INFLUENCE DE LA STRUCTURE MÉROCLIMATIQUE SUR LA DYNAMIQUE DES COLÉOPTÈRES DANS LA GROTTE DE SCĂRIȘOARA

GHEORGHE RACOVIȚĂ

L'étude des fluctuations d'effectif concernant la population du bathysciinae troglobie *Pholeuon proserpinae glaciale* de la Grotte de *Scărișoara* démontre que cette population est divisée en plusieurs groupements d'individus, selon la structure méroclimatique de la cavité. La dynamique saisonnière de chacun de ces groupements dépend du jeu des facteurs indépendants et dépendants de la densité, qui conditionnent la grandeur de l'ensemble d'individus.

INTRODUCTION

La grotte glacière de *Scărișoara* (Monts du *Bihor*) constitue la *terra typica* pour la sous-espèce de coléoptère bathysciinae troglobie *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae glaciale* Jeann., 1923. A la suite du fait que cette cavité n'a été connue jusqu'en 1947 que par sa partie occupée par les dépôts souterrains de glace (Șerban et coll., 1948), on a cru assez longtemps que le *Ph.p. glaciale* y vit à des températures particulièrement basses (Jeannel, 1943) et on a conclu finalement que celui-ci représente l'un des meilleurs exemples qui illustrent le caractère relatif de la ténothermie des animaux troglobies (Vandel, 1964). Des recherches ultérieures, entreprises après l'exploration complète de la cavité, ont démontré pourtant que le habitat normal de *Pholeuon* n'est point la zone glacière, mais bien les secteurs plus profonds (fig. 1), dans lesquels la température reste positive tout le long de l'année (même si elle ne dépasse pas en moyenne 4,5°C) et les formations de glace sont remplacées par des spéléothèmes calcitiques (Racoviță, 1965). En outre, on a constaté que l'aire que les *Pholeuon* occupent dans la grotte n'a pas de limites fixes, mais que'elle varie selon l'extension ou la retraite saisonnière des formations de glace, respectivement de l'isotherme de 0° C, car il est maintenant certain que les températures négatives sont incompatibles avec l'activité des insectes.

La Grotte de *Scărișoara* représente donc un terrain particulièrement propice pour l'étude écologique de la faune troglobie terrestre, de sorte que la population cavernicole de *Ph. p. glaciale* a déjà fait l'objet d'une série de recherches concernant sa dynamique saisonnière, échelonnées entre 1963 et 1968 et entreprises tant dans la zone calcitique de la cavité que dans un secteur où les formations de glace n'apparaissent que temporairement, au cours de l'hiver (Racoviță, 1969). De telles recherches ont pu être reprises ensuite en 1982—1986, dans le cadre d'un programme d'études effectuées en vue de l'aménagement touristique de la grotte; elles ont porté d'une part sur la même zone calcitique, et d'autre part sur la limite d'entre celle-ci et la zone glaciaire.[1]

[1] Les données obtenues au cours de ces recherches sont dues en partie à M. Șerban et I. Viehmann; nous les remercions par cette voie aussi.

Les problèmes dérivés de la comparaison des données obtenues sur la dynamique de la population cavernicole en deux reprises séparées par un intervalle d'une vingtaine d'années ont été discutés dans un autre travail (R a c o v i ț ă, 1986). Il nous reste donc maintenant d'analyser les résultats fournis par les observations effectuées dans les trois zones mentionnées ci-dessus et qui nous permettent d'avoir aujourd-hui une vue d'ensemble sur la manière dont le méroclimat spécifique aux divers secteurs de la grotte détermine des aspects particuliers dans la dynamique des coléoptères.

STRUCTURE MÉROCLIMATIQUE DE LA CAVITÉ

La grotte *Gheţarul de la Scărişoara* peut être divisée en quatre zones méroclimatiques, différenciées par des éléments liés aux conditions thermohygrométriques, ainsi que par la distribution des divers types de spéléothèmes (R a c o v i ț ă, 1984) : une zone *de transition* entre le climat externe et le topoclimat souterrain, qui occupe l'aven se trouvant à l'entrée de la grotte ; une zone *glaciaire* qui se superpose à la Grande Salle et dans laquelle se place l'épicentre de la glaciation de caverne, la glace s'y développant sous forme de bloc massif ; une zone *périglaciaire* (Ş e r b a n, 1970) qui s'étend dans les trois salles qui circonscrivent ce bloc (l'« Eglise », la Petite Réserve et la Grande Réserve) et dans laquelle la glace se présente sous forme de massifs stalagmitiques et de champs de stalagmites ; enfin, un zone *chaude* qui est localisée dans la partie extrême surtout des deux dernières de ces salles, où apparaissent les concrétions calcitiques, (fig. 1).

Dans le méroclimat glaciaire, la température moyenne annuelle, constamment négative, est la plus basse (généralement de l'ordre de −0,8°C), quoiqu'elle augmente au cours de l'été jusqu'à des valeurs positives, mais sans dépasser d'habitude un palier de +0,5°C ; la glace forme un dépôt pérenne et le *Pholeuon* n'y accède jamais.

Dans le méroclimat périglaciaire, la température moyenne annuelle n'est que de −0,1° C et, selon les particularités météorologique de l'extérieur, reste parfois positive. Les formations de glace, permanentes dans la partie centrale, deviennent saisonnières vers son extrémité, car elles fondent totalement durant les mois d'été et d'automne. Les coléoptères ne se rencontrent qu'accidentellement dans les secteurs occupés par les formations pérennes, mais, tel que nous allons le voir en ce qui suit, ils apparaissent régulièrement au cours de l'été dans les secteurs périphériques.

Comme nous l'avons déjà mentionné, dans le méroclimat chaud la température de l'air est positive durant toute l'année, sa valeur moyenne étant de +3,3° C, et les *Pholeuon* sont répandus en grande nombre sur toute son étendue (fig. 1).

PARTICULARITÉS THERMOHYGROMÉTRIQUES AU NIVEAU DES STATIONS DE COMPTAGE

La dynamique des coléoptères a été suivie par estimations mensuelles des effectifs en trois stations de comptage, où la pose des appâts a assuré la concentration des insectes nécessaire pour aboutir à des résultats

statistiquement significatifs. Ces stations ont été placées la première dans le méroclimat périglaciaire de la Petite Réserve, dans un secteur où la glace ne se forme que pendant l'hiver, la seconde à la limite proximale du méroclimat chaud de la Grande Réserve et la troisième dans la partie centrale de cette zone, à l'extrémité supérieure de la Galerie Coman (fig. 1).

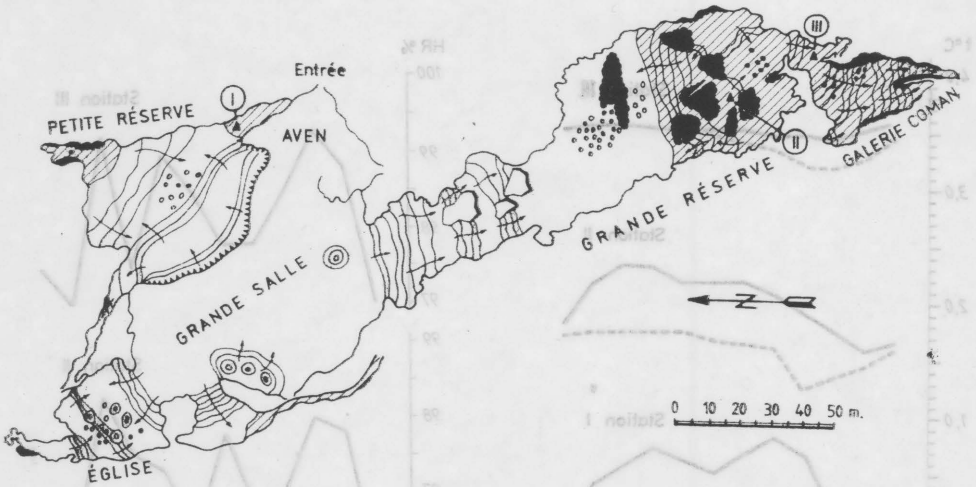

Fig. 1. — Plan de la grotte *Gheţarul de la Scărişoara*, avec l'emplacement des stations de comptage. La zone hachurée représente l'aire occupée par *Ph. p. glaciale*.

Conformément aux caractéristiques méroclimatiques du secteur qui y correspond, la température de l'air descend à la station I à des valeurs négatives au cours de l'hiver (intervalle décembre-février) (fig. 2), quand elle peut arriver jusqu'à — 1,0° C, mais revient à des valeurs positives au reste de l'année, quand elle se stabilise au voisinage d'un palier de +0,5° C. Au point de vue thermique, cette station se caractérise donc par des oscillations saisonnières d'assez forte amplitude (de 1,7° C en moyenne), à la suite desquelles les conditions écologiques ne sont que temporairement campatibles avec la présence des coléoptères troglobies.

A la station II, la température de l'air présente des variations toujours saisonnières, mais de plus faible amplitude (de seulement 0,8° C en moyenne) et, tel que nous l'avons déjà précisé, ne descend jamais à des valeurs négatives, la moyenne multiannuelle étant d'environ 2,0°C. La température de la roche — que nous avons pris en considération à cause du fait qu'elle constitue à son tour un paramètre significatif pour les conditions physiques de la couche limite, c'est-à-dire du habitat proprement dit des arthropodes terrestres (J u b e r t h i e, 1969) — conserve elle aussi le caractère saisonnier des variations mensuelles (fig. 2), mais l'amplitude de celles-ci est encore plus réduite (de 0,5°C) et, en concordance avec la situation généralement constatée dans les grottes, sa valeur moyenne (de 1,6° C) est inférieure à celle de la température de l'air. Quant à l'humidité relative [2], celle-ci présente des variations beaucoup

[2] Les mesures concernant la thermométrie des substrats et l'humidité relative de l'air n'ont été faites que durant l'intervalle 1982—1986 ; elles font donc défaut pour la station I.

plus irrégulières (fig. 3), dont l'amplitude este de 2,8 %, pour une moyenne multiannuelle de 97,1 %.

A la station III, la température de l'air atteint le plus haut degré de stabilité, l'amplitude moyenne annuelle n'étant plus que de 0,1° C. Elle est aussi plus élevée, la valeur moyenne augmentant à 3,6° C

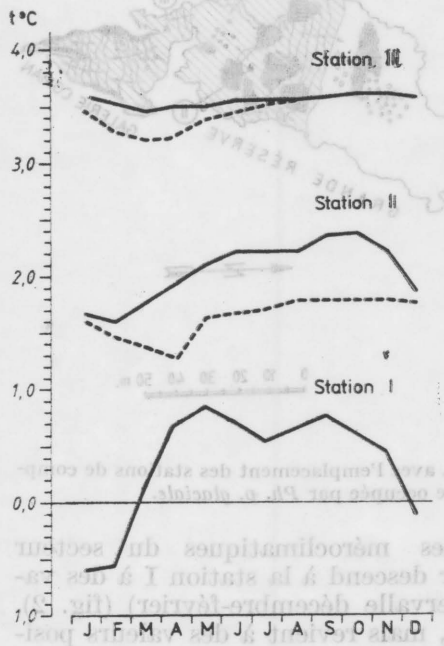

Fig. 2. — Variation de la température moyenne mensuelle de l'air (trait continu) et de la roche (trait interrompu).

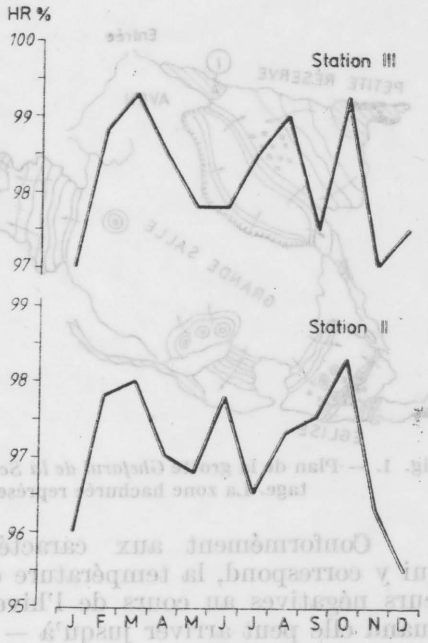

Fig. 3. — Variation de l'humidité relative moyenne mensuelle.

La température de la roche, dans les variations de laquelle réapparaît une périodicité saisonnière, présente les mêmes caractéristiques, son amplitude étant de 0,4° C et sa valeur moyenne de 3,5° C. La constance thermique bien marquée spécifique pour cette station est illustrée en outre par le fait que, durant l'intervalle août-décembre, la température moyenne de l'air devient égale à celle de la roche (fig. 2), ce qui démontre que les deux milieux physiques se trouvent pratiquement dans un état d'équilibre. Enfin, l'humidité relative est sujet de mêmes variations irrégulières (fig. 3), dont l'amplitude de (2,3 %) est très proche de celle de la station II, mais dont la valeur moyenne augmente jusqu'à 98,1 %.

En résumant, on peut donc constater que la comparaison des données correspondantes aux trois stations de comptage met en évidence un net gradient thermohygrométrique, qui se manifeste tant par l'augmentation progressive des valeurs de la température et de l'humidité relative, que par la réduction de l'amplitude des variations mensuelles.

ÉLÉMENTS CARACTÉRISTIQUES DES FLUCTUATIONS D'EFFECTIF

Les résultats obtenus à la suite des estimations mensuelles des effectifs faites aux stations I et III durant l'intervalle 1963—1968 ont été déjà analysés et interprétés (Racoviță, 1969). Par conséquent, nous n'allons pas reprendre maintenant que les aspects majeurs qui intéressent les différences observables entre les trois stations. Notons de même que, en ce qui concerne la station III, nous avons préféré de ne prendre en considération que les données portant sur l'intervalle 1963—1968 (tab. I), qui présentent un plus haut degré de concordance avec les particularités physiques du milieu. En effet, les variations de densité enregistrées à cette station pendant l'intervalle 1982—1986 ont été affectées dans une plus grande mesure par des éléments se rapportant à la dynamique globale de la population hypogée, considérée à l'échelle de tout le massif karstique et, quoique d'ordre seulement quantitatif, ces influences rendent moins significatif le résultat d'une eventuelle cumulation des deux séries de données (Racoviță, 1986).

L'aspect le plus pregnant qui est mis en évidence par les effectifs moyens mensuels de la station I est le caractère nettement saisonnier de la variation de ceux-ci (fig. 4). Comme nous l'avons déjà affirmé, les températures négatives sont incompatibles avec l'activité des insectes, de sorte que ceux-ci font totalement défaut dans l'espace de la grotte au cours de l'hiver (en décembre-mars). Ils n'apparaissent qu'au printemps, après que la température de l'air soit devenue positive, et arrivent à un maximum de densité en juillet, pour que les effectifs diminuent ensuite jusqu'à ce qu'ils deviennent de nouveau nuls. On peut donc en conclure que, dans les conditions du méroclimat périglaciaire, la grandeur de l'ensemble d'individus (dans le sens de Delay, 1978) este visiblement contrôlée par un facteur *indépendant* de la densité — la température de l'air. On doit néanmoins remarquer que la diminution du nombre d'individus commence *avant* que la température s'abaisse jusqu'à des valeurs plus proches de 0° C ou, en d'autres termes, qu'il y a un intervalle d'au moins trois mois (août-octobre) dans lequel cette diminution ne peut plus être mise en corrélation avec la température, les valeurs de cette dernière étant parfaitement comparables à celle correspondant au maximum de la densité. Nous allons revenir sur cet aspect.

Une situation tout à fait différente apparaît à la station III. La variation saisonnière de la grandeur de l'ensemble d'individus a été établie ici à l'aide de la méthode des séries de rapports (Steinbach, 1961), qui a l'avantage d'éliminer les influences de la tendance de longue durée [3]. Ainsi déterminée, cette variation comporte trois éléments importants (fig. 5) :

a) Un maximum de la densité au mois de juin, très peu marqué mais tout de même visible dans la suite d'effectifs mensuels. On est en droit d'affirmer que ce maximum est déterminé par les relations dynamiques qui s'établissent entre les divers compartiments du massifs karstique et qu'il représente la conséquence du fait que les conditions physi-

[3] Les effectifs nuls de la station I ne permettent pas l'application de cette méthode; en conséquence, on a été obligé d'utiliser dans le cas de cette station les valeurs médianes.

Tableau I

Effectifs mensuels de *Pholeuon proserpinae glaciale* dans les trois stations de comptage

Station I

Mois	1963	1964	1965	1966	1967	Médiane
I		0	0	0	0	0
II		0	0	0	0	0
III		0	0	0	0	0
IV		(25)	0	6	0	3
V		27	0	92	1	14
VI		34	32	96	23	33
VII		86	115	117	51	101
VIII		(52)	(59)	(74)		59
IX	30	19	3	30		25
X	28	52	3	(15)		22
XI	40	0	2	1		2
XII	0	0	0	0		0

Station II

Mois	1982	1983	1984	1985	1986	Médiane
I		21	22	105	122	64
II		62	135	13	42	52
III		51	106	58		58
IV		68	86	74		74
V		153	112	2		112
VI		181	52	31		52
VII		237	41	84		84
VIII	95	122	(25)	105		105
IX	48	(25)	99	68		58
X	31	22	(70)	65		48
XI	23	28	129	61		45
XII	(15)	56	67	70		62

Station III

Mois	1963	1964	1965	1966	1967	1968	Médiane
I		11	126	187	433	221	187
II		270	84	325	320	250	270
III		90	74	87	145	154	90
IV		51	184	290	334	(164)	237
V		161	132	302	236	175	175
VI		80	274	362	242	244	244
VII		130	63	372	164	94	130
VIII		(131)	(56)	(218)	(113)		122
IX	25	92	49	64	(62)		56
X	38	19	6	(232)	12		15
XI	6	26	3	401	(22)		16
XII	(8)	(76)	(95)	(417)	32		76

Remarque: les valeurs entre parenthèses sont interpolées.

ques du milieu souterrain superficiel deviennent moins favorables ou même défavorables à la présence des animaux hypogés au cours de l'été (R a c o v i ţ ă, 1986).

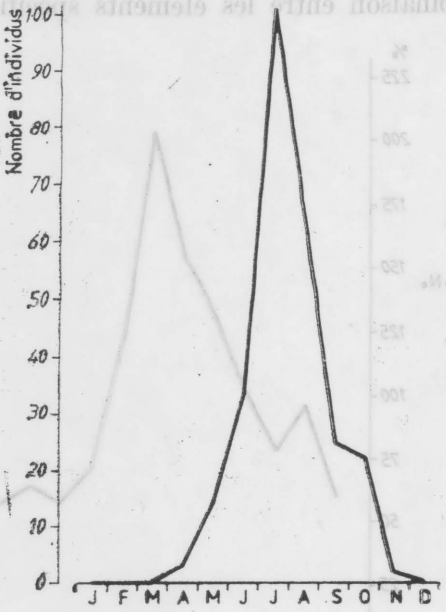

Fig. 4. — Variation saisonnière de l'ensemble d'individus à la station I durant l'intervalle 1963—1967. En ordonnée, médianes des effectifs mensuels.

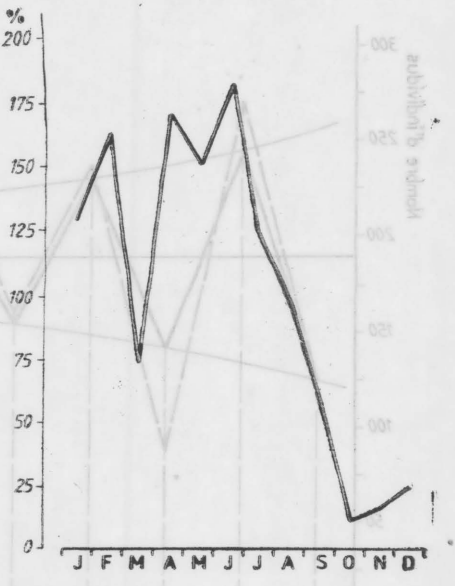

Fig. 5. — Variation saisonnière de l'ensemble d'individus à la station III durant l'intervalle 1963—1968, établie par la méthode des séries de rapports.

b) Une réduction sévère des effectifs durant l'automne, avec un minimum au mois d'octobre, mais sans que la densité arrive à être nulle. Accompagnée d'une augmetation statistiquement significative du taux des jeunes imagos encore immatures au point de vue sexuel (D e l e u r a n c e, 1963), cette réduction peut être le résultat d'une périodicité reproductive saisonnière (R a c o v i ţ ă, 1980), conformément au scénario proposé par J e a n n e l (1943).

c) Une période de six mois (janvier-juin) durant laquelle on remarque une succession d'augmentations et de diminutions alternatives du nombre d'individus, qui suggère l'intervention d'un phénomène d'autorégulation des effectifs. La confirmation en est donnée par le modèle théorique de ce phénomène, calculé à partir de la corrélation qui existe entre les effectifs absolus et ceux relatifs (R a c o v i ţ ă, 1980) et qui correspond d'une manière très satisfaisante aux valeurs réelles (fig. 6).

Il en ressort donc que, dans les conditions de stabilité thermohygrométrique très accusée de la station III, la grandeur de l'ensemble d'individus est contrôlée principalement par des facteurs *dépendants* de la densité.

Les données nouvelles obtenues à la station II en 1982—1986 conduisent à une image intermédiaire, en parfaite concordance avec les particularités physiques qui caractérisent ce secteur de la grotte. En effet, le diagramme de la variation saisonnière établi pour la station II (fig. 7) représente en quelque sorte une combinaison entre les éléments spécifi-

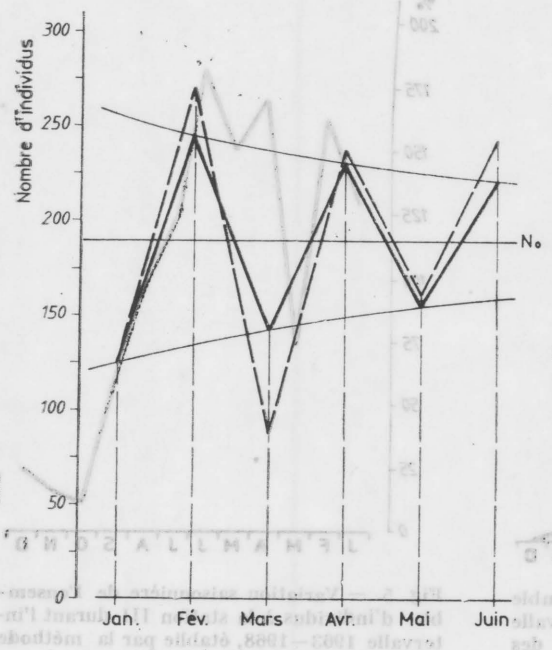

Fig. 6. — Modèle théorique de l'autorégulation des effectifs à la station III durant l'intervalle 1963—1968 (trait continu), superposé aux valeurs réelles (trait interrompu). No = niveau d'équilibre.

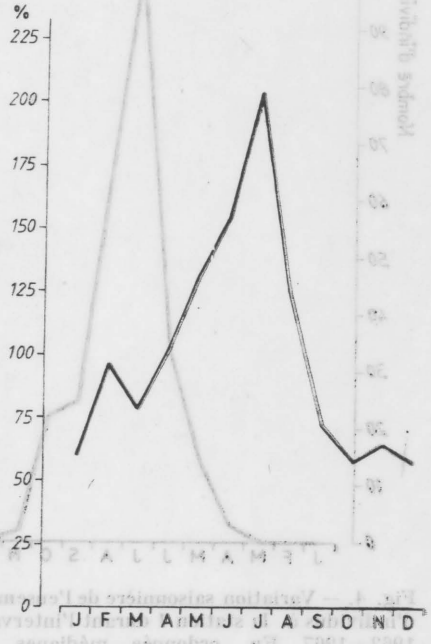

Fig. 7. — Variation saisonnière de l'ensemble d'individus à la station II durant l'intervalle 1982—1986.

ques pour la dynamique des ensembles d'individus des deux autres stations. Le maximum estival du mois de juillet est bien plus pregnant que celui de la station III, mais il n'est pas accompagné par la disparition totale des insectes en hiver, comme on l'a vu à la station I. La réduction automnale du nombre d'individus se manifeste également, en atteignant son minimum en octobre, mais elle est moins nette qu'à la station III. Enfin, une succession d'augmentations et de diminutions alternatives des effectifs, couvrant l'intervalle novembre-mars, peut être observée cette fois-ci encore, mais l'amplitude de ces oscillations est bien plus faible, de sorte qu'elles ne sont plus reproduites par le modèle théorique calculé à partir des valeurs réelles ; celui-ci devient une courbe croissante qui se rapproche d'une manière asymptotique de la valeur d'équilibre (fig. 8) et ne correspond donc plus au phénomène naturel.

En résumant, la variation saisonnière enregistrée à la station II présente donc un caractère nettement périodique, dont la manifestation ne peut pas être dépourvue de liaison avec la variation de même périodique des paramètres physiques et a par conséquent un déterminisme qui con-

cerne les facteurs indépendants de la densité, mais à côté de ce caractère s'esquissent des éléments de l'autorégulation des efectifs, c'est-à-dire l'intervention des facteurs dépendants de la densité.

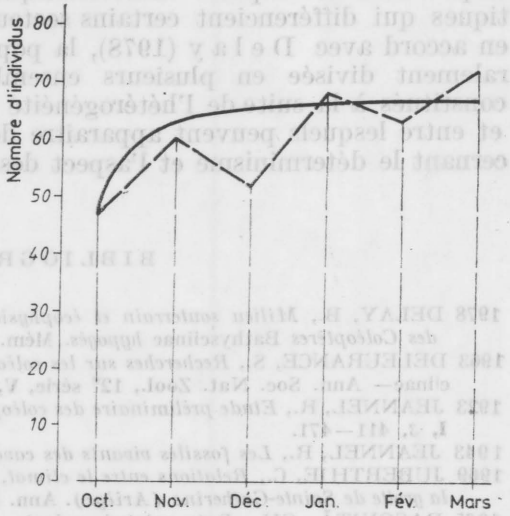

Fig. 8. — Modèle théorique de l'autorégulation des effectifs à la station II.

CONCLUSIONS

La mise en parallèle des résultáts obtenus dans les trois stations de comptage met en évidence le fait que la dynamiqe de la population cavernicole comporte de traits qui sont d'une part communs pour tous les ensembles d'individus se trouvant en rapport avec ces stations et d'autre part spécifiques pour l'un au l'atre de ces ensembles. Les traits communs sont représentés par le maximum estival, qui correspond à la phase de concentration de la faune terrestre dans les zones profondes du masif karstique lorsque l'insolution et l'abaissement de l'humidité affectent les conditions de vie dans les compartiments superficiels, ainsi que par la diminution automnale de la densité, qui peut dériver d'une périodicité reproductive écologique. Nous rappelons que cette diminution peut être reconnue également dans la variation saisonière de la station I, même si elle n'arrive plus à constituer un minimum évident, car au cours de l'automne les effectifs se réduisent sans que la température descend au-dessous de sa valeur estivale.

Les traits spécifiques dérivent principalement de l'influence qu'exercent les conditions méroclimatiques et concernent la mesure dans laquelle la grandeur de chaque ensemble d'individus est déterminée par des facteurs indépendants ou dépendants de la densité. Si ce sont les premiers qui en prévalent, le maximum estival constitue l'élément le plus important de la variation saisonnière et la présence même des insectes dans l'espace de la grotte devient un phénomène périodique ; si en sont les seconds, le maximum estival s'efface considérablement et est remplacé par les mécanismes d'autorégulation des effectifs.

Il apparaît donc que la population hypogée, considérée à l'échelle de tout le massif karstique, présente des particularités écologiques qui se manifestent d'une manière générale au niveau de la grotte, mais qui empruntent des aspects caractéristiques selon les paramètres méroclimatiques qui différencient certains secteurs de la cavité. Par conséquent, en accord avec D e l a y (1978), la population cavernicole doit être généralement divisée en plusieurs ensembles ou groupements d'individus, constitués à la suite de l'hétérogénéité physique et trophique du milieu et entre lesquels peuvent apparaître de très importantes différences concernant le déterminisme et l'aspect des fluctuations d'effectif.

BIBLIOGRAPHIE

1978 DELAY, B., *Milieu souterrain et écophysiologie de la reproduction et du développement des Coléoptères* Bathysciinae *hypogés*. Mém. Biospéol., **5**, 1—349.

1963 DELEURANCE, S., *Recherches sur les coléoptères troglobies de la sous-famille des* Bathysciinae— Ann. Soc. Nat. Zool., 12^{e} série, **V**, *1*, 1—172.

1923 JEANNEL, R., *Etude préliminaire des coléoptères aveugles du Bihor*. Bull. Soc. Sc. Cluj, **I**, *3*, 411—471.

1943 JEANNEL, R., *Les fossiles vivants des cavernes*. Gallimard, Paris.

1969 JUBERTHIE, C., *Relations entre le climat, le microclimat et les Aphaenops cerberus dans la grotte de Sainte-Catherine (Ariège)*. Ann. Spéléol., **24**, *3*, 563—577.

1965 RACOVIȚĂ, GH., *Date privind ecologia coleopterului troglobiont* Pholeuon proserpinae glaciale *din Ghețarul de la Scărișoara*. Lucr. Inst. Speol. « E. Racoviță », **IV**, 133—139.

1969 RACOVIȚĂ, GH., *Recherches sur l'écologie du bathysciinae* Pholeuon proserpinae glaciale *Jeann*. 5 Int. Congr. Speläol., Stuttgart, **4**, B 14.

1980 RACOVIȚĂ, GH., *Etude écologique sur les Coléoptères* Bathysciinae *cavernicoles*. Mém. Biospéol., **6**, 1—199.

1984 RACOVIȚĂ, GH., *Sur la structure mécroclimatique des cavités souterraines*. Theoret. App. Karstol., **1**, 123—130.

1986 RACOVIȚĂ, GH., *Variations à longue échéance dans la dynamique d'une population troglobie*. Studia Univ. Cluj (sous presse).

1961 STEINBACH, M., *Prelucrarea statistică în medicină și biologie*. Ed. Acad. R. P. R., București, 342 p.

1970 ȘERBAN, M., *Morphologie comparée des stalagmites de glace de la grotte de Scărișoara (Roumanie)*. Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza », **IX**, 35—60.

1948 ȘERBAN, M., COMAN, D., GIVULESCU, R., *Découvertes récentes et observations sur la glacière naturelle dite « Ghețarul de la Scărișoara »*. Bull. Soc. Sc. Cluj, **X**, *2*, 174—210.

1964 VANDEL, A., *Biospéologie. La biologie de animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.

Institut de Spéologie « É. Racovitza »
Section de Cluj-Napoca

Reçu le 13 février 1987