orbicularis</i>	0,21.45	0,00.60	0,00.71	0,02.41	0,77.77	0,01.874	s
3	<i>Oribatei</i>	0,00.03	—	0,00.68	0,00.31	0,33.33	0,00.103	a
4	<i>Carcinops pumilio</i>	—	—	0,00.06	0,00.05	0,33.33	0,00.017	a
5	<i>Nenteria banatica</i>	0,00.01	—	—	0,00.02	0,16.67	0,00.005	a
6	<i>Gamasida</i>	0,00.01	—	—	0,00.01	0,11.11	0,00.001	a
7	<i>Diptera-Brachycera</i> (larves)	—	—	—	—	0,05.55	0,00.000	a

$$A = \frac{n_i}{\Sigma n}$$

$$F = \frac{Q_i}{Q}$$

$$D = A.F$$

où : n = nombre des individus de l'espèce i provenant de Q prélèvements; Σn = nombre total des individus provenant de Q prélèvements; Q_i = nombre des prélèvements contenant des individus de l'espèce i ; Q = nombre total des prélèvements; d = dominant; s = subdominant; a = adominant.

Tableau 3
Stratification des populations dans le guano (Station 1)

i	TAXONS	JANVIER			JUIN			OCTOBRE		
		χ^2	dispersion	couche (cm)	χ^2	dispersion	couche (cm)	χ^2	dispersion	couche (cm)
1	<i>Uroaetinia cf. coprophila</i>	1.899.164	g(6)	0-5	64.879	g(4)	0-5	47.029	g(4)	0-5
2	<i>Trichouropoda orbicularis</i>	1.482	g(3)	0-5	48	g(1)	5-10	293	g(2)	0-5
3	<i>Oribatei</i>	54	g(1)	0-5	0:0	?	—	196	g(2)	5-10
4	<i>Carcinops pumilio</i>	0:0	6	—	0:0	?	—	30	g(1)	0-5

Symboles : $\chi^2 = \frac{n^2(n-1)}{\bar{x}}$; g = dispersion groupée. On a identifié six classes en fonction de cinq degrés de liberté : g(1), $\chi^2 = 13 - 130$; g(2), $\chi^2 = 130 - 1300$; g(3), $\chi^2 = 1300 - 13.000$; g(4), $\chi^2 = 13.000 - 130.000$; g(5), $\chi^2 = 130.000 - 1.300.000$; g(6), χ^2 plus de 1.300.000 ; r = dispersion randomique ; ? = dispersion non-identifiée (?) par manque d'individus dans les prélèvements. Pour le cas de la dispersion groupée, on a mentionné la couche ayant la plus haute densité. Pour les trois derniers taxons, le nombre des individus trouvés étant réduit (densité moyenne subunitaire), la dispersion sera vérifiée à l'avenir.

7. La diversité biocénétique, ou la richesse en espèces de la biocénose, peut être mesurée soit par le nombre des espèces par rapport au total des individus, soit par la quantité de l'information.

La première modalité est donnée par l'équation de Fisher, Corbet et Williams :

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right) \quad (2)$$

dans laquelle S représente le nombre des espèces, N le nombre d'individus et α l'indice ou le coefficient de diversité. Le calcul de α , en tenant compte de l'expression mathématique qui l'enferme, ne peut être réalisé directement, mais seulement par des méthodes estimatives. A cet effet nous avons utilisé l'itération. Nous sommes partis de l'hypothèse que la relation qui existe entre S , à valeur très petite, et N , à valeur très grande, peut être réalisée par une transformation logarithmique et une multiplication avec un coefficient α subunitaire.

On a commencé l'estimation par l'analyse de l'intervalle $0,5 < \hat{\alpha} < 2$, en arrivant finalement à $0,95 < \hat{\alpha} < 0,955$. En vue d'une distribution de la valeur d'estimation, autant dans le membre gauche (sn) que dans le membre droit ($d\hat{x}$) de l'expression mathématique, on a utilisé chaque fois une forme modifiée de l'équation (2) :

$$\frac{S}{\alpha} = \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right) \quad (3)$$

On est arrivé à la conclusion que $\hat{\alpha} = 0,953$, représente une bonne estimation de la valeur du coefficient $\Delta = sn - d\hat{x} = 0,011$.

L'indice de diversité par sa valeur subunitaire, auprès de 1, exprime le nombre restreint d'espèces de la biocénose proportionnellement avec le nombre riche d'individus.

Du point de vue informationnel (de la fonction Shannon), la diversité (Dv) a été calculée conformément à l'équation de l'information :

$$Dv = - \sum p_i \log_2 p_i \quad (4)$$

Les données qui ont permis le calcul sont inscrites dans le Tableau 4

Tableau 4

La densité (q_k), la probabilité (p_k) et la quantité d'information des populations de la biocénose (Station I)

i	Taxons	q_k	p_k	$-p_k \log_2 p_k$
1	<i>Uroaclinia cf. coprophila</i>	1.348,254	0,924.023	0,105.368
2	<i>Trichouropoda orbicularis</i>	102,434	0,070.201	0,292.028
3	<i>Oribatei</i>	7,785	0,005.335	0,040.010
4	<i>Carcinops pumilio</i>	0,591	0,000.405	0,005.950
5	<i>Nenteria banatica</i>	0,045	0,000.003	0,000.000
6	<i>Gamasida</i>	0,003	0,000.000	0,000.000
7	<i>Brachycera</i> (larvae)	0,001	0,000.000	0,000.000
		$\sum q_k = 1.459,113$	$\sum p_k \log_2 p_k = 0,443.356$	

On voit que la diversité de la biocénose mesure 0,443.356 bits. C'est une valeur baissée, enregistrée seulement par des associations d'organismes ou par des sous-systèmes d'une biocénose. Car, par exemple, dans le cas de l'association de mollusques du lac Tchad (étudiée par D a g e t , L e c o r d i e r et L e v ê q u e , 1972), à neuf espèces composantes, on a enregistré $Dv = 2,46$ bits.

8. *L'équitabilité* (E) est considérée la mesure de l'équilibre informationnel de la biocénose, par rapport à l'état possible d'entropie maximale, c'est-à-dire dans la situation où les espèces sont représentées par un nombre égal d'individus. Cette idée est critiquable, dans le sens que le stade d'équilibre stable, avec un maximum d'entropie, ne peut être touché ni dans le cas d'une égalisation numérique des espèces, étant connu le fait que celles-ci ne sont jamais équivalentes du point de vue informationnel et respectivement énergétique. Pourtant, nous l'utiliserons seulement pour avoir la possibilité d'une comparaison avec d'autres biocénoses. Dans cette situation, l'équitabilité est égale à

$$E = \frac{Dv}{\log_2 S} \quad (5)$$

Pour notre biocénose, $E = 0,15792$. Par comparaison à d'autres associations, cette valeur est très faible, désignant le fait que le maximum d'individus est assuré par *Uroactinia*, l'espèce dominante.

L'association des neuf mollusques (déjà citée plus haut) du lac Tchad a une $E = 0,7763$, parce que la proportion du nombre d'individus des espèces est plus équilibrée. En effet, dans ce cas deux espèces sont dominantes, quatre subdominantes et trois adominantes. La biocénose du guano de la « Peștera lui Adam » a une seule espèce dominante, une autre subdominante et toutes les autres sont adominantes ($A < 1\%$).

IV. CONCLUSIONS

Conformément aux données que nous venons d'envisager, on peut conclure que la biocénose du guano de « Peștera lui Adam » est unique dû :

- aux conditions spéciales de l'écotopie qui l'a engendré ;
- au nombre réduit de niveaux trophiques (2) ;
- au nombre réduit d'espèces ayant une importance dans la chaîne alimentaire (approx. 7) ;
- au fait que plus de 95 % des individus appartiennent à une seule espèce ;
- au fait que la permanence des valeurs de l'écotopie, de l'organisation et de la fonctionnalité de la biocénose est conditionnée par la permanence de la source de vapeurs chaudes ; l'organisation et la dynamique de cette biocénose, une sorte d'oasis tropicale pour notre région tempérée, changera et recouvrera le faciès des autres biocénoses à guano de notre pays, dont le climat est tempéré, au moment où l'apport d'air chaud cessera.

Bibliographie

- 1972 DAGET J., LECORDIER C., LEVÉQUE C., *Notion de nocénoze: ses applications en écologie.* Bull. Soc. Ecol., **III**, 4.
- 1964 DECOU ANCA, DECOU V., *Recherches sur la syntaxie du guano des grottes d'Ollénie et du Banat (Roumanie).* Ann. Spéléol., **XIX**, 4.
- 1971 DECOU V., NEGREA ST., RACOVITA GH., FUNDORA MARTINEZ C., *Première expédition biospéologique cubano-roumaine à Cuba (1969). Quelques observations sur les stations terrestres prospectées.* Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza », **X**.
- 1974 DECOU V. GH., NEGREA AL., NEGREA ST., *Un oasis biospéologique tropicale développé dans une région tempérée: « Peștera lui Adam » de Băile Herculane (Carpates méridionales, Roumanie).* Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza », **XIII**.
- 1967 GOUNOT A. MONIQUE, *La microflore des limons argileux souterrains; son activité productrice dans la biocénose cavernicole.* Ann. Spéléol., **XXII**, 1.
- 1974 INAGAKI H., LENOIR A., *Une étude d'écologie évolutive: application de la loi de MOTOMURA aux fourmis.* Bull. Soc. Ecol., **IV**, 3.
- 1972 POMPILIU I., *Peștera caldă de la B. Herculane.* Tibiscus, 2.
- 1972 POVARA I., DIACONU G., GORAN C., *Observations préliminaires sur les grottes influencées par les eaux thermo-minérales de la zone Băile Herculane.* Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza », **XI**.
- 1957 TEAL J., *Community metabolism in a temperate cold spring.* Ecol. Monogr., **27**.
- TUFESCU M., DECOU V., *Modèle préliminaire de la dynamique des populations principales d'une biocénose extrême: la biocénose du guano de la grotte « Peștera lui Adam » de Băile Herculane (Roumanie) (sous presse).*

Institut de Spéologie « Emile Racovitza »

Bucarest

et

I.P.C.D.

Soseaua Panduri, 90 - 93

Bucarest

Reçu le 29 décembre 1975