Coefficients de diversité des populations dans l'écosystème souterrain

R.R. TERCAFS *

INTRODUCTION

Dans les pays tempérés froids, l'écosystème souterrain est le siège d'importants mouvements de population. Annuellement, il se produit un double transfert d'animaux. En été, des Trogloxènes pénètrent dans les cavernes pour estiver. En automne, d'autres espèces de Trogloxènes viennent hiberner. Ces phénomènes commencent à être bien connus sur le plan qualitatif (Motas et al., 1967) mais ont été peu étudiés quantitativement (Ives, 1964).

En vue de préciser ces phénomènes, nous avons étudié la composition faunique d'une cavité souterraine en considérant les relations entre les deux régions écologiques principales — la zone extérieure et la zone profonde — et leur évolution en fonction du temps. Pour exprimer ces relations, nous avons utilisé les équations classiques de la théorie de l'information appliquées à l'étude des coefficients de similarité des communautés (Pielou, 1966, 1967; Horn, 1966).

MATERIEL ET METHODES

La caverne choisie ('Trou des Nutons', Chaudfontaine, Belgique) possède une géométrie relativement simple. Elle est constituée d'un couloir horizontal d'une vingtaine de mètres de long (figure 1). Le porche d'entrée est fortement soumis aux conditions climatiques extérieures et ne contient pratiquement pas d'animaux. Aussi a-t-il été négligé dans cette étude. Les observations portent uniquement sur les animaux terrestres. La méthode des pièges n'a pas été utilisée car, dans une grotte de petites dimensions, elle peut apporter des modifications considérables dans la répartition faunique (Jequier, 1964). Les relevés ont donc été effectués à vue. A cet effet, la caverne est divisée en quadrats d'un mètre carré, numérotés depuis l'entrée. On obtient ainsi 17 points d'observation où tous les animaux observés sur les parois et sur le sol sont comptabilisés, espèce par espèce. La caverne choisie contient les principales espèces rencontrées dans des cavernes de situation géographique analogue. La liste des espèces rencontrées est présentée dans le tableau 1. Les observations sont effectuées, pour la période estivale, le 10 juin 1971 et le 17 novembre 1971 pour la période automnale.

* Chercheur qualifié du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique.
Institut Royal des Sciences Naturelles, 31 rue Vautier, Bruxelles, Belgique

Fig. 1. Plan et coupe de la caverne 'Trou des Nutons' à Chaudfontaine, Belgique. Positions des quadrats.

Tableau 1. Liste des espèces observées.

<i>Mollusques.</i>	
Zonitidae:	<i>Oxychilus cellarius</i> Müll.
<i>Arachnides.</i>	
Argiopidae:	<i>Meta menardi</i> Latr.
Agelenidae:	<i>Tegeneria silvestris</i> Clerck.
Erigonidae:	<i>Porrhoma</i> sp.
<i>Myriapodes.</i>	
Blaniulidae:	<i>Blaniulus guttulatus</i> Bosc.
<i>Insectes.</i>	
Lépidoptères.	
Geometridae:	<i>Triphosa dubitata</i> L.
Noctuidae:	<i>Scoliopteryx libatrix</i> L.
Diptères.	
Culicidae:	<i>Culex pipiens</i> L.
Mycetophilidae:	<i>Speolepta leptogaster</i> Winn.
Limoniidae:	<i>Limonia nubeculosa</i> (Mg)
Trichoptères.	
Limnophilidae:	<i>Stenophylax permistus</i> Mc. L.

Pour les calculs des coefficients de diversité, les équations suivantes ont été utilisées:

1. Pour chaque quadrat, pour chacune des 2 périodes (Brillouin, 1960; Piélou, 1966, 1967).

a) Coefficient de diversité observé (HOBS):

$$\text{HOBS} = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_i!}$$

où N = nombre total d'individus

i = nombre d'espèces

N_i = nombre d'individus de chaque espèce i

b) Coefficient de diversité maximum (HMAX):

$$\text{HMAX} = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{\left(\left[\frac{N}{i} \right] ! \right)^{i-r} \left(\left[\frac{N}{i} \right] + 1 \right)!}$$

où N = nombre total d'individus

i = nombre d'espèces

$\left[\frac{N}{i} \right]$ = partie entière de $\frac{N}{i}$

r = $N - i \left[\frac{N}{i} \right]$

c) Coefficient d'uniformité (COEFJ):

$$\text{COEFJ} = \frac{\text{HOBS}}{\text{HMAX}}$$

2. Dans chacune des populations considérées 2 à 2.

Au point de vue écologique, la caverne étudiée peut se subdiviser en deux zones. Une zone extérieure soumise, suivant certaines relations qui seront étudiées dans un travail séparé, aux conditions climatiques extérieures. Une zone profonde où les conditions climatiques sont beaucoup plus stables. Les quadrats 1 à 11 inclus font partie de la zone extérieure. Les comparaisons vont porter sur les populations occupant ces deux zones.

a) Coefficient de diversité observée (HOBS).

$$HOBS = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_i!}$$

où N = nombre total d'individus

N_i = nombre d'individus de l'espèce i pour les 2 populations

b) Coefficient de diversité maximum (HMAX).

$$HMAX = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1'! N_1''! \dots N_1'! N_1''!}$$

où N = nombre total d'individus

N_i' = nombre d'individus de l'espèce i dans la population 1

N_i'' = nombre d'individus de l'espèce i dans la population 2

c) Coefficient de diversité minimum (HMIN).

$$HMIN = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{(N_1^{\max} + N_2^{\max})! \dots (N_i^{\max} + N_j^{\max})!}$$

où N = nombre total d'individus

$N_i^{\max}$ = nombre d'individus de l'espèce la plus nombreuse en individus

$N_j^{\max}$ = nombre d'individus de l'espèce de rang inférieur

d) Coefficient de similarité (C).

$$C = \frac{HMAX - HOBS}{HMAX - HMIN}$$

Les comparaisons suivantes ont été effectuées:

- comparaison entre la zone extérieure et la zone profonde au moment de la saison 1 (été).
- comparaison entre ces deux zones au moment de la saison 2 (automne).
- comparaison entre les zones extérieures à deux saisons différentes.
- comparaison entre les zones profondes à deux saisons différentes.

La première comparaison a pour but d'étudier la composition faunique globale des deux zones écologiquement différentes de la caverne au moment où le nombre de Troglloxènes est le plus faible (été). La deuxième comparaison s'effectue sur les mêmes zones mais après la période de grand bouleversement du nombres d'espèces lors de la rentrée des Troglloxènes hibernants.

La troisième et la quatrième comparaison portent sur l'évolution d'une même zone écologique (zone extérieure et zone profonde considérées séparément) en considérant deux saisons différentes.

L'ensemble des calculs à effectuer a été programmé en Fortran IV. Les travaux sont confiés à un ordinateur IBM 360/65 couplé en multiprogrammation à un 360/44*.

Tableau 2. — Coefficients de diversité des populations d'un écosystème souterrain. Comparaison entre deux saisons. Saison 1 = été; saison 2 = automne. Les quadrats sont numérotés depuis l'entrée de la caverne. HOBS = coefficient de diversité observé. HMAX = coefficient de diversité maximum; COEFJ = coefficient d'uniformité. Les valeurs sont calculées par ordinateur et données en format E14.7. La valeur est donc à multiplier par 10^w , w étant le nombre après le signe E.

Saison n° 1.			
QUADRAT	HOBS	HMAX	COEFF
1	0.1296918E 00	0.2168381E 00	0.5981044E 00
2	0.1946145E 00	0.2168361E 00	0.9039640E 00
3	0.2963583E 00	0.3257070E 00	0.9098924E 00
4	0.3444855E 00	0.3583677E 00	0.9612628E 00
5	0.1505150E 00	0.1945378E 00	0.7737054E 00
6	0.1590403E 00	0.2593837E 00	0.6131468E 00
7	0.1590403E 00	0.2593837E 00	0.6131468E 00
8	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1600000E 01
9	0.2461868E 00	0.3257070E 00	0.7558535E 00
10	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
11	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
12	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
13	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
14	0.1505150E 00	0.1945378E 00	0.7737054E 00
15	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
16	0.1590403E 00	0.2593837E 00	0.6131468E 00
17	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
Saison n° 2.			
QUADRAT	HOBS	HMAX	COEFF
1	0.1590403E 00	0.2593837E 00	0.6131468E 00
2	0.1505150E 00	0.1505150E 00	0.1000000E 01
3	0.1590403E 00	0.2593837E 00	0.6131468E 00
4	0.4031637E 00	0.4251751E 00	0.9482298E 00
5	0.254242E 00	0.4188361E 00	0.7104343E 00
6	0.4409868E 00	0.5139750E 00	0.8574925E 00
7	0.602679E 00	0.6791086E 00	0.8865561E 00
8	0.4535660E 00	0.4639775E 00	0.9775603E 00
9	0.3461355E 00	0.4225308E 00	0.8050063E 00
10	0.2954242E 00	0.4188361E 00	0.7104343E 00
11	0.1599555E 00	0.2984242E 00	0.676923E 00
12	0.1590403E 00	0.2593837E 00	0.6131468E 00
13	0.2322718E 00	0.2401400E 00	0.9670268E 00
14	0.2712033E 00	0.4874858E 00	0.5563306E 00
15	0.1924540E 00	0.2730222E 00	0.7049024E 00
16	0.2143165E 00	0.2525389E 00	0.8486478E 00
17	0.4103759E 00	0.5139750E 00	0.7984354E 00

* Passages en machine effectués au Centre de Calcul de l'Université de Liège (Belgique).

RESULTATS

1. Coefficients de diversité pour chacun des quadrats.

Les calculs effectués sur chacun des quadrats pendant la saison 1 (été) et la saison 2 (automne) sont présentés dans la tableau 2.

2. Comparaison entre les zones écologiquement différentes.

Les résultats obtenus sont exposés dans le tableau 3. Les coefficients de diversité observés, minimum et maximum ainsi que les coefficients de similarité ont été calculés pour chacun des comparaisons envisagées.

Tableau 3. — Coefficients de diversité et de similarité dans un écosystème souterrain. Comparaison entre deux zones écologiquement différentes.

Coefficients de diversité observés.

HOBXEP	HOBYEP	HOBXYE	HOBXYP
0.047	0.188	0.130	0.504

Coefficients de diversité maximum.

HAXEP	HAYEP	HAXYE	HAXYP
0.096	0.315	0.150	0.758

Coefficients de diversité minimum.

HMIXEP	HMIYEP	HMIXYE	HMIXYP
0.005	0.020	0.019	0.012

Coefficients de similarité.

CXEP	CYEP	CEXY	CPXY
0.54	0.43	0.064	0.34

Les abréviations suivantes sont utilisées:

- Y désigne la saison 1.
- X désigne la saison 2.
- E désigne la zone extérieure.
- P désigne la zone profonde.
- HOB désigne le coefficient de diversité observé.
- HA désigne le coefficient de diversité maximum.
- HMI désigne le coefficient de diversité minimum.
- C désigne le coefficient de similarité.

Ainsi, par exemple, CXEP correspond à la comparaison entre la zone extérieure et profonde pendant la saison 2.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer les variations de populations dans un écosystème. On peut ainsi distinguer:

- l'influence des facteurs physiques: si un habitat subit des variations climatiques

saisonniers, il peut s'ensuivre des modifications dans la répartition des espèces au sein de cet habitat en fonction de certaines contraintes physiologiques propres aux espèces considérées.

- l'influence de la productivité: des variations dans la disponibilité de nourriture influencent évidemment les valeurs numériques des populations ainsi que leur distribution spatiale.

- l'influence de la compétition et de la prédation: en relation avec des variations de productivité de l'écosystème, les relations entre les divers niveaux trophiques vont influencer également la composition faunique des divers habitats.

Sur le plan général, ces influences respectives ont été étudiées par divers auteurs (Mac Arthur, 1965; Margalef, 1963) et, pour les populations de cavernicoles, par Poulson et al. (1969) et par Culver et al. (1970). Ces derniers ont ainsi montré une intéressante corrélation entre la diversité des espèces et la diversité du substrat.

Dans le cas de l'écosystème souterrain que nous avons étudié, c'est-à-dire dans une caverne de géométrie simple peuplée principalement de Troglonés et de Troglonés, on devait s'attendre aux résultats suivants:

- la zone profonde aux conditions climatiques stables devrait conserver, en fonction du temps, une certaine stabilité dans sa composition faunique.

- la zone extérieure, par contre, devrait avoir une stabilité faible vu qu'elle renferme la majeure partie des Troglonés saisonniers.

C'est bien en effet ce que l'on observe (voir tableau 4: CPXY et CEXY).

- la zone extérieure comparée à la zone profonde au même moment doit posséder un coefficient de similarité élevé car sur l'ensemble de la faune cavernicole, l'apport des Troglonés est quantitativement faible. Les résultats obtenus sont en bonne concordance avec ces prévisions puisqu'on obtient $CXEP = 0.54$ et $CYEP = 0.43$. De la même façon l'analyse par quadrat (tableau 2) montre que les coefficients de diversité observés subissent, dans la zone extérieure, une forte variation saisonnière tandis que la zone profonde reste beaucoup plus stable.

L'écosystème souterrain possède une double frontière: L'entrée de la cavité et la zone de transition zone extérieure — zone profonde. Il existe donc deux ecotones (au sens d'Odum, 1959). L'étude quantitative montre l'évolution saisonnière des communautés habitant les deux régions écologiques. Le remaniement faunique de la zone extérieure est important et constitue une caractéristique de l'écosystème. Il est indispensable de tenir compte de ce phénomène pour comprendre l'évolution des biocénoses concernées.

RESUME

L'évolution de la composition faunique d'une cavité souterraine de géométrie simple (Trou des Nutons, Chaudfontaine, Belgique) a été étudiée. Des comparaisons quantitatives ont été effectuées entre les deux régions importantes de la caverne — la zone extérieure et la zone profonde — en utilisant les coefficients de diversité et de similarité. Il apparaît que la zone extérieure est le siège d'un remaniement faunique important tandis que la zone profonde reste beaucoup plus stable. L'ensemble de la communauté cavernicole reste cependant relativement constant en fonction du temps.

SUMMARY

The evolution of faunal composition in a subterranean cavity of simple structure (Trou des Nutons, Chaudfontaine, Belgium) has been studied. Quantitative comparisons have been carried on in the two most important parts of the cave – the external zone and the deep zone – using diversity and similarity coefficients. It has been found that the external zone presents a great redistribution of the fauna while the deep zone is more stable. However, the whole cave community stays relatively constant during time.

BIBLIOGRAPHIE

- BRILLOUIN, L., 1960 – Science and information theory, Academic Press Inc., New-York.
- CULVER, D.C. et POULSON, T.L., 1970 – Community boundaries: faunal diversity around a cave entrance. *Ann. Spéleo.*, 25, 853-860.
- HORN, H., 1966 – Measurement of overlap in comparative ecological studies, *American Naturalist*, 100, 419-424.
- IVES, J.D., 1964 – Cave migration of certain insects. *Nat. Speleo. Soc. Bull.*, 26, 115-118.
- JEQUIER, J.P., 1964 – Etude écologique et statistique de la faune terrestre d'une caverne du Jura suisse au cours d'une année d'observation. *Rev. suisse Zool.*, 71, 313-370.
- MAC ARTHUR, R.H., 1965 – Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40, 510-533.
- MARGALEF, D.R., 1963 – On certain unifying principles in ecology. *Amer. Naturalist*, 97, 357-374.
- MOTAS, C., DECOU, V., BURGHELE, A., 1967 – Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéleo.*, 22, 475-522.
- ODUM, E.P., 1959 – Fundamentals of Ecology, Saunders Co. ed., Philadelphia.
- PIELOU, E.C., 1966 – The measurements of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13, 131-144.
- PIELOU, E.C., 1967 – The use of information theory in the study of the diversity of biological populations, Proc. V. Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, 4, 163-177.
- POULSON, T.L. et CULVER, D.C., 1969 – Diversity in terrestrial cave communities. *Ecology*, 50, 153-158.