

Modèles préliminaires de la dynamique des populations principales de la biocénose du guano de la grotte «Peștera lui Adam» de Băile Herculane (Roumanie)

par

Mircea V. Tufescu et Vasile Gh. Decou

The populations of the guano community in "Peștera lui Adam" comprise an ecological system in conformity with Thienemann's second principle: *Uroactinia* cf. *coprophila* keeps its dominance index in excess of 95 per cent. There is observed the following log-linear relation between populations: $\log \hat{q} = 1,11,9311i + +4,42,906$. There is evidence for the existence of two biocenotic subsystems regarding population reactions to abiotic measurements (especially high temperatures: approx. 24–30°C). One is stimulated (*Uroactinia* cf. *coprophila* and *Trichouropoda orbicularis*, the two species well represented as index of dominance), and the other one inhibited (the less dominant species). In the present situation both subsystems are dependent on the quality of guano. The interaction of populations (e.g. competition and predation) have slight effects on density regulation. "The positive calendar" theorized by the authors, is a possible method to estimate roughly the quality of the guano. Also presented is a preliminary model for the dynamics of a guano community taking into consideration empirical factors as equivalent to reactions of ecological factors.

Introduction

Dans une note antérieure (D e c o u et T u f e s c u , 1976), nous avons traité de l'organisation de la biocénose du guano de la grotte « Peștera lui Adam » de Băile Herculane et des particularités de cet écotope (climatope de type tropical).

En revenant sur l'écologie de cette grotte, nous revelons ici les modèles préliminaires de la dynamique des populations principales qu'elle abrite, après une brève présentation des éléments absolument nécessaires pour leur compréhension.



La grotte d'Adam est creusée dans le versant droit de la vallée de la Cerna, à 295 m d'altitude absolue, dans un massif de calcaires malm-néocomiens, qui jouit d'un climat sub-méditerranéen. D'une longueur de 212 m, elle est formée de deux galeries parallèles, orientées de l'Est à l'Ouest: la « Galerie à guano » et la « Galerie à vapeurs ». La première commence par un aven de 11 m; continuellement descendante sur environ 40 m, elle devient ensuite horizontale. Le plancher est presque entièrement couvert de guano, car c'est seulement au bas de l'aven que le guano est mélangé avec du sol, de l'argile et du bois pourri. L'autre galerie est inhabitable, étant baignée de vapeurs chaudes, dont la température dépasse 45°C. Dans la zone de la base de l'aven, les deux galeries sont en liaison et les vapeurs y pénètrent par un rétrécissement très bas dans la « Galerie à guano », qui, dû à sa morphologie, s'est transformée en une « poche d'air chaud », ayant plus de 30°C.

Le topoclimat de cette grotte est fortement influencé par des manifestations thermales. La température moyenne annuelle des grottes à guano de la zone atteint 8°–9°C, par rapport à approximativement 29°C, enregistrés dans la grotte d'Adam (en 1972). Dans le cas de cette grotte, la différence entre l'hiver et l'été atteignait, au cours de la même année, 2°C en profondeur (29°–31°C) et 3°C au bas de l'aven (20°–23°C). L'air chaud chargé de vapeurs a une humidité très élevée: entre 95%–100% UR.

L'apport d'air chaud n'est pas continu; il y a des périodes plus ou moins longues quand il cesse ou est très faible. Dans ce cas, la température et l'humidité baissent. La situation climatique et biologique particulière de cette grotte – son faciès d'oasis biospéologique tropi-

cale — est conditionnée par la source de vapeurs chaudes qui, autrefois, a contacté le réseau de galeries de la grotte (creusée dans un régime normal, de l'écoulement d'eau), dans un passé assez lointain.

Quant à la méthode de travail, nous tenons à préciser qu'on a fait des prélèvements de cinq stations, échelonnées le long de la « Galerie à guano ». La Station 1, d'où proviennent les prélèvements quantitatifs, est située approximativement vers la moitié de la galerie, dans un endroit où le guano est renouvelé en surface chaque année. De cette station on a pris chaque fois six échantillons, chacun représentant 1 000 cc et provenant de 0—5 cm, 5—10 cm, 10—15 cm, 15—20 cm, 20—25 cm et respectivement 25—30 cm de profondeur, le 27 janvier, le 13 juin et le 16 octobre 1972 (voir Decou, Negrea et Negrea, 1974).

MODÈLES PRÉLIMINAIRES DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS PRINCIPALES

1. Le calendrier de la dynamique

Afin d'estimer les modèles de la dynamique, il était nécessaire d'établir un calendrier qui soit synchronisé avec la dynamique des populations productrices de guano (de chiroptères).

C'est en nous étayant sur ce calendrier que nous avons estimé les modèles de la dynamique pour les populations guanophages principales : d'*Uroactinia* cf. *coprophila* et de *Trichouropoda orbicularis*.

Nous tenons à préciser que ceux-ci ont une valeur de principe, préliminaire, pour poser le problème, étant donné que les études écologiques entreprises dans la grotte d'Adam en sont à un stade initial.

Le calendrier peut être calculé en fonction de la période de temps entre l'arrivée (ou le départ) et le départ (ou l'arrivée) de la colonie des chiroptères. En premier lieu, nous avons désigné par 0 (zéro) les mois correspondants à l'arrivée (mars-avril) ou le départ (septembre-octobre) des chauves-souris ; ensuite par une unité positive, chaque mois, entre l'arrivée et le départ de la colonie, puis par une unité négative, chaque mois, entre le départ et l'arrivée de la colonie. Mais pour que le calendrier ne soit pas un « calendrier négatif », c'est-à-dire qu'il ne contienne pas des valeurs négatives, nous avons désigné les valeurs minimales par 0 au lieu de -5 ; puis nous avons ajouté pour chaque unité d'accroissement une unité positive, en obtenant de la sorte un « calendrier positif » et, indirectement, un indice du temps qui reflète mieux les moments caractéristiques de la dynamique de la nomocénose du guano (tableaux 1 et 2), en fonction des changements du guano pendant l'année.

Tableau 1
Les indices des mois de l'année en fonction du type de calendrier

Calendrier	Mois											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1. Normal	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
2. Négatif	-3	-4	-5	0	1	2	3	4	5	0	-1	-2
3. Positif	2	1	0	5	6	7	8	9	10	5	4	3

L'absence des producteurs de guano pendant la saison froide ($t = 0-4$, dans le calendrier positif) fait que le guano subisse des changements physico-chimiques et biologiques en déterminant d'autres rapports numériques entre les éléments de la biocénose. Dès le retour des chiroptères, le guano frais change les rapports, en les ramenant approximativement aux valeurs antérieures. Il y a donc deux types de rapports numériques entre les éléments de la biocénose : d'un côté, des rapports déterminés par la présence de la colonie ($t = 5-10$) et, de l'autre, des rapports qui s'installent en l'absence des chauves-souris ($t = 0-5$).

Le calendrier positif se réfère en réalité à la qualité et non pas à la quantité du guano (celui-ci se trouvant en abondance et tout le temps) dont les changements sont directement liés aux processus de l'émigration et de l'immigration des chauves-souris.

2. Le modèle de la dynamique pour *Uroactinia cf. coprophila*

La méthodologie du calcul est d'une facture spéciale, n'ayant des données que pour trois mois et, dans le cas de chaque mois, n'ayant que six valeurs de densité correspondant aux six couches du sondage, de différentes profondeurs : 0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm, 15-20 cm, 20-25 cm, 25-30 cm. En vue d'obtenir une moyenne mensuelle, nous avons utilisé les valeurs relatives pour chaque couche (A_i), les valeurs réelles ne pouvant être comparées à cause de l'influence spécifique de la profondeur :

$$A_i = \frac{d_i}{\sum d_i} \quad (i = 1, 4, 7) \quad (1)$$

où : d_i = la valeur de la densité de la couche respective pour l'un des trois sondages ($i = 1, 4, 7$). Les données obtenues sont présentées dans le tableau 2.

Tableau 2

Les valeurs relatives de la densité, dans le cas de l'*Uroactinia cf. coprophila*, pour chaque couche du sondage et la moyenne de la valeur relative de la densité (A_i ; $i = 1, 4, 7$)

Profondeur des couches	Sondage effectué le 27.I.1972 (1)		Sondage effectué le 13.VI.1972 (7)		Sondage effectué le 16.X.1972 (4)	
	A_1	$(A_1 - \bar{A}_1)^2$	A_7	$(A_7 - \bar{A}_7)^2$	A_4	$(A_4 - \bar{A}_4)^2$
0-5 cm	0,0625	0,003.318	0,5450	0,001.706	0,3925	0,009.821
5-10 cm	0,1915	0,005.242	0,3340	0,063.655	0,4735	0,032.436
10-15 cm	0,1715	0,002.642	0,5070	0,000.858	0,2715	0,000.480
15-20 cm	0,0460	0,005.491	0,9000	0,098.219	0,0540	0,057.312
20-25 cm	0,1765	0,003.181	0,6470	0,003.684	0,1765	0,013.666
25-30 cm	0,0725	0,002.266	0,5350	0,002.632	0,3925	0,009.821
	$\Sigma A_1 = 0,7210$ $s^2 = 0,004.428$ $A_1 = 0,1201$		$\Sigma A_7 = 3,5180$ $s^2 = 0,034.150$ $A_7 = 0,5863$		$\Sigma A_4 = 1,7605$ $s^2 = 0,024.707$ $A_4 = 0,2934$	

En utilisant ces données on obtient l'équation générale pour la valeur moyenne relative de la densité mensuelle (\bar{A}_1) :

$$\bar{A}_1 = 0,006.644 t_1^2 + 0,024.540 t_1 + 0,088.909 \quad (2)$$

Le tableau 3 contient les valeurs obtenues.

Tableau 3

La moyenne des valeurs relatives de la densité mensuelle pour l'*Uroaetia* cf. *coprophila*, en fonction du calendrier positif ($t=0-10$)

t_1	\bar{A}_1	t_1	\bar{A}_1	t_1	\bar{A}_1
0	0,088.909	4	0,293.373	8	0,710.445
1	0,120.093	5	0,377.709	9	0,848.033
2	0,164.505	6	0,475.333	10	0,998.709
3	0,222.325	7	0,586.245		

Les valeurs calculées, en utilisant la méthodologie citée (les équations (1), (2)), présentent des différences négligeables par rapport à celles observées. En comparant le set des valeurs de \bar{A}_1 , \bar{A}_4 et \bar{A}_7 observées et calculées, il en résulte des valeurs non significatives pour une probabilité de 99,9 %.

La transformation des valeurs relatives de la densité en valeurs absolues est obtenue par l'équation (3) :

$$\bar{d}_{i,j} = K_{i,j} \cdot \bar{A}_1 \quad (3)$$

où : $\bar{d}_{i,j}$ = la densité moyenne pour le mois i et la couche j ; et $K_{i,j} = \bar{d}_{i,j} / \bar{A}_{1,j}$, où $\bar{d}_{i,j}$ et $\bar{A}_{1,j}$ représentent des valeurs observées.

L'utilisation de l'équation (3) permet le calcul autant des densités moyennes pour chaque mois et couche, que celui des densités moyennes mensuelles. Les résultats sont inscrits au tableau 4.

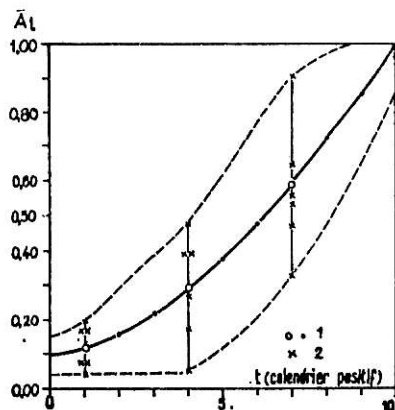
Tableau 4

Les densités moyennes mensuelles pour l'*Uroaetia* cf. *coprophila* (individus contenus dans 1 000 cc guano), calculées pour toutes les couches (0-30 cm) et, séparément, conformément aux équations (1), (2) et (3), pour les couches 0-5, 5-10 et 10-15 cm

Mois (calendrier positif)	C o u c h e			Densité moyenne pour toutes les couches (0-30 cm)
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	
0	2.203,979	36,487	6,221	386,143
1	2.977,003	49,284	8,403	521,578
2	4.077,814	67,511	11,510	714,465
3	5.511,123	91,239	15,556	965,585
4	7.272,392	120,397	20,527	1.275,647
5	9.362,861	155,008	26,429	1.648,372
6	11.783,052	195,071	33,259	2.074,398
7	14.532,389	240,589	41,020	2.558,423
8	17.611,202	291,559	49,710	3.100,447
9	21.021,966	348,024	59,337	3.709,06
10	24.756,921	409,860	69,880	4.358,492

A l'aide des données obtenues par calcul et de celles observées, on a réalisé la figure 1, qui représente la corrélation entre la qualité du guano (le calendrier positif) et la moyenne de la valeur relative de la densité. La densité moyenne réelle pour chaque couche évolue selon le même modèle de la courbe, de deuxième degré, en fonction de la qualité du guano, les valeurs étant différentes par rapport à la profondeur dans le substratum : plus grandes à la surface, elles décroissent en profondeur (tableau 4).

Fig. 1. — Evolution des valeurs relatives moyennes de la densité (\bar{A}_t) pour *Uroactinia* cf. *coprophila* en fonction de la qualité du guano (calendrier positif). Pour les mois 1, 4 et 7 où nous avons des données, on a représenté aussi l'amplitude des valeurs \bar{A}_t ; 1 = valeurs moyennes calculées (points) ou observées (cercles); 2 = valeurs observées.



Au cours d'une année, la moyenne des valeurs relatives de la densité présente une dynamique ayant la forme du graphique de la figure 2. On observe que la dynamique se déroule en quatre étapes :

a) l'étape du passage de la valeur minimale à des valeurs moyennes se déroule en février ;

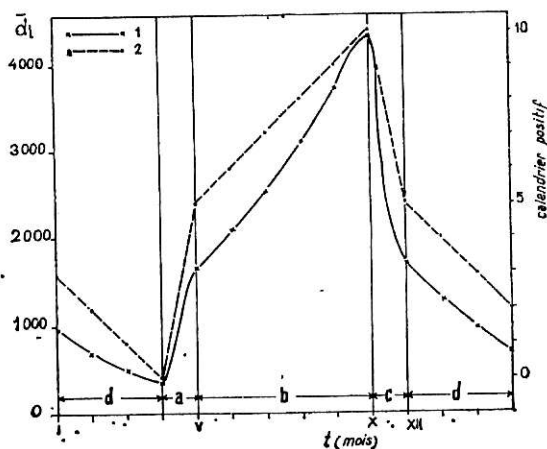


Fig. 2. — Modèle de la dynamique mensuelle de la densité moyenne (\bar{d}_t) pour *Uroactinia* cf. *coprophila* au cours d'une année (1), par rapport à l'évolution de la qualité du guano mesurée par le calendrier positif (2). a - d = étapes de la dynamique annuelle.

b) l'étape de croissance graduelle, d'après l'équation carrée, avec des rythmes de plus en plus élevés, se déroule en mars-août, août étant le mois où la valeur la plus élevée est enregistrée;

c) l'étape d'une brusque réduction, du passage de la valeur maximale à des valeurs moyennes, se déroule en septembre;

d) l'étape de réduction graduelle, d'après l'équation carrée, avec des rythmes de plus en plus réduits, se déroule en octobre-février, la fin de l'étape enregistrant les valeurs les plus basses.

Les discontinuités des valeurs obtenues dans la première et la troisième étapes peuvent représenter des erreurs dues à l'approximation de l'évolution de la quantité de guano, conformément au calendrier positif, parce que pour ces étapes le calendrier enregistre des passages brusques d'un niveau de valeurs à un autre. Par comparaison, la dynamique de la densité moyenne (\bar{d}_1) se déroule selon un graphique plus « nivelé », ce qui nous fait croire que cette situation est plus proche de la réalité.

3. Le modèle de la dynamique pour *Trichouropoda orbicularis*

Les données existantes prouvent que le modèle de la dynamique de la densité pour *Trichouropoda orbicularis* est assurément déterminé par la qualité du guano et, probablement, par la densité de l'espèce dominante (*Uroactinia cf. coprophila*).

Dans le tableau 5 sont présentés les changements de densité enregistrés pour *Trichouropoda orbicularis*, en fonction de ces deux facteurs.

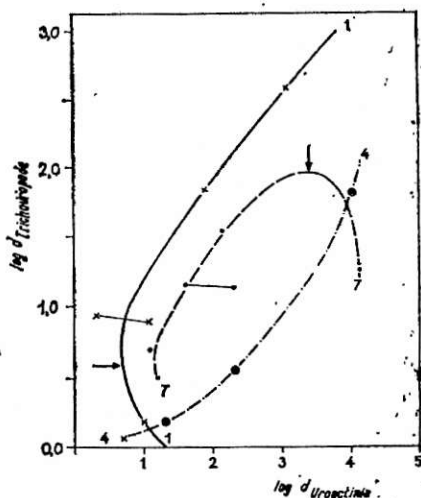
Tableau 5

Les valeurs de la densité observée, pour *Trichouropoda*, en fonction de la qualité du guano et des classes de densité pour *Uroactinia*
(Les densités sont indiquées par nombre d'individus contenus en 1 000 cc de guano)

		Classes de valeurs pour la qualité du guano (calendrier positif)			Moyennes per ligne
		0-2	3-5	6-8	
Classes de densité pour <i>Uroactinia cf. coprophila</i>	$10^0 - 10^1$	$\left. \begin{matrix} 2 \\ 0 \\ 9 \end{matrix} \right\} \bar{X}=4$	$\left. \begin{matrix} 0 \\ \end{matrix} \right\} \bar{X}=0$	—	$\bar{X}_{1,1}=1,3$ $\Lambda_{1,1}=0,0047$
	$10^1 - 10^2$	$\left. \begin{matrix} 68 \\ 8 \end{matrix} \right\} \bar{X}=38$	$\left. \begin{matrix} 2 \\ 0 \\ 0 \end{matrix} \right\} \bar{X}=1$	$\left. \begin{matrix} 15 \\ 5 \\ 1 \end{matrix} \right\} \bar{X}=7$	$\bar{X}_{1,2}=25$ $\Lambda_{1,2}=0,0879$
	$10^2 - 10^3$	—	$\left. \begin{matrix} 4 \\ \end{matrix} \right\} \bar{X}=4$	$\left. \begin{matrix} 34 \\ 13 \end{matrix} \right\} \bar{X}=23$	$\bar{X}_{1,3}=14$ $\Lambda_{1,3}=0,0493$
	$10^3 - 10^4$	$\left. \begin{matrix} 387 \\ \end{matrix} \right\} \bar{X}=387$	$\left. \begin{matrix} 66 \\ \end{matrix} \right\} \bar{X}=66$	—	$\bar{X}_{1,4}=226$ $\Lambda_{1,4}=0,7949$
	$10^4 - 10^5$	—	—	$\left. \begin{matrix} 18 \\ \end{matrix} \right\} \bar{X}=18$	$\bar{X}_{1,5}=18$ $\Lambda_{1,5}=0,0633$
Moyennes per colonne		$\bar{X}_{2,1}=143$ $\Lambda_{2,1}=0,8412$	$\bar{X}_{2,2}=17$ $\Lambda_{2,2}=0,1000$	$\bar{X}_{2,3}=10$ $\Lambda_{2,3}=0,0588$	

Le double interconditionnement de la densité pour *Trichouropoda orbicularis* résulte clairement de la figure 3. En effet, on observe que la densité de cette espèce augmente en fonction directe de l'augmentation de la densité de *Uroactinia*. Mais par rapport au calendrier positif (représentant, nous le répétons, la qualité du guano), le niveau numérique atteint est différent, le niveau le plus élevé se trouvant au cours du mois où le guano est moins frais. Dans tous les cas enregistrés, il est possible que la

Fig. 3. — Relation entre la densité pour *Uroactinia cf. coprophila* et *Trichouropoda orbicularis*, en fonction de la qualité du guano (calendrier positif), pour les mois 1, 4 et 7. Les flèches indiquent la valeur-seuil pour la corrélation directe entre les deux espèces dans le cas du premier et du septième mois.



relation numérique entre les deux espèces se déroule d'après des graphiques cycliques, comprenant certaines valeurs-seuil, au-delà desquelles apparaît une inversion de l'évolution de la corrélation entre les densités de deux guanophages principaux. Au cas où la densité de *Uroactinia* augmente constamment (le 7^e mois), la densité de *Trichouropoda* augmente jusqu'à la valeur-seuil, puis elle baisse. La situation inverse se rencontre durant le premier mois, quand par rapport à la réduction de la densité de *Trichouropoda*, on enregistre le même processus pour *Uroactinia*, jusqu'à la valeur-seuil, au-delà de laquelle se produit une augmentation de la densité de la première espèce. Dans la figure 3 les données disponibles décrivent partiellement le phénomène qu'on étudiera à l'avenir.

Pour obtenir la valeur relative, séparément pour chacun des 15 cas inclus dans le tableau 5 (5 lignes \times 3 colonnes), on a calculé le produit de la valeur de la ligne et de la colonne correspondantes. Ces données sont inscrites dans le tableau 6.

Pour estimer les valeurs de la densité moyenne mensuelle de l'espèce *Trichouropoda orbicularis*, nous considérons ab initio qu'il y a une équation de 2^e degré entre la qualité et la quantité du guano (calendrier positif) et les densités enregistrées. L'équation calculée est la suivante :

$$\bar{A}_1 = 0,050.003 t_1^2 + 1,288.369 - 0,497.102 t_1 \quad (4)$$

Tableau 6

Les valeurs relatives de la densité de *Trichourapoda orbicularis* en fonction de la qualité du guano et du niveau numérique de la densité de l'*Uroacintia*

Classes de densité pour l' <i>Uroacintia</i>	Qualité du guano			Σ per ligne
	1	4	7	
10 ⁰ —10 ¹	0,00.395	0,00.047	0,00.027	0,00.469
10 ¹ —10 ²	0,07.394	0,00.879	0,00.517	0,08.789
10 ² —10 ³	0,04.147	0,00.493	0,00.290	0,04.929
10 ³ —10 ⁴	0,66.866	0,07.949	0,04.674	0,79.489
10 ⁴ —10 ⁵	0,05.325	0,00.633	0,00.372	0,06.330
Σ per colonne	0,84.127	0,10.001	0,05.880	Σ total = 1,00.008

et elle permet une bonne estimation seulement pour $t_1 = 0-5$. En utilisant ces données on peut obtenir une nouvelle estimation de la relation citée, sous la forme de l'équation bicarrée (5) :

$$\bar{A}_1 = 1,280.077 + 0,029.526t_1^2 + 0,005.867t_1^3 - 0,467.565t_1 - 0,000.585t_1^4 \quad (5)$$

Cette équation permet le calcul des valeurs \bar{A}_1 dans l'intervalle $t_1 = 0-8$, les différences par rapport aux valeurs observées étant non significatives (test χ^2 ; voir tableau 7).

Tableau 7

Les valeurs moyennes relatives de la densité pour *Trichourapoda orbicularis*, durant l'intervalle 0-8 (calendrier positif) et le test χ^2 de leur signification

t_1	\bar{A}_1	Σ partielle	Moyenne A_1 calculée	Moyenne A_1 observée	χ^2
I	$\left\{ \begin{array}{l} 0 \\ 1 \\ 2 \end{array} \right\}$	2,578.034	0,859.348	0,841.270	0,000.038
II	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 4 \\ 5 \end{array} \right\}$	0,410.213	0,136.747	0,100.010	0,098.772
III	$\left\{ \begin{array}{l} 6 \\ 7 \\ 8 \end{array} \right\}$	0,145.392	0,048.464	0,058.805	0,022.065

$$\chi^2 = 0,420.875$$

Les valeurs moyennes relatives permettent, par l'utilisation de l'équation (3), de calculer les densités moyennes mensuelles pour *Trichourapoda*. Les données obtenues sont présentées dans le tableau 8.

Le test χ^2 montre que les différences entre les valeurs calculées et celles observées sont non significatives pour une probabilité de transgression de 90 %.

Tableau 8

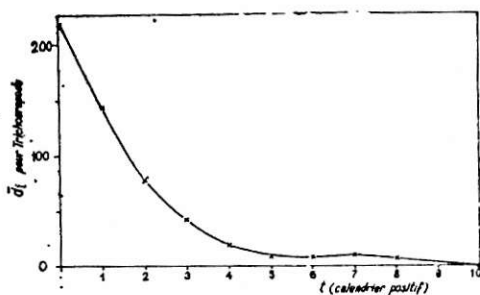
Les densités moyennes mensuelles pour *Trichouropoda orbicularis*, pendant l'intervalle 0-8 (calendrier positif) et le test χ^2 de leur signification

t_1	\bar{d}_1	Valeur \bar{d}_1 calculée	Valeur \bar{d}_1 observée	χ^2
0	217,38896	146	143	0,0616
1	144,02838			
2	76,59807			
3	43,19729	23	17	1,5652
4	18,35132			
5	8,18493			
6	7,94407	8	10	0,5000
7	10,48647			
8	6,28335			

$$\chi^2 = 2,1268$$

Il faut remarquer que les différences sont plus grandes entre les densités réelles qu'entre les valeurs relatives. Ceci est dû au fait que les valeurs relatives ont été arrondies par le calcul, comme moyennes d'un set de valeurs, tandis que les densités réelles sont des valeurs particulières qui peuvent refléter inexactement la réalité. De sorte qu'en partant des valeurs relatives, on a calculé des densités moyennes qui reflètent mieux la réalité que les valeurs enregistrées. Il est intéressant de remarquer que la différence entre les deux valeurs de χ^2 (pour \bar{A}_1 et \bar{d}_1) est très significative ($\chi^2 = 36,6534$). Par conséquent, l'utilisation des valeurs relatives pour calculer certaines densités moyennes significatives s'avère une méthode très efficace.

Fig. 4. — Evolution de la densité moyenne (\bar{d}_1) pour *Trichouropoda orbicularis* en fonction de la qualité du guano (calendrier positif). Les valeurs de la densité sont indiquées par nombre d'individus contenus en 1000 cc de guano.



La dynamique numérique de la population de *Trichouropoda orbicularis* est présentée dans la figure 4, comme fonction du calendrier positif. Par une extrapolation graphique on obtient les valeurs de la densité pour les 9^e et 10^e mois de ce calendrier : $\bar{d}_9 = 3$; $\bar{d}_{10} = 3$. Elles seront utilisées dans le calcul de la densité moyenne annuelle, bien qu'elles puissent contenir des erreurs. Par exemple, si l'évolution de la densité suit une ligne parallèle à l'abscisse, ainsi que l'indiquent \bar{d}_5 , \bar{d}_6 et \bar{d}_7 , les valeurs

pour \bar{d}_9 et \bar{d}_{10} seraient contenues entre 0 et 10. Les erreurs possibles n'affectent cependant pas le résultat final, compte tenu que la moyenne s'obtient en utilisant certaines valeurs comparatives très grandes, enregistrées par d'autres mois ($\bar{d}_0 - \bar{d}_2$), dans lesquelles la différence due à l'erreur atteignant plus ou moins quelques unités est non significative.

Dans la figure 5 on présente le modèle de la dynamique de la densité moyenne mensuelle pour *Trichouropoda*. L'évolution numérique de la population se déroule, pendant une année, en trois étapes :

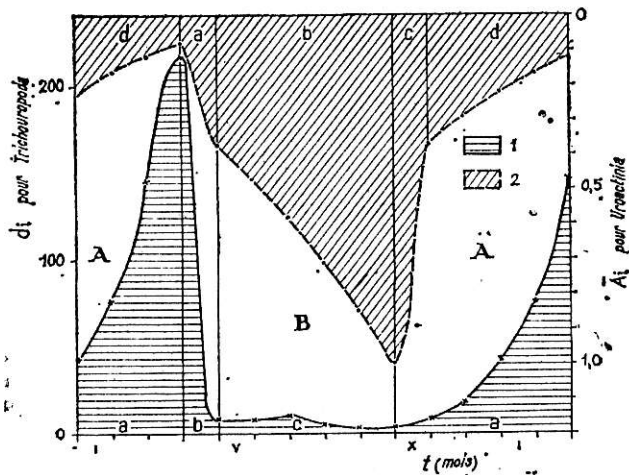


Fig. 5. — Modèle de la dynamique mensuelle de la densité moyenne pour *Trichouropoda orbicularis* (1), par rapport à la dynamique des valeurs relatives moyennes (\bar{A}_t) pour *Uroactinia cf. coprophila* (2). On remarque que les deux espèces ont un développement numérique partiellement indépendant. $a - d$ = étapes de la dynamique des deux populations; A, B = étapes du développement numérique, possible, pour les autres guanophages.

a) l'étape de l'augmentation numérique (octobre-mars) qui découle de concert avec la baisse du niveau numérique du guanophage principal (les étapes c et d, pour *Uroactinia*). Le maximum numérique est atteint par *Trichouropoda* en mars, avant l'arrivée des chiroptères ;

b) l'étape de baisse rapide (au cours d'avril), qui s'installe au moment du retour de la colonie et qui détermine le changement de la qualité du guano. Cette nouvelle qualité inhibe le développement de la population de *Trichouropoda* dans le sens indiqué et favorise le développement rapide de *Uroactinia* (étape a) ;

c) étape des valeurs numériques réduites dans le cas de *Trichouropoda*, simultanément au développement numérique d'*Uroactinia* qui atteint son maximum (étape b).

La figure 5 nous permet de tirer aussi d'autres conclusions.

— Le modèle de la dynamique pour *Trichouropoda* est affecté de discontinuités dans une mesure réduite par rapport à *Uroactinia*. Les discontinuités, dues à l'imperfection du mesurage de la qualité du guano par l'intermédiaire du calendrier positif, s'effacent au fur et à mesure que d'autres facteurs s'ajoutent à la détermination du modèle de la dynamique d'une population. Dans le cas de la population de *Trichouropoda*, il résulte que le modèle est déterminé par la qualité du guano et, probablement, par la concurrence du guanophage principal, *Uroactinia*.

— Les taux des modifications numériques pour les deux populations principales de guanophages, identifiables par la pente des courbes de la dynamique numérique, ne sont parallèles qu'en une mesure réduite. Ainsi, *Trichouropoda* s'accroît (étape a) et décroît (étape b)

plus rapidement que *Uroactinia*. Cette constatation nous permet, à son tour, deux conclusions :

a) La population d'*Uroactinia*, dans les conditions quasi tropicales de la biocénose du guano de « Peștera lui Adam », manifeste une stabilité accentuée, stabilité qui suppose un grand potentiel biologique soutenu par un optimum d'existence.

b) Les populations d'*Uroactinia* et de *Trichouropoda* ont des niches écologiques partiellement différentes. Elles coexistent, mais on a enregistré des maxima et des minima numériques différents, en fonction de la qualité du guano. La concurrence agit dans une mesure réduite en tant que mécanisme de régulation numérique, celle-ci étant réalisée principalement par la qualité du guano. Rappelons que *Uroactinia* se développe rapidement dans les conditions d'un guano continuellement rafraîchi, tandis que *Trichouropoda* préfère un guano plus ancien ou qui commence à se dégrader pendant la période d'absence des chiroptères. Comme nous l'avons déjà montré dans un autre travail (Decou et Tufescu, 1976), la répartition des deux populations est en principe uniforme, mais groupée dans les niches de guano frais (*Uroactinia*) et dans les niches de guano moins frais (*Trichouropoda*).

Nous nous trouvons donc en présence de deux espèces qui occupent des niches partiellement différentes, dans un biotope où la quantité de nourriture est illimitée. La différenciation relative des niches est due, principalement, à la qualité du guano renouvelé en surface chaque année (de mars-avril jusqu'en septembre-octobre) par l'immense colonie de chauves-souris. Dans le cas des niches au bas de l'aven, là où le guano est mélangé avec du sol et des débris végétaux, venant de la surface, interviennent aussi les valeurs du climat qui sont plus faibles par rapport à celles de la profondeur de la grotte.

Le peuplement des niches écologiques partiellement différentes est comparable avec l'existence simultanée de ces deux espèces à des niveaux numériques supérieurs par rapport aux autres concurrents, ainsi que le montrent, parmi d'autres, les conclusions écologiques de Slobodkin (1966).



Les autres espèces guanophages de la grotte d'Adam sont moins nombreuses à cause du climat et de l'occupation des niches fondamentales par *Uroactinia* et *Trichouropoda*.

Le modèle de leur dynamique reste à être établi, étant donné qu'à présent on connaît insuffisamment l'aspect quantitatif de toutes les niches formant la biocénose du guano de « Peștera lui Adam » et dont la dynamique a un caractère cyclique.

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

Quoique la biocénose du guano de « Peștera lui Adam » présente une simplification maxima, un nombre suffisamment grand d'interactions écologiques s'y manifestent et concourent à la configuration du modèle de la modification de celle-ci dans le temps.

Selon la conception d'O d u m (1971) on peut considérer que l'organisation d'une biocénose est due principalement à l'action des facteurs limitatifs. En ce qui concerne la « Peștera lui Adam » ce sont la température et l'humidité élevées qui jouent le rôle fondamental; elles agissent comme des facteurs sélectifs. Leur action spécifique permet l'installation d'une immense colonie de chiroptères qui produit du guano en quantité étonnamment grande pour une grotte située dans une zone de climat tempéré.

Les différences de tolérance réduites des guanophages ont conduit à un compartimentage du niveau des consommateurs de premier ordre (des saprophages-guanophages) en quelques niches écologiques fondamentales. Celles-ci se succèdent dans le temps — dû à la dynamique des chauves-souris et implicitement à la qualité du guano — et dans l'espace — dû à l'hétérogénéité de l'installation des chiroptères sur le plafond de la grotte. Les niches, étant partiellement différentes, permettent la cohabitation de plusieurs espèces ayant le même régime trophique, sans produire des éliminations par concurrence.

En principe, on peut distinguer trois types de niches par rapport à la qualité du guano : 1. niches alimentées chaque année par beaucoup de guano pendant la période de séjour de la colonie dans la grotte ; 2. niches, où l'apport d'excréments est réduit, le guano étant plus dégradé ; 3. niches du bas de l'aven, où le guano est également plus dégradé et mélangé avec du sol et des débris organiques et où les valeurs de la température et de l'humidité sont plus réduites.

Dans les premières niches, approximativement 97% des individus appartiennent à *Uroactinia*. Dans les secondes, ou les premières, pendant la période où les chiroptères manquent, c'est toujours *Uroactinia* qui y prédomine numériquement; mais il existe d'autres individus qui s'y développent mieux, tels que *Trichouropoda* (dont l'abondance augmente, en moyenne de 2,41 % à 21,45%, par rapport à *Uroactinia* dont l'abondance baisse, en moyenne de 97% à 78%), les Oribatei ou *Cryptops hortensis*, *Hypoaspis mites* (acariens-Gamasida). Enfin, dans les niches situées au bas de l'aven, c'est toujours *Uroactinia* qui prédomine numériquement, mais tout comme dans le cas du deuxième type de niches, il y a d'autres espèces qui s'y développent mieux: *Nenteria banatica* (acariens-Uropodidae), *Schelorbitates latipes* et *Oppia* sp. (acariens-Oribatei), *Hypoaspis mites* (acariens-Gamasida), *Trachelipus trilobatus* (isopodes), etc. C'est toujours dans ces niches que se maintiennent de petites colonies de *Trichoniscus cf. inferus*, des chilopodes-Lithobiidae, etc.

Le modèle de la dynamique de la biocénose du guano de la « Peștera lui Adam », réduit aux déterminations principales, est simple, unidirectionnel (fig. 6). Le facteur fondamental, dont l'action est directe ou indirecte, est représenté par la qualité du guano. On y ajoute l'action probable des guanophages mieux représentés qui s'exerce sur ceux moins

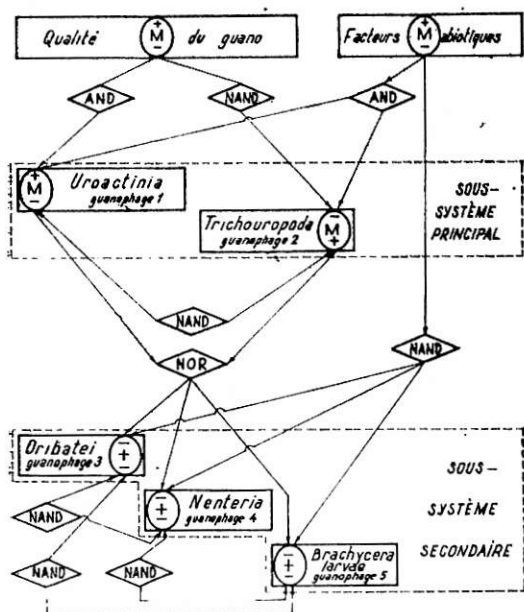


Fig. 6. — Modèle logique de la régulation numérique des populations des guanophages principaux de la biocénose du guano de la grotte d'Adam. Explications dans le texte.

représentés. Etant constants, les facteurs abiotiques n'influencent que très peu la dynamique de la biocénose; ils sont responsables de sa structure actuelle. Au niveau de chaque population, le mécanisme de la régulation se manifeste conformément au principe de l'action sommatoire et de certaines opérations logiques simples, utilisées en cybernétique. La situation d'une population a été désignée ainsi: par + (plus), les valeurs maximales (7, 8, 9, 10); par - (moins), les valeurs minimales (0, 1, 2, 3); par M les valeurs moyennes. Le même système de notation a été aussi utilisé pour la qualité du guano, la grandeur de la valeur étant évaluée

d'après le calendrier positif (en tant que valeurs moyennes on a considéré celles des mois intermédiaires, désignées par 4, 5, 5, 6).

La qualité du guano agit comme un commutateur pour le système des principaux guanophages (*Uroactinia* et *Trichouropoda*): les valeurs maximales ont un effet positif sur *Uroactinia* et négatif sur *Trichouropoda* et inversement dans le cas des valeurs minimales. Les valeurs moyennes déterminent le passage d'un niveau numérique à un autre niveau, pour les deux guanophages. En général, l'effet que la qualité du guano produit sur les deux populations est similaire aux opérations logiques simples, utilisées dans la technique du calcul: AND pour *Uroactinia* et NAND pour *Trichouropoda*. L'effet de commutation est dû aux différences de niche des deux populations.

Les autres populations importantes de guanophages (acaréens-*Oribatei*, *Nenteria banatica*, Brachycera-larves) forment un sous-système secondaire, inhibé par les facteurs abiotiques spécifiques. Cette inhibition se traduit par un niveau numérique réduit et les variations numériques à l'intérieur de ce niveau peuvent être dues à l'action du sous-système des guanophages principaux. Celui-ci règle les valeurs du sous-système secondaire, conformément au principe de l'opération logique NOR. Si l'une des deux populations de guanophages principaux présente des valeurs élevées, le développement numérique des autres populations est inhibé. Ce n'est que dans la mesure où les principaux guanophages présentent des valeurs minimales que le développement numérique des autres populations est permis. Il est possible que la régulation ait lieu aussi réciproquement entre les populations des deux sous-systèmes par concurrence, qui agit comme une opération logique NAND.



Le modèle logique présenté a un caractère préliminaire. Le sous-système principal est partiellement connu en ce qui concerne le compartimentage par niches; en échange ceci n'a pas été obtenu pour le sous-système secondaire — où la même diversification pourrait se manifester. D'autre part, le processus de la régulation par concurrence n'est pas encore exploré et la seule donnée que nous ayons sur son rôle concerne le sous-système principal, dans la situation des valeurs-seuil.

C'est l'image actuelle du modèle, mais il faut mentionner le fait que la biocénose peut être radicalement modifiée si les valeurs des facteurs abiotiques changent. Ceux-ci agissent généralement selon le principe du commutateur: le sous-système principal est stimulé (opération logique AND) et celui secondaire est inhibé (opération NAND). La stimulation du sous-système principal est due à la température et à l'humidité élevées. Les mêmes facteurs inhibent le développement des populations du sous-système secondaire, bien représentées dans les biocénoses du guano des grottes tempérées.

Bibliographie

- 1964 DECOU ANCA, V. (Decou, *Recherches sur la synusie du guano des grottes, d'Olténie et du Banat (Roumanie)*). Ann. Spéol., XIX, 4, 781-797.
- 1974 DECOU V. GH., AL. NEGREA, ST. NEGREA, *Une oasis biospéologique tropicale développée dans une région tempérée. « Peștera lui Adam » de Băile Herculane (Carpathes Méridionales, Roumanie)*. Trav. Inst. Spéol. Emil Racovitza, XIII, 81-103.
- 1976 DECOU V. GH., M. TUFESCU, *Sur l'organisation d'une biocénose extrême: la biocénose du guano de la grotte « Peștera lui Adam » de Băile Herculane (Carpathes Méridionales, Roumanie)*. Trav. Inst. Spéol. Emil Racovitza, XV, 113-132.
- 1977 DECOU V. GH., M. TUFESCU, GH. RĂCOVIȚĂ, *Particularités de l'écologie cavernicole terrestre des zones tempérées*. Trav. Mus. Hist. Nat. « G. Antipa », XIX.
- 1971 ODUM E.P., *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, 574 p.
- 1966 SLOBODKIN L. B., *Growth and regulation of animal populations*. New York, 174 p.

I.C.P.P.D.

Soseaua Panduri, 90-93, Bucarest

et

Institut de Spéologie « E. Racovitza »,
Bucarest

Reçu le 20 février 1977