

Des expériences similaires ont été réalisées par Simon, Pipan et Culver, dans les systèmes karstiques de Organ Cave aux Etats-Unis (Virginie Occidentale) et de Postojna Planina en Slovénie. Les résultats obtenus sont les suivants :⁹

	Organ Cave	Postojna Planina
Perte	7,67 ± 1,03	4,36 ± 0,46
Résurgence	0,90 ± 0,17	2,67 ± 0,80
Pourcentage du COD entrant par la perte consommée dans le système	88 %	38 %

▲ Estimation du Carbone Organique Dissous (COD) (en mg.L⁻¹).⁹

Le pourcentage de Carbone Organique Dissous consommé diffère donc en fonction des systèmes. Pour une modélisation ultérieure, nous prendrons les valeurs du COD de Postojna Planina, le pourcentage du COD entrant par la perte consommée dans le système (38%) y étant le plus proche de celui déterminé pour notre karst de la Bédouinette (25%).

Différentes espèces aux aires de répartition limitées dans l'espace



Les premiers mètres de la grotte, partie la plus proche de l'extérieur sont qualifiés de « zone d'entrée » ou « zone intermédiaire »¹. Ils correspondent aux boyaux les plus proches des deux zones représentées sur la carte de La Pale en tant qu'entrées.

On y trouve une importante quantité d'araignées, identifiées comme appartenant aux espèces Méta ménardi et/ou Méta bournetti (Genre Méta, Classe des Arachnides) – approximativement deux par mètre carré, d'après nos observations. Elles tissent leurs toiles directement à la surface des parois, piégeant ainsi les insectes volants (diptères, trichoptères) qui s'aventurent dans les grottes. Elles ne sont toutefois pas présentes au contact direct de l'extérieur.

A l'aide du logiciel Mesurim et de la carte de la grotte de La Pale, on peut estimer la surface de la zone qu'elles occupent. Pour ce faire, on assimile les deux boyaux les plus septentrionaux à deux cylindres de diamètres respectifs 1m et 0,5m et de longueurs 6 et 5 mètres, le plus oriental à un cylindre de 1m de diamètre et de 6m de long. La surface d'un cylindre étant donné par $L \cdot d \cdot \pi$, avec L la longueur et d le diamètre. On trouve une surface de 46 m². On a donc approximativement 100 araignées (± 20).

Plus éloignés des entrées, nous observons trois rhinolophes, localisés par des **R** sur la carte de la page 5. Au niveau des pièges, nous relevons quelques collemboles du genre Pseudosinella, des Typhloblaniulus lorifer ou troglodytes, et des spéonomes. Leur nombre est moindre au niveau des pièges les plus éloignés des entrées, à savoir les N^{os} 3 & 4.

Plusieurs espèces de diptères ont également été observées sur les parois à proximité des entrées et de la première zone de piégeage.

Le genre Speonomus est constitué d'espèces troglobies anophtalme et dépourvues d'ailes postérieures, appartenant à la famille des Catopidae (ou Cholevidae) et à la sous espèce des Bathysciinae. De nombreuses espèces sont connues dans les karsts du sud de la France¹⁰. Il en va de même pour le genre Typhloblaniulus (ou blaniulus, famille : Blaniulidae, ordre : Julida, classe : Diplopodes)¹¹ et les Collembola (en particulier l'espèce Pseudosinella subvirei, famille : Entomobryidae, ordre : Collembola, Classe : Entognatha)¹¹.



▲ Rhinolophus (Chiroptera)



Speonomus - Bathysciinae

Typhloblaniulus - Diplopodes

Les différentes voies de l'acheminement de la matière organique.

Transport passif de matière organique par l'eau circulante.

On a vu que 25% de la matière organique dissoute (au niveau de la perte) est consommée dans la grotte. Une partie de la matière organique dissoute est en effet utilisée par des bactéries (actinomycètes) ou des mycètes¹², eux même consommés par d'autres prédateurs.

Par rapport à nos observations sur place et aux débits moyens au niveau des résurgences de différentes grottes¹³, en supposant le régime d'écoulement stationnaire, nous estimons le débit moyen de la rivière souterraine du réseau de La Bédouinette et Bétharram à 50 ± 10 L/s, soit $(1,5 \pm 0,5) \times 10^6$ L/an. Nous considérons alors la valeur du COD de la perte de la Bédouinette égale à celle de la perte de Postojna, à savoir $4,36 \pm 0,46$ mg/L, on obtient 7000 ± 1500 kg de carbone organique dissous entrant chaque année par la perte de la Bédouinette, dont 25%, à savoir 1800 ± 400 kg, alimentent la chaîne trophique cavernicole aquatique.

En raison de difficultés d'accessibilité ainsi que de la difficulté de la pose de pièges dans l'eau, et de notre faible expérience de la spéléologie, il nous a été impossible d'approfondir sur le terrain nos recherches relatives à la faune aquatique cavernicole (stygophiles, stygoxènes et stygobies).

En plus de la matière organique dissoute, l'eau arrivant dans le réseau karstique contient déjà des organismes vivants en provenance de la surface (microorganismes, petits crustacés comme les copépodes, ...), ainsi que des débris végétaux et de la nécromasse (cadavres et fèces d'animaux), qui pourront être consommés par des espèces stygobies prédatrices.

La plupart des espèces aquatiques présentes dans les eaux souterraines sont des copépodes, se nourrissant d'algues unicellulaires et de protistes, des isopodes, à l'alimentation variée (pour partie détritivore), et des amphipodes comme ceux du genre *Niphargus*.

Dans de rares grottes, on trouve aussi des vertébrés tels que des poissons (du genre *Caecobarbus* par exemple) ou encore la protége Cavernicole (*Proteus anguinus*, urodèles) qui se rencontre exclusivement en Slovénie, en Croatie et Bosnie-Herzégovine, en particulier dans la grotte de Postojna planina.

Transport de matière de l'extérieur vers l'intérieur d'une grotte par voie émergée.

Nous nous proposons d'estimer les flux de matière annuels entre les maillons de la chaîne trophique permettant la présence d'espèces troglobies à La Pale.

Après pesée, on estime la masse moyenne d'une araignée du genre *Meta* à 500 mg. Leur espérance de vie est d'environ un an, donc en une année, on peut estimer que la centaine d'araignées (± 20) présente dans la zone d'entrée est renouvelée. La masse annuelle de cadavres d'araignées apportée au système « grotte » est donc de 50 ± 10 g. On considérera que la masse d'excréments qu'elles apportent est négligeable par rapport à la masse des excréments de *Rhinolophe*.

D'autre part, la masse moyenne d'un excrément de chauve-souris est de 20 mg. Elles en émettent 50 par jour¹². Pour un ordre de grandeur d'une dizaine de petits rhinolophes dans la grotte de La Pale (± 5), le guano de *Rhinolophe* représente donc un apport d'approximativement 3500 ± 1000 g de matière organique par an. Leur longévité étant de 21 ans, et leur poids $7,3 \pm 1,7$ g¹⁴, on peut considérer, en supposant qu'ils meurent dans la grotte, que pour La Pale, l'apport que constitue les cadavres de petits rhinolophes ramené à un an est de l'ordre de $3 \pm 0,5$ g.

Nous avons relevé un total d'une quarantaine de typhloblaniulus et de quatre spéonomes. La mimolette et la bière représentant un apport alimentaire inhabituel, important, et riche et aucune des espèces observées au niveau des pièges n'étant prédatrice des autres, on peut considérer qu'une grande partie de la faune de la grotte a convergé vers les appâts. On peut donc donner un ordre de grandeur de 100 (± 20) blaniulus et entre 10 et 100 spéonomes à La Pale.

On peut néanmoins souligner que la plupart des espèces troglobies sont opportunistes en ce qui concerne leur régime alimentaire. Ainsi, des espèces appartenant à un ordre ne pratiquant généralement pas la prédation (ayant des ancêtres herbivores ou détritivores) pourront occasionnellement consommer une proie vivante, (la nourriture étant fournie en excès au niveau des pièges, on considère que cela ne se produit pas ici). Cette tendance à une certaine flexibilité de régime alimentaire est une conséquence du faible apport de matière consommable et de sa relative pauvreté nutritive^{12 (p.329)}.

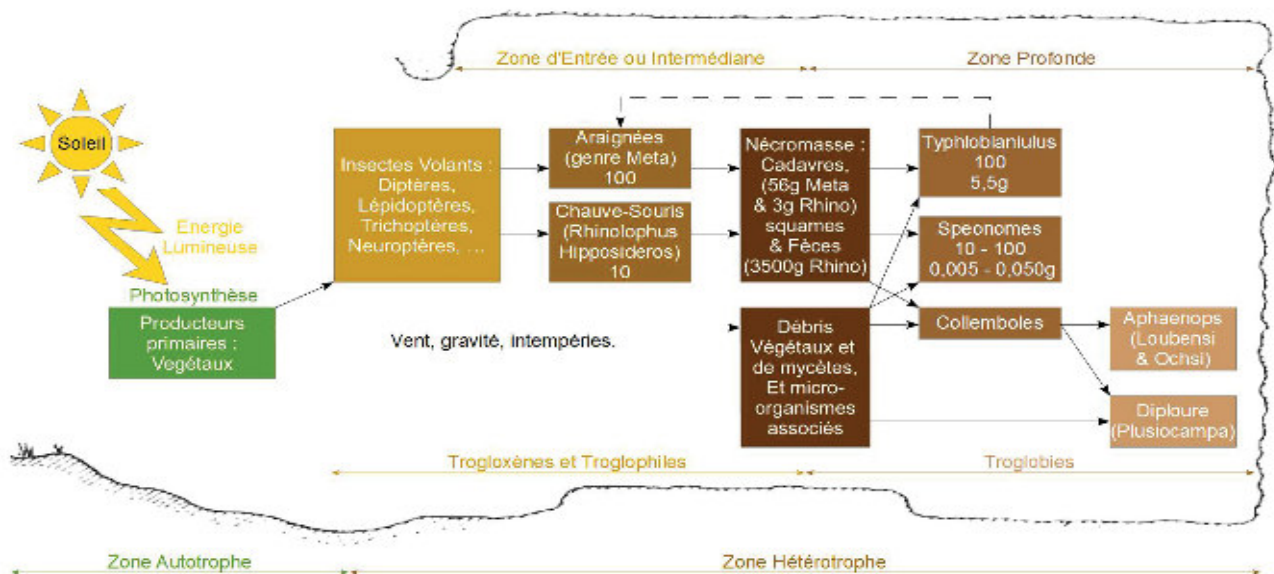
Comme la plupart des Cholevidae, les spéonomes se nourrissent de matière organique en décomposition (déjections, desquamations, et cadavres d'animaux, débris de mycètes ou de végétaux)¹⁰. Après pesée des spécimens relevés, on estime la masse d'un spéonome à 0,5 mg. La masse totale des spéonomes de La Pale représente donc entre 5 et 50 mg.

Les typhloblaniulus sont eux aussi saprophages et coprophages. La masse d'un spécimen est d'environ 55 mg. Pour la grotte de La Pale, l'ensemble des Typhloblaniulus constitue donc une masse de $5,5 \pm 0,5$ g.

Enfin, les collembolés, également saprophages, se nourrissent majoritairement de débris végétaux en décomposition, d'hyphes et spores de champignons et de microorganismes. Du fait de leur petite taille et de leur nombre peu important dans la grotte de La Pale, nous ne sommes pas parvenu à en rapporter, et donc à estimer leur masse. À La Verna, elles sont les proies des Aphaenops et des Diploures (genre

Plusiocampa). Ces derniers consomment également des débris végétaux et (s'ils en trouvent) des larves d'autres insectes.

Toutefois, à La Pale, très peu de collemboles ont été observées, et aucun de leurs prédateurs. Ceci est peut-être inhérent au fait que les entrées de La Pale ne laissent pénétrer que peu de débris végétaux (nous n'en avons pas observé, en automne pourtant), ce d'une part parce que la végétation environnante est majoritairement constituée d'espèces sempervirentes comme le buis (*Buxus sempervirens*) ou le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), et d'autre part, parce qu'elles sont protégées du vent par des promontoires rocheux.



▲ Schéma simplifié de la chaîne trophique terrestre observée, établie par l'entrée d'une caverne (librement inspirée de Ginet & Decou (p.281)¹.) La pointe des flèches est tournée vers l'utilisateur de l'énergie qui provient du maillon précédent. Les chiffres indiqués concernent la grotte de la Pale seule, soit la partie supérieure du schéma. Il s'agit du nombre d'individus présents dans la grotte (hypothétiquement, et à l'instant de notre passage) et, pour les troglobies, de la masse qu'ils représentent (en grammes), ainsi que de la masse annuelle de l'apport en les différents constituants de la nécromasse (les squames, non observés, ni relevés, sont supposés négligeables en masse).

Alors que l'apport annuel à la grotte sous forme de nécromasse est de l'ordre de 3500 ± 1000 g, les troglobies vivant dans la grotte de La Pale à un instant donné représentent moins de 10 g. Pour expliquer cette différence, on peut invoquer le fait que les fèces constituent un apport de matière « pauvre », peu métabolisable. Les troglobies doivent donc en utiliser en quantité importante pour satisfaire à leurs besoins.

De plus, l'apport sporadique de matière sous forme de cadavre de chauve souris – ou de tout autre animal tombé dans la grotte – doit constituer un apport de matière exceptionnellement riche (et éventuellement important en masse), et donc entraîner une augmentation du nombre de troglobies, ce qui ne s'était manifestement pas produit lors de notre passage.

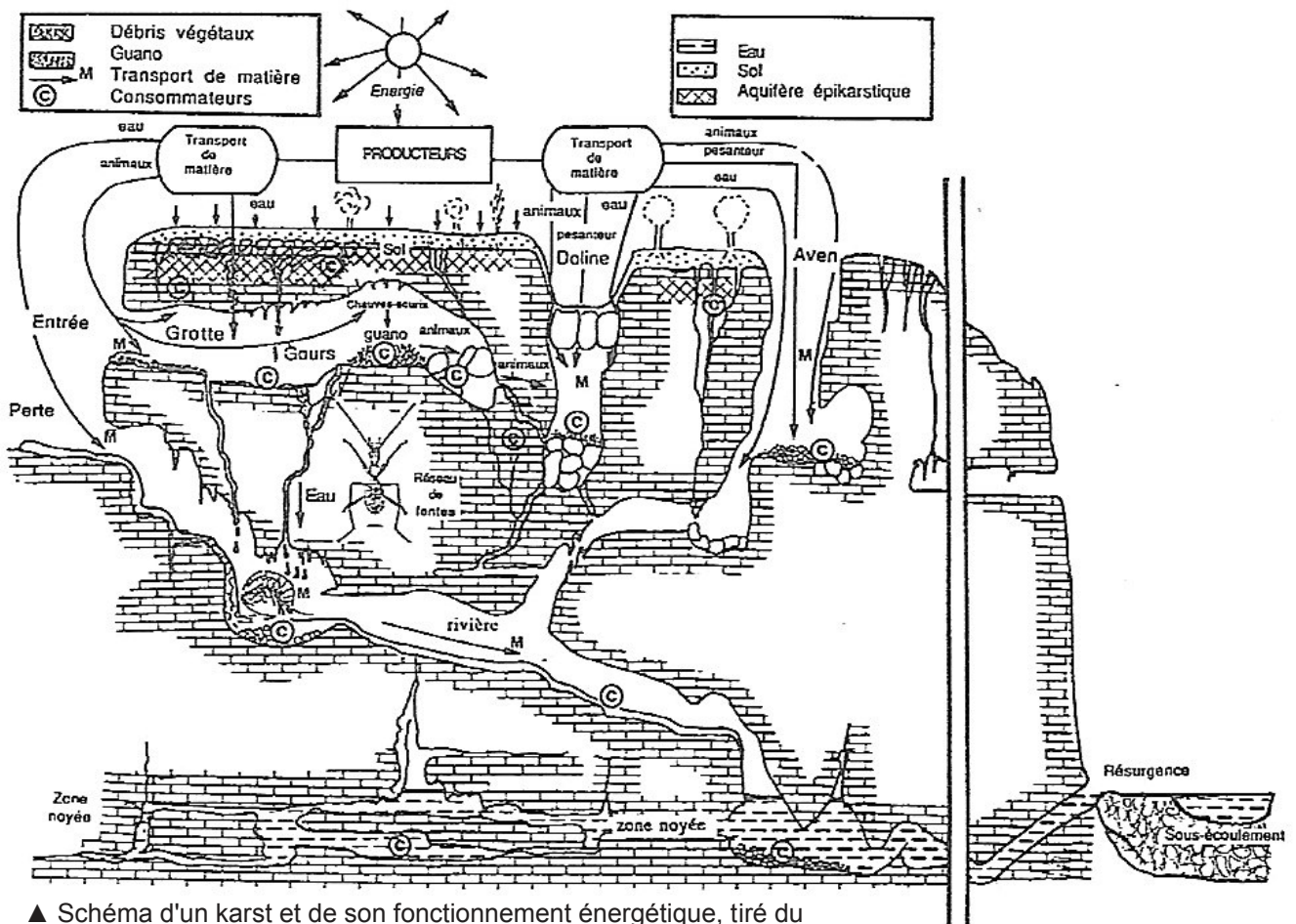
Enfin, les araignées du genre *Meta*, en plus des insectes volants, piègent et consomment des typhloblaniulus et/ou des spéonomes, lorsque ceux-ci évoluent trop près de leurs toiles¹⁵.

Synthèse et approfondissement du modèle

La grotte de La Pale n'est qu'une cavité de taille modeste alors que le réseau karstique de la Bédouinette est long d'environ 6,5 km. Les 3500 g de matière organique apportés annuellement à La Pale ne sont donc aucunement comparables avec les 1800 kg de matière organique dissoute utilisés chaque année par les organismes cavernicoles, tout au long du réseau de la Bédouinette. Cependant, ces deux résultats permettent de mettre en évidence deux voies majeures de l'apport de matière vers les karsts.

Si l'importance de l'apport actif de matière par les espèces troglaphiles et troglaxènes au cours de la chaîne trophique présentée ci-avant est prépondérante à proximité des entrées émergées des cavités, l'apport de matière par l'eau circulante revêt une plus grande importance lorsqu'on s'en éloigne.

Cette matière, charriée par les eaux souterraines, ne profite pas exclusivement à la faune stygobie mais également en partie aux espèces troglobies vivant au niveau de la zone riparienne c'est à dire la zone de contact entre le milieu souterrain émergé et la rivière souterraine⁹ (p.24). A contrario, les cadavres ou les fèces des espèces vivant dans la partie émergée de la grotte peuvent alimenter des espèces aquatiques. Ces échanges entre les chaînes trophiques aquatique et terrestre restent toutefois peu importants, de sorte que l'existence de faunes cavernicoles « troglo » et « stygo » dépende de sources d'énergies et de matière séparées : aérienne et terrestre ou aquatique.



En outre, certaines études pointent également le limon argileux des grottes comme source de nourriture. En effet, Christiansen (en 1970) et Thibaud (en 1981), ont élevé différentes espèces de collemboles (certaines vivant à la surface et d'autres étant troglobies) sur de l'argile, avec ou sans apport de nourriture. Les espèces cavernicoles ont alors survécu jusqu'à trois fois plus longtemps en l'absence de nourriture que les autres espèces. De plus, ils ont observé la présence, dans le tube digestif des individus élevés sur argile pure mais non stérilisée, sans apport de nourriture (même pendant 37 semaines), d'un très grand nombre de bactéries.²

Il semble donc que les espèces cavernicoles géophages (au moins partiellement), puissent directement puiser une partie de l'énergie et la matière organique qui leur sont nécessaire dans l'argile et le limon qu'elles ingèrent, ces derniers contenant des matières organiques et une microfaune abondante (Bactéries (entre 10 à 250 millions par gramme de limon sec), Amibozoaires, Actinomycètes, ...) ², en provenance du sol sus-jacent à la grotte par exemple. Néanmoins, cette source de matière est encore mal connue.

Enfin, au sein du limon argileux, ou à la surface des parois et des concrétions des grottes, on trouve souvent des bactéries chimioautotrophes qui engagent des molécules azotées, sulfureuses, ou ferrugineuses de leur milieu de vie dans des chaînes d'oxydoréduction pour satisfaire leurs besoins en énergie et en matière, ne dépendant donc aucunement de la lumière². Ces bactéries peuvent donc constituer les producteurs primaires d'une chaîne trophique. De ce fait, Il existe des écosystèmes cavernicoles reposant sur l'utilisation de l'énergie chimique du sol et non de l'énergie solaire, par exemple, dans la grotte de Movile en Roumanie¹⁶.

Conclusion

Lorsqu'il n'est pas éclairé pour les besoins d'aménagements touristiques, le milieu souterrain est dépourvu d'un apport en énergie lumineuse, qui, à la surface, permet la production primaire grâce à la photosynthèse. Tout écosystème s'y développant est donc déterminé par cette lacune considérable dans ces ressources trophiques : il ne comporte a priori pas de producteurs primaires, et donc pas de consommateurs primaires (du moins de matière vivante) in situ, exclusivement cavernicoles. Le milieu souterrain n'est pas, alors, le lieu d'origine de la matière organique assurant les besoins en énergie et en matière des organismes réalisant l'intégralité de leur cycle de développement à l'intérieur des grottes et des gouffres, et en particulier troglobies et stygobies. En effet, ceux-ci, hétérotrophes, sont prédateurs ou saprophages. Aussi, la matière organique qui leur est nécessaire provient-elle de la surface, sous forme de nécromasse (débris végétaux, guano, cadavres), ou bien d'organismes ayant consommé d'autres êtres vivants dépendant des chaînes trophiques de surface. Cette matière organique est distribuée dans le milieu souterrain soit de manière active, par la migration d'animaux troglaxènes ou troglaphiles de l'extérieur vers le milieu souterrain, soit de manière passive, lorsque la matière organique – vivante ou morte – est apportée aux grottes par les eaux qui circulent dans le karst, la gravité ou le vent. L'intégralité des organismes cavernicoles semblent donc inféodés à l'énergie solaire, bien qu'indirectement.

Ces travaux pourraient être complétés par une étude plus approfondie de la chaîne trophique aquatique, par la pose de pièges et l'estimation de la masse que représente l'apport de matière organique sous forme particulière par les courants entrants dans le karst. Il serait également intéressant d'estimer la masse que représente la microfaune et la matière organique morte dans le limon argileux. On pourrait, enfin, réaliser des travaux similaires dans un réseau dans lequel il est possible d'estimer et de comparer les apports de matière par les voies aérienne et des eaux souterraines.

Bibliographie & Webgraphie

1. René Ginet et Vasile Decou – 1977 – Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines.
2. Michel Dethier & Jean-Marie Hubart – 2005 – La « troglobitude », adaptations à la vie souterraine
3. Rapport du conseil de l'Europe, Sauvegarde de la nature N°72 – 1995 – Les habitats souterrains et leur protection.
4. D'après Arnaud Faille.
5. Eric Gilli – 2011 – Karstologie – Karst, Grottes et Sources.
6. Jacques Bauer – 1991 – La Rivière Interdite – Exploration Souterraine du Massif de Bétharram.
7. Infoterre, visualisateur des données géoscientifique du Bureau de Recherches Géologiques et Minières – <http://infoterre.brgm.fr/viewer/MainTileForward.do> – (DDC : 25/05/2015)
8. Fiche techniques Nos. 3 – Groupe d'Etudes sur la Pollution par les Matières Organiques dans l'eau.
9. David C. Culver, Tanja Pipan – 2009 – The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats.
10. M. Dethier, J-M Hubart, & A. Vivier – 2002 – Les Speonomus de la grotte de Ramioul : 30 ans de suivi d'une transplantation – Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.
11. Fauna Europaea – <http://www.faunaeur.org/index.php> – (DDC : 28/05/2015).
12. William B. White, David C. Culver – 2012 – Encyclopedia of Caves.
13. Jérôme de La Bernardie – Etude de la relation entre débits des sources karstiques et distributions des temps de séjour – (DDC : 28/05/2015)
<http://www.sisyphes.upmc.fr/~m2hh/arch/memoires2013/DELABERNARDIE2013.pdf>
14. Muséum National d'Histoire Naturelle – Cahiers d'habitats Natura 2000, Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire – Tome 7 : Espèces animales – fiche de synthèse N°1303 p.38 – <http://inpn.mnhn.fr/docs/cahab/tome7.pdf> – (DDC : 29/05/2015).
15. Christoph Hörweg – European society of arachnology
<http://www.european-arachnology.org/esy/esy12/francais.shtml> – (DDC : 29/05/2015).
16. Cristian Lascu pour Radio România Internațional
http://www.rri.ro/fr_fr/movile_la_grotte_hors_du_temps-2526636 – (DDC : 29/05/2015).

DDC : Date de dernière consultation.

Remerciements

Aux guides et encadrants de la grotte de La Verna.

À l'entomologiste Arnaud Faille, pour son soutien et son apport documentaire et son aide pour l'identification des insectes cavernicoles.

À Pierre-Michel Abadie, instructeur fédéral de spéléologie au Spéléo Club Baudreix, pour son précieux apport documentaire et son excellent accompagnement technique et humain en spéléologie.