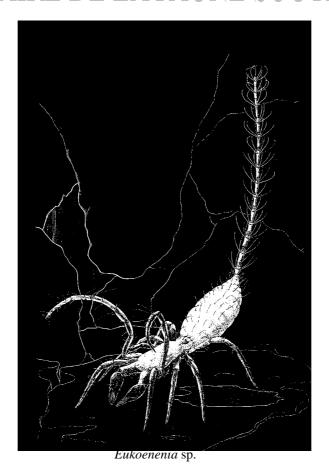


Réserve naturelle géologique du TM 71

INVENTAIRE DE LA FAUNE SOUTERRAINE



Compte-rendu des collectes effectuées au cours des mois de juin et de juillet 1997

Franck BREHIER Octobre 1999

En collaboration avec le laboratoire souterrain de Moulis - Ariège









Introduction

Nichée au cœur de la Haute vallée de l'Aude, la réserve naturelle du TM 71 recèle dans ses profondeurs un patrimoine géologique fabuleux. L'extrême diversité des cristaux et des concrétions - aragonites, coralloïdes bleues, disque sur fistuleuse et autres raretés, parfois uniques au monde - est à l'origine de la volonté de mise en protection du site. Depuis, d'autres richesses ont été révélées. Des traces et des ossements de l'ours des cavernes ont été répertoriés en différents endroits de la grotte du TM 71 ; des grottes et des abris préhistoriques situés sur la réserve, dont l'abri de Dourgne étudié en détail par J. GUILAINE, attestent d'une occupation humaine de la vallée au cours du Chalcolithique.

Si son but principal est la protection du patrimoine géologique, la réserve naturelle s'attache également à étudier le site à travers toutes les disciplines concernant le milieu souterrain. Un aspect, celui de la biologie souterraine, ou biospéologie, a été jusqu'à présent encore peu abordé.

Le milieu souterrain abrite une faune très spécialisée, présentant des adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales remarquables.

La mise en place de la faune souterraine est le plus souvent ancienne et n'a pu se faire qu'à partir d'espèces extérieures venues trouver refuge dans le milieu souterrain au cours d'épisodes peu favorables du fait de modifications géographiques ou climatologiques notables. Les glaciations, les phases pluviales et les variations du niveau de la mer pendant l'époque quaternaire sont ainsi parmi les principales raisons de cette colonisation.

L'étude de ces faunes "relictes" et de leur répartition actuelle est d'un grand intérêt. Elle permet d'expliquer et de dater leur installation dans le milieu souterrain ainsi que de retracer la phylogénèse et de reconstituer l'évolution des groupes auxquels ces espèces appartiennent.

Le milieu souterrain étant relativement confiné, les espèces se sont peu à peu différenciées dans chaque unité spatiale (région, massif, grotte) indépendamment de leurs voisines. En conséquence, la répartition géographique actuelle de nombreuses espèces se montre extraordinairement stricte. On ne les trouve parfois que sur un massif, voire une cavité ou une portion de cavité. Un endémisme aussi poussé induit une grande biodiversité du milieu souterrain.

Au niveau d'une réserve naturelle, l'apport des espèces souterraines sur la valeur patrimoniale du site est ainsi considérable.

C'est afin de mieux cerner la valeur patrimoniale du site que la réserve naturelle du TM 71 se doit de connaître les espèces qu'elle abrite. En outre, il est utile, pour une gestion efficace du site, de tenir compte d'éventuels aspects ou contraintes qui pourraient être induits par la protection de cette faune particulière.

Une première étude succincte a été effectué en juin 1992 par Charles GERS, alors au laboratoire souterrain du C.N.R.S., à Moulis. Préalable indispensable à de futures campagnes, ce travail ne permettait pas de rendre compte de la richesse de la faune cavernicole de la réserve. Une étude plus complète, considérant tous les habitats potentiels du site s'avérait nécessaire. C'est ainsi qu'au cours des mois de juin et de juillet 1997, un important travail de collecte de la faune souterraine sur l'ensemble du site a été entrepris. Ce rapport présente les résultats obtenus lors de ces prospections.

Il s'organise comme suit :

- Dans une première partie, une brève description du site permet de cadrer le domaine d'étude.
- L'ensemble des habitats souterrains potentiels de la réserve est ensuite abordé, en précisant les méthodes de collectes utilisées pour chacun d'eux.
- Le contexte étant défini, les différentes espèces qui caractérisent la faune souterraine de la réserve sont énumérées, en essayant d'apporter le maximum d'informations sur la biologie, la répartition et l'intérêt de chacune.



Les Speonomus - ici un $Speonomus\ chardoni$ - font partie de la faune la plus caractéristique du TM 71 (Photo F. Bréhier).

PRÉSENTATION DE LA RÉSERVE

Un bref historique

En 1971, le Groupe Spéléologique de Montpeyroux (Hérault) découvre une cavité dans les gorges de l'Aude, au lieu-dit du Teillet. Son nom est vite trouvé : TM 71 (T pour Teillet ; M pour Montpeyroux et 71 pour l'année de la découverte). Après un puits d'une quarantaine de mètres, les explorateurs prennent pied dans de vastes galeries. Au fil des années, galeries et salles richement concrétionnées s'ajoutent aux premières découvertes. Les explorations se poursuivent jusqu'en 1990 où le siphon terminal est franchi, livrant accès à 1,5 km de nouveau réseau.

Dès les premières visites, les découvreurs s'attachent à protéger le site et en 1981, devant le caractère exceptionnel de la cavité, une procédure de classement est lancée. Celle-ci sera longue mais finira par aboutir : le 17 août 1987, la cavité est classée réserve naturelle par décret ministériel. La gestion est confiée à une association composée de la mairie de Fontanès, des propriétaires, du Comité Départemental de Spéléologie de l'Aude et du Groupe Spéléologique de Montpeyroux.

Description du site

La réserve naturelle est située sur la commune de Fontanès-de-Sault. Elle est constituée des terrains englobant l'ensemble de la cavité du TM 71, d'une superficie totale avoisinant les 100 ha. Ils sont en rive gauche des gorges de l'Aude, sur un flanc calcaire (calcaire du Dévonien moyen et inférieur) exposé au sud. S'ils comprennent quelques pelouses calcaires, ces terrains sont principalement couverts de forêt. Des barres rocheuses et des éboulis couvrent une superficie non négligeable. Le cours de l'Aude est inclus dans la réserve sur une longueur de 2,5 km environ.

D'autres cavités de développement assez modeste s'ouvrent également sur la réserve. La plupart ont été recensées et sont désignées par un code composé d'un F, pour Fontanès-de-Sault, suivi d'un numéro. Seules les plus importantes se sont vues attribuer un nom (Voir tableau ci-dessous).

F1 Grotte de la Sépulcrale : entrée secondaire

F2	Grotte de la Sépulcrale : entrée principale		
F3	Grotte des Graines : 1 ^e entrée		
F4	Grotte des Graines : 2 ^e entrée		
F5	Grotte du TM 71 : entrée supérieure		
F6	Grotte du TM 71 : entrée inférieure		
F7	Grotte du Calvaire		
F8	Grotte des Bergers		
F9	Porche au dessus de la grotte des Bergers		
F10	Cavité au deux entrées		
F11	Cavité près de la route D29		
F12	Cavité près de la route D29		
F13	Cavité au bord de la route D118		
F14	Abri de Dourgne		
F15	Grotte à gauche de l'abri de Dourgne		
F16	Grotte de la Traversière		
F17	Grotte des Coumes		
F18	Grotte n°1 du ruisseau des Escaliers		
F19	Grotte n°2 du ruisseau des Escaliers		
F20	Grotte nouvelle, sans nom		

Listes des cavités répertoriées de la réserve naturelle du TM 71

Description des cavités

Il ne s'agit pas ici de faire une description complète de ces sites, nous renvoyons pour cela le lecteur vers les différentes publications spéléologiques, mais plutôt de considérer les éléments pouvant avoir une incidence sur le peuplement en cavernicoles.

La grotte du TM 71

La grotte du TM 71 a un développement de 7,5 km environ. Elle possède deux entrées :

- une entrée supérieure, notée F5. C'est une petite ouverture de 50 cm de diamètre environ, qui est masquée pour des raisons de protection par des pierres. Elle est suivie par une succession de petits puits totalisant 40 m de descente donnant accès aux galeries du TM 71.
- une entrée inférieure, notée F6. Elle se situe à proximité immédiate de la route et est donc pour cette raison fermée par trois portes. Elle donne directement accès aux parties sensibles du réseau (galerie des merveilles...).

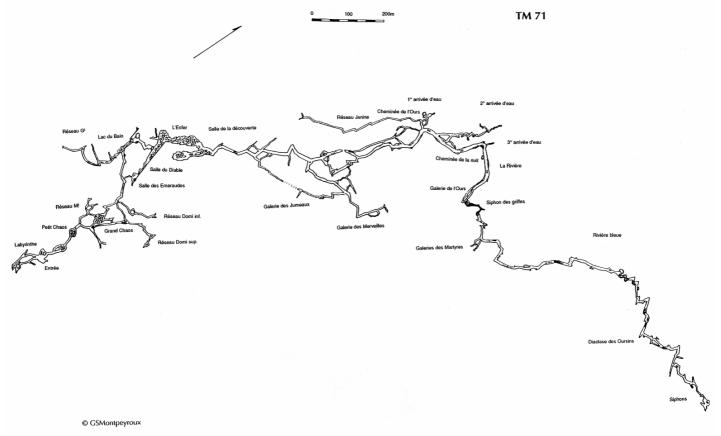
Ce système à deux entrées instaure un courant d'air s'inversant avec les saisons. Il n'est nettement perceptible qu'au niveau des entrées.

La cavité a un développement sub-horizontal. Le concrétionnement est intense et en de nombreux endroits, le sol est recouvert de calcite. La cavité est composée d'une partie active et d'une partie fossile.

La partie fossile est formée de galeries de dimensions relativement vastes. Les dépôts organiques (guano de chauve-souris, apports terrigènes depuis la surface, restes organiques

divers) sont peu abondants. Cette caractéristique est importante, les apports potentiels de nourriture conditionnant le développement de la faune cavernicole. Les ouvertures étant de petite taille et de surcroît fermées, leur influence est limitée. Le plafond semble épais. L'humidité est importante, et il y a plusieurs zones d'infiltration permanente.

La partie active est formée d'un ruisseau parcourant la galerie terminale sur 400 m environ.



Il est alimenté par trois arrivées d'eau, notée AE1, AE2, AE3. Seule AE3, l'arrivée d'eau la plus en aval, est pérenne. AE1 serait intermittente. Je n'ai pu observer ce phénomène, AE1 n'ayant coulé qu'une seule fois lors de ces deux mois d'étude. En revanche, AE2 s'est interrompue et a repris plusieurs fois, sans que l'on puisse conclure, par manque de régularité dans les observations, à un phénomène d'intermittence. L'origine de cette eau est mal connue. Le ruisseau est au moins en partie alimenté par des pertes situées notamment dans le ruisseau des Escaliers. L'aval se termine par un vaste siphon ; celui-ci a été plongé en 1990 et a livré l'accès à 1500 m de galeries supplémentaires, qui n'ont pu être prospectées faunistiquement. L'exutoire se situe au niveau de l'Aude, en limite de la réserve. Il se présente sous la forme d'écoulements diffus entre les blocs et d'une résurgence plus marquée, où a été posé le filet, mais qui ne représente qu'une petite partie du débit du ruisseau souterrain. La température de l'eau prise à différents endroits de la cavité est de 9,5°C.

Autres cavités

D'autres cavités ont été prospectées pour l'étude de la faune cavernicole, c'est pourquoi il semble nécessaire d'en faire un bref descriptif.

Grotte de la Sépulcrale : Grotte à deux entrées F1 et F2, se développant sur 300 m environ. Petite circulation d'eau temporaire au fond.

Grotte des Graines : Les deux entrées de cette cavité correspondent aux trous notés F3 et F4. Son développement est de l'ordre d'une trentaine de mètres. Son nom vient de la présence de graines carbonisées qui ont été jetées au fond du puits et dont l'origine reste énigmatique.

Grotte du Calvaire (F7) : Porche de quatre mètres de hauteur environ donnant sur une unique galerie remontante d'un vingtaine de mètres. La lumière du jour pénètre jusqu'au fond. C'est une cavité très sèche.

Grotte des Bergers (F8) : Vaste salle sèche où la lumière du jour pénètre jusqu'au fond.

Grotte de la Traversière (F16) : Petite cavité de 50 m environ traversant de part en part un éperon rocheux. Elle est parcourue par un courant d'air nettement perceptible. Les parois et le sol sont secs. La première partie de la cavité a servi de bergerie et le sol est recouvert de paille et de crottes de mouton.

Grotte des Coumes ou grotte des Escoumes (F17): Grotte s'ouvrant à flanc de falaise par un joli porche, constituée d'une unique galerie de 20 m environ. Le sol, recouvert de paille et de crottes de mouton, est sec.

Grotte des Escaliers (F18) : La grotte s'ouvre par un beau porche sur la rive droite du ruisseau temporaire des Escaliers. Une coulée stalagmitique individualise une première salle à la lumière du jour d'une autre salle constituée par une large galerie (10 m de large pour 1 à 2 m de haut) se prolongeant sur une trentaine de mètres. Plusieurs petits diverticules portent le développement à 50 m environ.

Grotte Nouvelle (F20) : Cette cavité a été trouvée au cours des prospections de sites de M.S.S. Elle n'a pas été nommée. C'est une petite grotte de quelques dizaines de mètres de développement, à morphologie complexe, remontante et sèche.

LES HABITATS SOUTERRAINS DE LA RÉSERVE

Un mot sur les habitats souterrains en général: Étymologiquement, la biospéologie est " l'étude des êtres vivants qui habitent les grottes ". Si la grotte a été effectivement le domaine d'étude des débuts de la discipline, le domaine d'application s'est bien vite élargi au fur et à mesure des découvertes et de la progression des connaissances.

Déjà en 1907, RACOVITZA considérait que les grottes ne représentent pas l'habitat unique pour de nombreux cavernicoles. Une autre vision du monde souterrain et de nouvelles techniques de prospection et de capture ont conduit à la découverte d'une faune souterraine en dehors du milieu karstique, dans des tunnels de lave ou encore dans le milieu souterrain superficiel.

La définition générale du milieu souterrain en tant que milieu de vie peut être donnée de la façon suivante (JUBERTHIE, 1994) : "Tout vide quel que soit sa taille (grotte, tunnel de lave, réseau de fissures et de drains, micro espaces des éboulis de versants de vallée, des remplissages de type interstitiel et des coulées volcaniques) peut être considéré comme un habitat potentiel pour les espèces souterraines terrestres, dulçaquicoles ou marines, à condition qu'il présente certaines caractéristiques environnementales (absence de lumière et de photopériode, amplitude thermique annuelle modérée, humidité relative proche de la saturation pour les biotopes terrestres) et qu'il renferme des ressources alimentaires, généralement associées à des chaînes trophiques courtes ".

La diversité du milieu de vie souterrain n'est bien perceptible qu'à un certain niveau d'échelle, celle d'un massif ou d'un bassin versant. Les différents habitats souterrains rencontrés, terrestres ou aquatiques, présentent des caractéristiques variées (paramètres physicochimiques, localisation, structure), à l'origine de la variété des biocénoses observées.

Pour une étude la plus exhaustive possible de la faune cavernicole de la réserve, il est nécessaire de considérer, à la lumière de la brève description du site dans le paragraphe précédent, l'ensemble des habitats potentiels de la réserve.

Une première distinction doit être faite entre les deux composantes principales du milieu souterrain, les habitats terrestres et aquatiques.

Les habitats terrestres

Ils se divisent en deux grandes catégories :

- le Milieu Souterrain Superficiel (M.S.S.)
- le Milieu Souterrain Profond

Le Milieu Souterrain Superficiel

Le Milieu Souterrain Superficiel est une découverte relativement récente (JUBERTHIE, 1980). Il forme un habitat très étendu, qui peut se développer hors du milieu karstique. Le M.S S. est le compartiment de l'écosystème souterrain qui est directement au contact de l'horizon inférieur du sol ; son toit peut être situé à quelques dizaines de centimètres de

profondeur, en fonction de l'épaisseur du sol sus-jacent, tandis que son épaisseur peut atteindre plusieurs mètres.

En règle générale, il est formé de micro-espaces intercommuniquants au sein d'éboulis de versants de vallées ou de pied de falaises. Le sol qui le recouvre tend à l'isoler des variations extérieures (température, humidité, lumière).

Il communique avec le milieu souterrain profond, y compris les grottes, par les fissures de la roche-mère. Il se distingue nettement du milieu endogé qui le surmonte (horizon B du sol) par sa texture, sa porosité plus grande et sa faune.

Le cas du M.S.S. de la réserve naturelle

En de nombreux points de la réserve, il existe des éboulis de pied de falaises. Certains d'entre eux, récents, ne sont pas stabilisés ni recouverts d'un sol les isolant des variations extérieures. D'autres, plus anciens, présentent des conditions *a priori* favorables à la présence d'un M.S.S.

Ceux-ci ont été prospectés en vue d'y déceler une éventuelle faune cavernicole : des pièges attractifs ont été placés en plusieurs points d'éboulis de ce type. Aucune faune caractéristique du M.S.S. n'y a été récoltée. L'absence de M.S.S. en ces endroits semble s'expliquer par un colmatage d'origine argileuse observé entre 60 et 80 cm sous la surface qui coupe toute relation avec le réseau fissural de la roche-mère (Voir figure n°1). Ce type de colmatage est assez fréquent en milieu calcaire ; l'argile provient de la dégradation chimique de la roche (argile de décalcification). Ces résultats négatifs ne nous autorisent pas à conclure de l'absence de M.S.S. sur la réserve : dans les zones colmatées, il prend souvent la forme d'une mosaïque d'habitats isolés. D'autres prospections et essais mériteraient donc d'être entrepris.

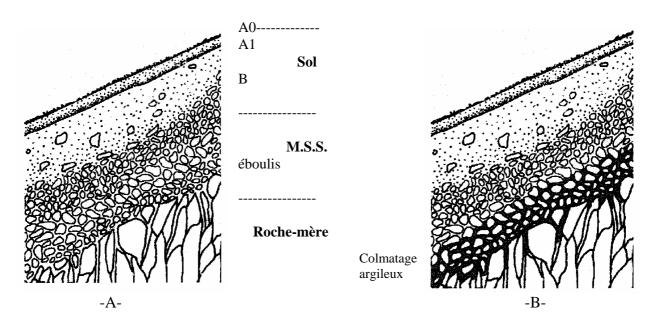


Fig. 1 - A = Représentation générale du M.S.S. et des horizons du sol. B = Dans le cas de la réserve, un colmatage argileux coupe toute relation entre l'ancien éboulis et la roche-mère.

Le Milieu souterrain Profond

Le Milieu Souterrain Profond est composé des grottes et des fissures de la zone d'infiltration du karst. On peut considérer que la partie accessible à l'homme d'un réseau souterrain est infime au regard de l'ensemble des vides d'un massif karstique. De plus, de part la constance accentuée de leur microclimat, les fentes constituent *a priori* l'habitat préférentiel des animaux troglobies : la plus grande partie de l'habitat de ces animaux reste donc inaccessible. Cependant, il serait inexact d'opposer les cavités pénétrables par l'homme et le réseau fissural : toutes les transitions existent entre la simple fente et les plus vastes salles. Si grottes et fentes constituent effectivement deux domaines dont l'environnement physique et les facteurs écologiques sont assez différents, ils font partie du même complexe souterrain karstique. Ainsi les collectes effectuées dans les grottes sont à même de donner une image de l'ensemble du peuplement du massif, dans la mesure où sont prise quelques précautions :

- utilisation de techniques de captures permettant l'attraction et la concentration de la faune cavernicole ;
- prospection de l'ensemble des habitats offerts par les cavités de la réserve.

Les grottes présentent des caractéristiques variées, à l'origine d'une grande diversité d'habitats directement observables : sols de la zone d'entrée, éboulis, dépôts de remplissage récents, fentes, nappes d'argile, débris végétaux ou animaux, guano de chauves-souris, parois stalagmitées, zones sèches, humides,...



Mise en place d'appâts dans les galeries du TM 71 (photo Ph. Moreno).

Sur la réserve du TM 71, nous avons prospecté en priorité la grotte du TM 71 qui présente une diversité de paysages souterrains remarquable. Les animaux ont été attirés à l'aide d'appâts constitués de simples croûtes de fromage posées en différents endroits de la cavité. Les collectes à vue ont permis de capturer également de nombreuses espèces, notamment les espèces vivant sur les parois. Les ressources alimentaires naturelles ne doivent pas être négligées, elles recèlent souvent une faune très riche. Enfin de nombreuses petites espèces dont la cuticule ne se mouille pas se font piéger à la surface des flaques d'eau et des gours où il est alors aisé de les récolter.

Les habitiats aquatiques

Même s'ils ne représentent pas deux unités fonctionnelles distinctes, nous allons distinguer sur la réserve deux domaines aquatiques différents : le domaine karstique et le sous-écoulement de l'Aude.

Le sous écoulement des cours d'eau

Les sédiments (galets, graviers, sables, minéraux argileux...) qui remplissent le lit des cours d'eau représentent un habitat potentiel pour de très nombreuses espèces aquatiques souterraines. D'épaisseur variable (de quelques centimètres à une centaine de mètres), cette zone alluvionnaire située sous le lit des cours d'eau constitue un biotope "souterrain" particulier, le biotope hyporhéique (ORGHIDAN, 1955).

Composé d'un mélange de sédiments de natures diverses, ce milieu présente une très forte hétérogénéité spatiale; les caractéristiques physico-chimiques variables (granulométrie, perméabilité, porosité, teneur en oxygène dissous etc...) définissent ainsi une mosaïque complexe de "micro-habitats" et de peuplements associés.

Ce milieu renferme des communautés souterraines originales dont la structure et la répartition spatio-temporelle sont variables et particulièrement sensibles aux perturbations naturelles ou anthropiques.

Le cas du sous-écoulement de l'Aude sur la réserve

Lors de prospections le long de la rivière, il a été constaté que le lit du cours d'eau était couvert sur toute sa longueur d'une épaisse couche de limon. Ce limon résulte d'une chasse du barrage du Laurenti, situé en amont, réalisé par EDF les 12, 13 et 14 Mai 1997. Il forme un véritable colmatage en surface qui prive le milieu interstitiel d'oxygène. Les micro-espaces où vivent les espèces souterraines sont comblés. En dépit de ces conditions défavorables, plusieurs essais de pompages à l'aide d'une pompe BOU-ROUCH (Voir encadré ci-dessous) ont été tentés : la raréfaction des espèces est extrême. Ceci montre les conséquences désastreuses de ce type de lâchers sur les rivières.

Le sondage BOU-ROUCH

le sondage BOU-ROUCH est une technique de prélèvement de la faune interstitielle par pompage. Elle consiste à enfoncer un tube crépiné à sa base dans le lit du cours d'eau, puis à y visser une pompe afin d'aspirer l'eau interstitielle (BOU, 1967; HUSMANN, 1974). L'avantage de cette technique, outre sa facilité de mise en œuvre, est de permettre une concentration de la faune : la filtration de 10 litres d'eau est suffisante pour collecter une faune représentative du peuplement du site.

Le domaine karstique

On a coutume de considérer au sein d'un système karstique trois zones superposées, où les eaux circulent de façon différentes :

- la zone supérieure du karst, ou *zone de percolation temporaire*, généralement sèche ou à écoulement rapide, où prédomine l'écoulement vertical des eaux ;
- la zone moyenne, ou *zone de circulation permanente*, où prédomine l'écoulement latéral des eaux. C'est le domaine des parties actives des cavités, des rivières souterraines ;
- la zone inférieure, constamment noyée, ou *zone d'imbibition générale*, sans écoulements ou à écoulements très faibles. Elle peut former de grands réservoirs.

Sur la réserve, seules les grottes de la Sépulcrale et du TM 71 possèdent des habitats aquatiques.

Les espèces vivant dans la zone de percolation temporaire ont été collectées en filtrant les gours et les flaques d'eau de ces cavités : l'écoulement vertical de l'eau dans ce compartiment entraîne avec lui des animaux qui vont transiter par les gours. Un petit filet a été également placé directement sous une infiltration permanente dans la galerie en amont de la première arrivée d'eau du TM 71.

La zone de circulation permanente est représentée par la rivière du TM 71. Des filets ont été posés en différents endroits de la rivière : au niveau de la troisième arrivée d'eau, qui est restée pérenne tout au long de l'étude ; à mi-parcours entre la troisième arrivée d'eau et le siphon terminal ; au niveau du siphon terminal ; à la résurgence principale. Des essais de pompage BOU-ROUCH dans le lit du ruisseau souterrain ont été entrepris.

Pour la zone noyée du karst, des balances appâtées ont été posées légèrement en amont des arrivées d'eau, où des nappes d'eau offrent des regards sur ce compartiment. Lors d'étiages très marqués, une partie des eaux contenues dans les réservoirs de la zone noyée peuvent se vider et entraîner des animaux, qu'il est alors possible de collecter à l'aide de filet placés aux exsurgences. Notons que pour le cas de la réserve, le dépôt de limon dans le lit de l'Aude a rendu très difficile le filtrage de la résurgence alors que les niveaux d'eau étaient très bas.



Pose de filet à la résurgence principale (photo Ph. Moreno).

LA FAUNE SOUTERRAINE DE LA RÉSERVE

Dans ce chapitre sont présentés les résultats des collectes et des déterminations. Les espèces peuplant la réserve sont classées selon les groupes systématiques auxquels elles appartiennent. Quelques éléments caractéristiques de chacun de ces groupes sont fournis, en espérant qu'ils puissent permettre aux visiteurs curieux de reconnaître au moins les formes les plus caractéristiques d'entre eux.

Par commodité, les faunes terrestres et aquatiques sont traitées séparément.

Mais auparavant, il nous a semblé nécessaire de définir quelques notions concernant les différentes catégories d'animaux cavernicoles dont nous allons parler et d'énoncer succinctement les principes de la classification du règne animal.

Les différentes catégories écologiques de la faune souterraine

Il est aisé de remarquer que le peuplement du milieu souterrain n'est pas composé uniquement d'espèces strictement adaptées à cet habitat, mais qu'on y trouve également des formes qui ne présentent pas ou ne semble pas présenter d'affinités particulières pour ce milieu. On distingue ainsi différentes catégories d'organismes classés en fonction de leur dépendance vis-à-vis de leur biotope.

Le terme **trogloxène** désigne les espèces "étrangères au milieu souterrain". La communauté trogloxène comprend des espèces arrivées accidentellement (poissons entraînés par les eaux, insectes du sol tombés dans un gouffre,...) ou ayant pénétrer sous terre de façon active à la recherche d'un refuge temporaire. Ils sont dans un état de vie ralentie : diapause, hibernation, estivation,.. Ils n'effectuent pas la totalité de leur cycle biologique dans le milieu souterrain.

Les espèces **troglophiles**, littéralement "qui aiment le milieu souterrain", effectuent - ou peuvent effectuer - la totalité de leur cycle biologique sous terre. Elles trouvent dans le milieu souterrain des conditions favorables à leur développement mais peuvent également vivre à l'extérieur, habituellement dans des milieux présentant des similitudes avec le milieu hypogé : milieu endogé,..

Le terme de **troglobie** désigne les "cavernicoles vrais". Le nom associé est **troglobionte**. Ils sont strictement inféodés au milieu souterrain et ne sauraient vivre dans le milieu épigé. Ce qui revient à dire qu'ils sont absents des autres milieux et que des espèces considérées comme troglobies, si elles sont récoltées dans le sol, par exemple, doivent être alors qualifiées de troglophiles.

Tous ces termes concernent les espèces terrestres. Pour le domaine aquatique, ont utilise le préfixe "sty", du Styx, le fleuve des Enfers de la mythologie grecque. On parle alors de **stygobiontes** et d'espèces **stygobies**.

Certains auteurs, s'estimant limités par ces catégories, feront la distinction entre trogloxènes accidentels et trogloxènes réguliers, entre sub-troglophiles et troglophiles vrais,..

Les plus captivants de tous ces animaux sont les troglobiontes et les stygobiontes ; ce sont eux qui présentent les adaptations liées à leur milieu de vie les plus remarquables. Ces adaptations sont de trois ordres ; comportementales, physiologiques et morphologiques. De ces différents critères, nous dirons deux mots des adaptations morphologiques, directement observables dans le milieu naturel.

Malgré la très grande hétérogénéité de l'origine de la faune cavernicole, les espèces stygobie ou troglobies partagent certaines caractéristiques en concordance avec leur biotope commun.

L'une de ces caractéristiques est la dépigmentation tégumentaire qui affectent plus ou moins les espèces selon l'ancienneté de la présence de leur lignée dans le milieu souterrain.

Ces espèces présentent également une absence d'organes oculaires fonctionnels, absence qui est le fruit d'une régression puisque souvent ces animaux montrent encore - au moins durant les premiers stades de leur développement - des résidus de tissus oculaires.

Cette perte de la vue est souvent compensée par le développement des autres fonctions sensorielles, notamment la sensibilité tactile.

Dépigmentation et **anophtalmie** suffisent à reconnaître une espèce troglobie. Certains auteurs ont cru pouvoir dégager les traits communs d'un "**faciès de cavernicole**". qui se traduirait par un corps plus gracile et un allongement des pattes et des antennes par rapport aux formes épigées les plus proches. Cette caractéristique morphologique générale souffre de nombreuses exceptions mais est souvent bien commode pour désigner les espèces troglobies.



Les espèces stygobies présentent une dépigmentation et une absence d'yeux caractéristiques. Ici, *un Niphargus kochianus* du TM 71.

La classification des espèces animales

Les formes animales peuplant la planète sont d'une infinie variété et pour pouvoir s'y retrouver, le règne animal a été hiérarchisé en catégories dont chaque niveau regroupe une ou plusieurs catégories de niveau inférieur.

Ces niveaux sont : Embranchement ; Classe ; Ordre ; famille ; genre ; espèce, auxquelles peuvent s'ajouter, généralement au cours de révisions de groupes systématiques, d'autres subdivisions : sous-Classe ; super-Ordre ; sous-genre,...

L'espèce est la seule réalité biologique et regroupe l'ensemble des individus ayant des caractères semblables et pouvant se reproduire entre eux. Les autres catégories ont été crées selon une hiérarchisation de caractères distinctifs, morphologiques ou autres.

Le nom scientifique d'un animal est composé de deux mots latinisés : le premier, qui commence par une majuscule, est son nom de genre ; le second, qui commence par une minuscule, son nom d'espèce. Ce binôme désigne toujours une seule espèce.

La détermination au niveau spécifique d'un animal est une entreprise ardue, qui demande du temps et de la prudence. On ne peut connaître l'ensemble des espèces d'un lieu et il est nécessaire de faire appel à des spécialistes ayant des années de pratique sur un groupe systématique. Il est parfois difficile voire impossible de venir à bout de certaines espèces. En effet, les spécialistes dont les années d'expérience leur ont appris une grande prudence préfèrent renoncer à nommer un échantillon s'il ne disposent pas d'éléments suffisants. Il est parfois nécessaire d'avoir des mâles pour la détermination, ou il peut être impossible de déterminer une espèce à partir de juvéniles. Le cas du Palpigrade trouvé sur la réserve illustre bien ce problème : au cours de nombreuses visites, dont certaines entreprises uniquement dans le but de collecter un Palpigrade, un seul individu a été trouvé. Celui-ci étant un individu à un stade larvaire, il n'a pas été possible de décrire ce qui est en toute hypothèse une espèce nouvelle, qui plus est présentant des adaptations au milieu souterrain remarquables.

Un autre problème se pose, c'est le manque de spécialistes. La systématique est une branche de la biologie qui tombe aujourd'hui en désuétude. État de fait d'autant plus regrettable que la biodiversité est actuellement au cœur de nombreux programmes de recherche. Certains de nos échantillons, faute de spécialistes, n'ont pas pu être déterminés.

FAUNE TERRESTRE

GASTEROPODES

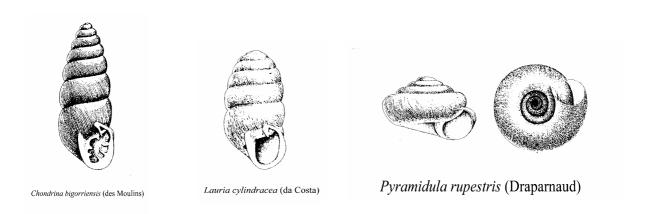
Huit espèces de gastéropodes terrestres (les "escargots") ont été récoltés dans le milieu souterrain de la réserve. Ils ont été confiés à Alain BERTRAND qui en a assuré la détermination.

Ces huit espèces sont :

Pyramidula rupestris (Draparnaud, 1801); Cochlonstoma nouletti (Dupuy, 1850); Chondrina avenacea (Bruguière 1792); Chondrina bigorriensis (Des Moulins 1835); Lauria cylindracea (da Costa 1778); Clausilia sp; Abida attenuata; Vitrea contracta.

Cochlonstoma nouletti (Dupuy, 1850) a été récolté dans la grotte du TM71, et Vitrea contracta dans la grotte du Calvaire. Tous les autres proviennent de la grotte Nouvelle. La plupart ne sont pas des espèces cavernicoles et se trouvent habituellement dans d'autres milieux comme les fentes étroites des rochers (*Pyramidula rupestris*, *Chondrina avenacea*), les éboulis ou encore des habitats humides. Pour une grande part, les animaux ont été collectés dans les petites cavités superficielles et sèches de la réserve : la grotte Nouvelle, la grotte du Calvaire et la grotte des Escaliers.

Ce sont des espèces à large aire de répartition : *Pyramidula rupestris* est commun dans toute l'Europe de l'ouest. *Chondrina bigorriensis* est commun dans les Pyrénées française, mais vit habituellement plus à l'ouest ; *Cochlostoma nouletti*, relativement rare, est limité au Pyrénées centrales. Seule *Abida attenuata* est endémique de l'Aude.



ARACHNIDES

ACARIENS

Les Acariens sont de petits Arachnides caractérisés par la présence autour de la bouche d'un groin semi-mobile, le *gnathosoma*, formé des chélicères et des pédipalpes. Le reste du corps, l'*idiosoma*, est massif et a quasiment perdu toute trace de segmentation. De nombreuses

espèces vivent dans le milieu souterrain, mais bien peu sont de véritables troglobiontes ; elles sont plutôt liées à une source alimentaire particulière. Les formes liées au guano des chauves-souris sont particulièrement fréquentes et abondantes en individus.

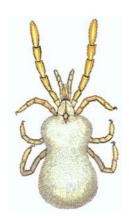
Le groupe des Acariens est très vaste et la systématique encore discutée. Marc JUDSON et Yves COINEAU, du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, ont bien voulu observer les échantillons récoltés sur la réserve. Cependant, ces échantillons n'appartenant pas aux groupes auxquels ils sont spécialisés, ils n'ont pu en effectuer la détermination.

Un Ixode, Acarien parasite des chauves-souris, a été récolté sur une paroi du TM 71. Il semblerait qu'il s'agisse de l'espèce Ixodes (Eschatocephalus) vespertilionis Koch, 1844. Cette Tique présente des adaptations à la vie dans les grottes : allongement des pattes, développement à des températures modérées... **Tous** les stases du développement (larves, nymphes, femelles, plus exceptionnellement les mâles) sucent le sang des Chauves-souris pendant plusieurs jours. Quand ils ne se nourrissent pas, ils restent sur les parois des grottes. Ils peuvent transmettre le virus de l'encéphalite de la Tique aux Chauves-souris (Dusbàbek, 1998).



Ixodes vespertilionis : mâle vue dorsale et ventrale (d'après A. Dautel).

Des Trombiculidae ont été récoltés en grande nombre à la surface des gours de la grotte de la Sépulcrale et du lac du TM71. Ce sont probablement également des parasites de Chauves-souris. Ces Acariens sont recouverts

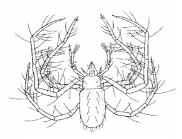


d'un velours de poils courts et sont tout blanc. Seuls les larves sont parasites ; on les appelle communément les aoûtats. Nous avons trouvé aussi bien des larves que des adultes et leur présence en grand nombre et sous forme libre à la surface de l'eau reste étonnante.

Trombidiidae

Deux Cryptosoma ont été récoltés dans la grotte de la sépulcrale. Ce ne sont pas des troglobiontes, et ils arborent d'ailleurs une belle teinte orange vif. Leur particularité, comme leur nom l'indique, est d'avoir les pièces buccales cachées à l'intérieur de l'*idiosoma*.

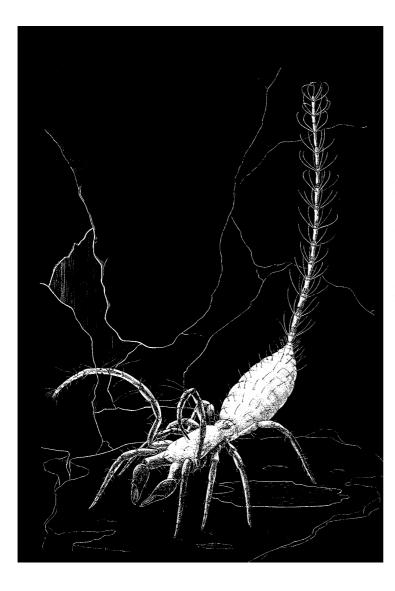
Plusieurs espèces de Gamasides ont pu être récoltées partout où les débris organiques étaient abondants. Certaines d'entre-elles sont des guanobies, c'est-à-dire qu'elles se nourrissent exclusivement du guano des chauves-souris.



Rhagidia longipes (d'après Iavorsky).

Une espèce semble être un troglobionte véritable : il s'agit d'un Rhagidiidae récolté dans la grotte du TM 71. Les Rhagidiidae comptent de nombreuses formes troglobies à travers le monde. L'espèce récoltée sur la réserve est dépigmentée, anophtalme et présente un allongement prononcé des pattes. Elle appartient au genre *Rhagidia* et il se pourrait que ce soit l'espèce *Rhagidia longipes* Trägardh, 1912, commune dans toute l'Europe.

PALPIGRADES



Les Palpigrades sont des petits Arachnides de 1 à 2 mm dont le corps est prolongé d'un flagelle. En France, ils sont ou endogés (vivant dans le sol), ou plus fréquemment cavernicoles. Ils vivent sous des pierres ou sous des plaques d'argile mais sont parfois vus déambulant sur le sol ou les parois. Ce sont vraisemblablement des carnassiers. Ils peuvent être considérés comme des reliques de périodes chaudes. Ils répartissent en deux familles, les Prokoeneniidae (2 genres, espèces), et les Eukoeneniidae (4 genres, 71 espèces).

Un Palpigrade, *Eukoenenia spelea*, d'une grotte de Haute-Savoie. Dessin de Lavoyer-Kaufmann

Un Palpigrade a été récolté à la surface de l'eau dans le TM 71, dans le réseau G². On les capture fréquemment ainsi, la surface de l'eau constituant un piège efficace pour de telles espèces dont la cuticule ne se mouille pas. Bruno CONDE, spécialiste des Palpigrades, a bien voulu examiner notre échantillon. C'est une femelle au stade B (2e stade larvaire). Un adulte serait nécessaire pour pouvoir déterminer l'espèce, on peut cependant affirmer qu'elle appartient au genre *Eukoenenia*, genre principal de la famille des Eukoeneniidae. Cet individu est remarquable par le nombre de récepteurs sensoriels latéraux du prosome. Ceux-ci augmentent au cours du développement et les adultes endogés ne possèdent qu'1 à 3 paires de récepteurs alors que les cavernicoles en ont de 8 à 13. Notre individu, qui n'en est qu'au stade larvaire, en possède déjà 14, ce qui est un signe d'évolution exceptionnelle au milieu cavernicole. Malgré des recherches intensives au cours de ces deux mois, il n'a pas été possible de récolter un adulte. Il serait intéressant de reprendre des prospections sur le TM 71 afin d'en savoir plus sur ce qui semble être une espèce nouvelle tout à fait particulière. L'époque la plus favorable à la capture d'un adulte serait en hiver.

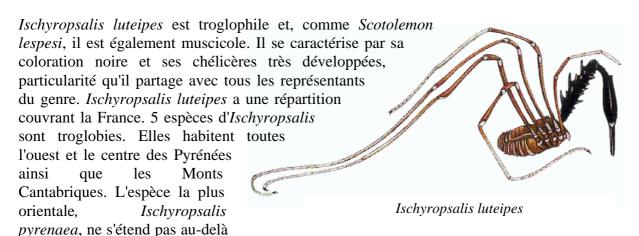
OPILIONS

de l'Ariège.

Les Opilions constituent un Ordre d'Arachnides caractérisé par un corps massif résultant de l'union du Prosome et de l'Opistosome, et par des pattes souvent très longues et grêles. Ce sont des prédateurs. On les appelle communément les faucheux. Il existe très peu d'Opilions véritablement troglobies.

Sur la réserve, deux espèces ont été récoltées. Il s'agit d'Ischyropsalis luteipes et de Scotolemon lespesi Lucas, 1869.

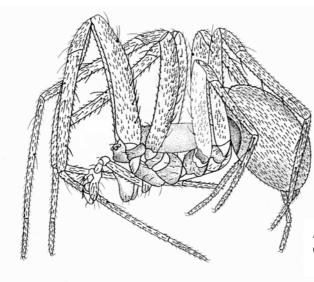
Scotolemon lespesi a été récolté pour la première fois à Niaux. Il a été repris depuis dans toutes les Pyrénées. C'est un troglophile, qui vit également à l'extérieur dans les mousses ; sa coloration, qui tire habituellement vers le jaune, est alors plus sombre. Il fait partie de la famille hétérogène des Phalangodidae. Au sein du genre Scotolemon, il n'existe qu'une seule espèce troglobie : Scotolemon lucasi, qui est endémique des Pyrénées et se caractérise par ses yeux réduits et son corps dépigmenté.



- 18 -

ARANEIDES

Peu d'Araignées sont de véritables troglobies. Sur la réserve, nous avons récolté différentes espèces, que Christine ROLLARD, du Muséum national d'Histoire naturelle, a bien voulu déterminer.



L'espèce la plus caractéristique est *Meta bourneti* Simon, qui est troglophile. Elle tisse des toiles contre les parois des entrées des grottes et a été retrouvée dans la réserve à la grotte des Graines, la grotte Traversière, la grotte de la Sépulcrale et la grotte Nouvelle. Elle est commune dans le sud de la France et dans l'ouest méditerranéen. Dans l'Aude, elle avait déjà été mentionnée à la grotte d'Espesel.

Meta bourneti. Dessin de Georgescu.

Plusieurs *Leptoneta* ont été récoltées à la grotte des Escaliers, la grotte Traversière et au TM 71 aux entrées F5 et F6. Tous les individus sont immatures et ne permettent pas une détermination spécifique.

La plupart des Leptonetidae sont cavernicoles. Ce sont des araignées de petite taille (1 à 3 mm) dont les téguments sont presque toujours incolores. Elles ne possèdent que 6 yeux au lieu de 8 chez la plupart des autre araignées et leurs pattes sont longues et fines. Elles confectionnent de grandes toiles irrégulières faites de fils fins tissés très lâches.

Nesticus cellulanus (Clerck) est un troglophile assez peu fréquent mais pouvant être présent en grand nombre dans un même endroit. Nous en avons récolté 4 à la grotte des Graines, 1 à la grotte Nouvelle et 7 dans le TM 71. Cette espèce est largement répandue dans une grande partie de l'Europe, presque toute la France excepté dans le sud-est où elle est remplacée par une espèce voisine exclusivement cavernicole, Nesticus eremita. Les deux espèces semblent cohabiter en Ardèche et dans le Gard.

Leptyphantes mengei Kulczynski est une espèce commune partout et peuplant une grande variété de milieu : mousses, litières, sous-sol,.. Elle a été retrouvée dans le sol et les éboulis de la réserve. D'autres Leptyphantes ont été récoltés dans les puits du TM 71 et dans la grotte Traversière. Tous les individus sont des immatures et il n'est pas possible d'en préciser l'espèce, bien qu'il s'agisse vraisemblablement également de Leptyphantes mengei.

Dans la grotte Nouvelle, nous avons récolté un individu mâle de *Theridium mystaceum* L. Koch. Cette espèce vit sur les buissons, les troncs d'arbres,.. Elle n'avait jamais été signalée dans une cavité!

CRUSTACES

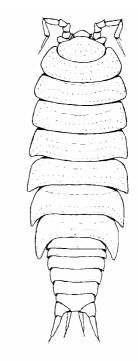
ISOPODES ONISCOÏDES

Les Crustacés, animaux typiquement aquatiques, sont représentés dans le milieu terrestre par les Isopodes Oniscoïdes (sous-Ordre Oniscoidea). Ce sont ce qu'on appelle communément les Cloportes. Ces Crustacés se sont adaptés à un grand nombre de milieux terrestres en développant des mécanismes de contrôle de déshydratation extrêmement complexes. Ils sont néanmoins généralement cantonnés aux milieux à fort degré d'hygrométrie et sont par conséquent des hôtes habituels du monde souterrain.

Deux espèces identifiées par Hervé DALENS ont été trouvées dans la réserve :



-Trichoniscoides modestus modestus (Racovitza) : C'est une petite espèce à carapace translucide, légèrement jaunâtre, dépourvue d'yeux visibles. Elle a été trouvée un peu partout dans la grotte de la Sépulcrale ainsi que dans les galeries proches des entrées de la grotte du TM 71. Ces animaux affectionnent les débris ligneux : quelques



Trichoniscus modestus modestus

planches de bois abandonnées dans la salle du fond de la grotte de la Sépulcrale en contenaient en grand nombre.

La réserve s'inscrit parfaitement dans leur aire de répartition puisqu'ils peuplent les grottes de l'Ariège et de l'Aude. L'espèce avait déjà été récoltée dans la grotte de Sabarac, sur la commune d'Axat.

-Oniscus asellus : Cette espèce trogloxène a été trouvée à la grotte du Calvaire et à la grotte Nouvelle. Sa présence ici n'est pas surprenante, la réserve s'inscrivant dans son aire de répartition habituelle.

-Trichoniscoidae: Un Trichoniscoïdae indéterminé a été collecté à la grotte Traversière.

MYRIAPODES

SYMPHYLES

Ce sont de petits Myriapodes primitifs, au corps grêle, pourvus de longues antennes, de douze paires de pattes chez les adultes et d'une paire de filières à l'extrémité du corps. Ils sont dépigmentés et aveugles, mais plutôt caractéristiques de la faune du sol : mousses, feuilles mortes, dessous des pierres,.. Sur la réserve, ils ont été récoltés dans le sol. Un exemplaire a été collecté dans le puits de la grotte du TM 71, mais il s'agit certainement d'une espèce endogée tombée depuis l'entrée.

La détermination n'a pas pu être effectuée, faute de spécialistes.

DIPLOPODES

Parmi les Myriapodes (animaux possédant une "myriade" de pattes), on distingue aisément les Diplopodes par le fait qu'ils portent deux paires de pattes par segment. Ces animaux, détritivores, sont le plus souvent inféodés aux milieux humides et obscurs et sont par conséquent prédisposés à coloniser le milieu souterrain. Comme de nombreuses espèces peuvent se retrouver dans le milieu souterrain profond, il est parfois difficile de savoir si une espèce cavernicole est troglobie, troglophile ou trogloxène. Pour pouvoir trancher, il est également nécessaire de prospecter activement les différents compartiments du sol.

Tous les Diplopodes récoltés sur la réserve sont des juvéniles, sur lesquels il n'est pas possible de faire une détermination complète. Jean-Paul MAURIES, du Muséum national d'Histoire Naturelle a bien voulu les examiner.

> Une espèce domine, c'est un Polydesmus (Polydesmus sp.) trouvé à proximité de l'entrée F6 du TM 71 et dans le sol. Les Polydesmus sont des hôtes réguliers d'un très grand nombre de cavités.

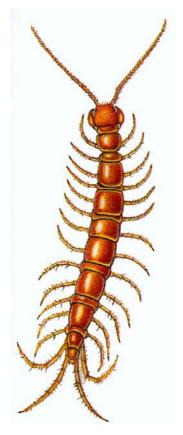
> Un unique exemplaire de Craspedosomide a été récolté à proximité de l'entrée inférieure du TM 71. Il s'agit d'un Hypnosoma sp. Ribaut, 1952. Hypnosoma est un genre endémique des Pyrénées comprenant trois espèces, Hypnosoma pallidum Ribaut, 1952, (Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne et Ariège) Hypnosoma exornatum Ribaut, 1952 (Hautes-Pyrénées) et Hypnosoma juberthieorum Mauries, 1968 (Ariège, Aude). Ce dernier est connu de la forêt de Picaussel, à Belvis, d'où il a été décrit, et d'Ax-les-Thermes. On peut donc mettre une option pour notre échantillon sur cette espèce, ce qui étendrait sa répartition vers l'Est. A moins qu'il ne s'agisse d'une espèce nouvelle! Seul la capture d'adultes mâles permettrait de trancher.

Lors de son étude en Juin 1992, Charles GERS a récolté dans le TM 71 un Blaniulus lorifer. C'est une espèce troglobie fréquente dans les cavités des Pyrénées. Les individus de la réserve appartiendraient à une sous-espèce propre à l'Aude. J'ai pour ma part été surpris de ne pas en observer durant les deux mois de cette étude.



CHILOPODES

Les Chilopodes sont des Myriapodes au corps aplati dorso-ventralement portant une seule paire de pattes par segment. Le premier segment du corps possède une paire de fortes pattes-mâchoires, les forcipules, qui renferment une glande à venin. Ce sont d'actifs prédateurs. Ils ont été trouvés en grand nombre dans les grottes du TM71



Lithobius sp.

Une espèce domine largement dans nos collectes et a été récolté dans la grotte du TM 71 (6 mâles, 4 femelles récoltés, et de très nombreux autres individus observés), la grotte Traversière (un mâle et une femelle récoltés, de nombreux individus observés), la grotte des Graines (un juvénile) et la grotte des Escaliers (un juvénile). Les individus ont pu être facilement attribués au genre *Lithobius*. La détermination au niveau de l'espèce est plus problématique: en première approximation, on pourrait les rattacher à l'espèce *Lithobius typhlus* Latzel, 1886. Seulement, cette espèce compte entre 58 et 60 articles antennaires alors que nos individus en possèdent de 49 à 51.

Si l'on considère ce caractère, il pourrait alors s'agir de *Lithobius cavernicola* Fanzago, 1877 dont le nombre d'articles antennaires correspond à celui de nos échantillons. Mais *Lithobius cavernicola* n'a pas de prolongements sur les tergites 9, 11, 13, contrairement aux *Lithobius* de la réserve. D'autre part, nos échantillons ont un organe de Tömösvàry (organe sensoriel propre aux Myriapodes, situé à une courte distance derrière la base des antennes et dont la fonction reste inconnue) et se rapproche sur ce point de *Lithobius allotyphlus* Silvestri, 1908. Ni *Lithobius typhlus*, ni *Lithobius*

cavenicola n'en possèdent.

Jean-Jacques GEOFFROY, qui a examiné ces échantillons, met une option sur *Lithobius cavernicola* Fanzago, 1877, en

s'appuyant également sur la répartition de ces différentes espèces, *Lithobius cavernicola* étant en effet déjà connu de grottes de l'Aude et de l'Ariège (grotte de la Brûlerie, grotte d'Aulus, grotte d'Aubert).

Tout ceci pour bien montrer que la systématique n'est pas une discipline aussi figée qu'on l'imagine habituellement !

Lors de nos recherches dans les éboulis, nous avons récolté d'autres espèces, caractéristiques de la faune du sol : des Géophiles (*Haplophilus subterraneus* (Leach, 1817), des Lithobius (*Lithobius tricuspis* Meinert, 1872 et des Scolopendromorphes (*Cryptops* sp.). ces espèces font partie de la faune classique du sol et ont une très large répartition.

INSECTES

COLLEMBOLES

Les Collemboles constituent un groupe d'Insectes anciens qui se caractérise par l'absence fondamentale d'ailes. Ils sont également pourvus d'un organe original, la furca, qui leur permet d'effectuer des sauts considérables. Cela les rend, malgré leur petite taille (le plus souvent comprise entre 1 et 2 mm), facilement reconnaissables par le non-spécialiste. Ce groupe, très vaste, a colonisé tous les biotopes terrestres mais se rencontre préférentiellement dans les milieux humides. Les Collemboles sont bien représentés dans le milieu souterrain et sont même les Arthropodes les plus répandus, par espèces et par individus, dans les grottes. Notons cependant que leur valence écologique permet à des espèces non spécialisées de se maintenir sans peine dans le milieu souterrain. De plus, au fur et à mesure des prospections dans le sol, de nombreuses espèces voient leur statut passer de troglobie à troglophile. Il n'en demeure pas moins que quelques espèces troglobies présentent des adaptations tout à fait remarquables au milieu souterrain.

9 espèces ont été récoltées sur la réserve, auxquelles il faut ajouter une espèce collectée par Charles GERS lors de son étude en 1992. Louis DEHARVENG, du Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie des Invertébrés, à l'Université Paul Sabatier, de Toulouse, a bien voulu les déterminer.

Ces différentes espèces sont, classées par famille :

Hypogastruridae: - Mesogastrura ojcoviensis (Stach, 1918)

C'est une espèce oculée (quatre cornéules) et dépigmentée. Elle a été récoltée à la grotte Traversière.

Onychiuridae: - Onychiurus gr. minutus

Récoltée dans la grotte de la Sépulcrale, la grotte Traversière et la grotte du TM 71. Sous le nom *minutus*, Louis DEHARVENG regroupe un grand nombre de forme différentes à la détermination incertaine. Ce groupe sera peut-être à terme scindé en plusieurs espèces.

- Onychiurus cf. aguzouensis Deharveng, 1978

Récoltée dans la grotte du TM 71. C'est une espèce troglobie, décrite de la grotte de l'Aguzou, située sur le versant opposé à la réserve. Elle a été reprise depuis dans le M.S.S.

-. Onychiurus pseudocantabricus Gouze, 1983

Cette espèce a été décrite d'une grotte ariégeoise et a été retrouvée par la suite dans le M.S.S.

Isotomidae : Folsomia candida (Willem, 1902)

Les individus récoltés proviennent de la grotte du TM 71. C'est une espèce à large aire de répartition, que l'on retrouve dans toute l'Europe. Elle est édaphique (du sol) et troglophile.

Entomobryidae: - Pseudosinella decipiens Denis, 1924

Nos individus proviennent de la grotte des Graines et de la grotte des Escaliers. Le genre *Pseudosinella* comprend de nombreuses espèces troglobies. *Pseudosinella decipiens*, pourtant anophtalme et dépigmentée, est quant à elle troglophile et a une répartition européenne et méditerranéenne.

Orchesellidae : -Orchesella n. sp. ?

Deux individus ont été collectés dans la grotte Nouvelle. Il s'agit probablement d'une espèce nouvelle, pigmentée et donc trogloxène.

Oncopoduridae: - Oncopodura tricuspidata Cassagnau 1964

Récoltée dans la grotte du TM 71, *Oncopodura tricuspidata* est une espèce troglobie qui peuple également le M.S.S.

- Oncopodura sp.

Un *Oncopodura* a été récolté dans la grotte de la Sépulcrale mais n'a pu être déterminé en raison de son mauvais état général.

Neelidae: -Megalothorax massoudi Deharveng, 1978

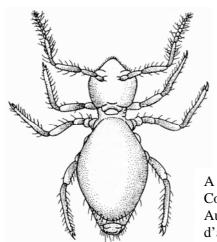
Megalothorax massoudi avait été récolté par Charles GERS en 1992. Tout comme Onychiurus aguzouensis, cette espèce a été décrite de la grotte de l'Aguzou. Elle peut être considérée comme troglobie.

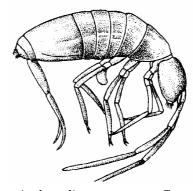
Arrhopalitidae: -Arrhopalites pygmaeus (Wankel, 1860)

Cette espèce est très fréquente dans de nombreuses grottes d'Europe. Sur la réserve, elle a été collectée à la grotte du TM 71. Souvent mentionnée comme troglobie, il s'agirait plutôt dune forme troglophile.

- Arrhopalites sp

D'autres *Arrhopalites* ont été pris dans le TM 71 et à la grotte de la Sépulcrale, sans pouvoir conclure s'il s'agit d'*Arrhopalites pygmaeus* ou d'une espèce différente. Ils sont en tout cas aveugles et dépigmentés.

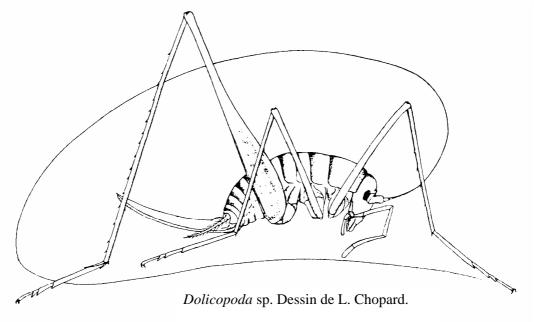




A gauche, *Arrhopalites pygmaeus*. Ce Collembole peuple en grand nombre le TM 71. Au dessus, une Pseudosinelle (*Pseudosinella* sp., d'après Bonet).

Les Orthoptères (sauterelles, criquets) sont bien représentés numériquement sur la réserve. On ne peut manquer ces animaux aux membres démesurément longs qui recouvrent littéralement les parois des entrées de toutes les grottes de la réserve.

Ils appartiennent à l'espèce *Dolichopoda linderi* (Dufour,1861). Outre la taille impressionnante de leurs pattes, les Dolicopodes se reconnaissent à leurs yeux réduits, leur dépigmentation et l'absence d'ailes. Il existe différentes espèces de Dolicopodes (8 environ,



selon les auteurs), très proches les unes des autres. Toutes peuplent le bassin méditerranéen et *Dolichopoda linderi* est typique des Pyrénées-Orientales et de l'Aude. Ce sont des animaux troglophiles, qui sortent la nuit pour se nourrir de végétaux. J'en ai retrouvé hors des grottes au sein des éboulis sur le flanc de la réserve.

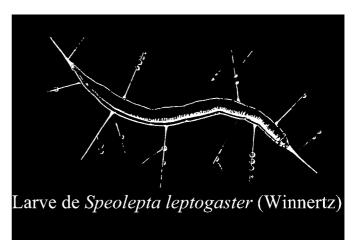
DIPTERES

L'Ordre des Diptères (mouches et moustiques) ne renferme pratiquement aucune espèce véritablement cavernicole. En revanche, des espèces trogloxènes ou troglophiles peuplent souvent en grand nombre les cavités.

Sur la réserve du TM 71, nous avons récolté 4 espèces de Diptères, déterminés par Loïc MATILE, du Muséum national d'Histoire naturelle : *Speolepta leptogaster* (Winnertz), *Limonia nubeculosa* (Meigen), *Rymosia affinis* Winnertz et *Exechiopsis* (E.) *junkinsoni* (Edwards).

Speolepta leptogaster (Winnertz) est troglophile. C'est un hôte régulier des grottes d'Europe, depuis la Hollande jusqu'à l'Espagne. Des adultes ont parfois été pris à l'extérieur de cavités en Europe du Nord. Les larves sont quant à elles inféodées aux grottes. Elles tissent à l'aide de fils lâches une toile irrégulière sur les parois ou les infractuosités du sol Au milieu de cette toile, un fil plus gros lui sert à se déplacer. Pour information, mentionnons une autre espèce tout à fait extraordinaire de Mycetophilidae tisseur de toile, *Arachnocampa luminosa* (Skuse) qui, bien loin de son cousin audois, vit dans les grottes de Nouvelle-Zélande.

La larve de cette espèce tisse au plafond des grottes un "nid" duquel pendent des pourvus gouttelettes filaments de muqueuses. Dans le segment terminal de l'abdomen de l'animal se trouvent quatre points émettant une lumière bleuverdâtre. Cette lumière, réfléchie par les gouttelettes muqueuses, attirent des moucherons qui viennent s'engluer dans les filaments et finissent comme proie. Des centaines de milliers de larves phosphorescentes illuminent ainsi la grotte de Waitomo qui est devenue une véritable attraction touristique.



Limonia nubeculosa (Meigen) est considéré comme un trogloxène régulier ou un subtroglophile par Loïc Matile. Les Limonia viennent estiver en grand nombre dans la zone de pénombre de très nombreuses grottes d'Europe. Elles sont spécialement fréquentes en France en juillet et en août. Dans l'Aude, l'espèce avait été mentionnée à la grotte de l'Homme mort.

Rymosia affinis Winnertz et Exechiopsis (E.) junkinsoni (Edwards) sont deux espèces trogloxènes qui fréquentent les parois de la zone de pénombre.

COLEOPTERES

Les Coléoptères se caractérisent par la possession d'une première paire d'ailes épaisses et très rigides, les élytres, formant un étui protecteur pour la seconde paire d'ailes, membraneuses, qui servent au vol. Ils forment un groupe extrêmement diversifié qui a colonisé tous les milieux. Ils ont fourni également un grand nombre d'espèces troglobies, présentant des adaptations au milieu souterrain des plus remarquables.

Parmi ces troglobiontes, deux familles dominent très largement : les Carabidae et les Cholevidae. Selon JUBERTHIE et DECOU (1998), sur un total estimé de 1959 espèces troglobies, 1180 appartiennent à la famille des Carabidae et 599 au Cholevidae.

Au sein des Carabidae domine la sous-famille des Trechinae dont tous les représentants sont troglobies. Ils sont actuellement protégés.

Chez les Cholevidae, le genre *Speonomus* (de la sous-famille des Leptodirinae, anciennement Bathyscinae) peut s'enorgueillir d'être un des rares groupes cavernicoles connus de tous les usagers du monde souterrain.

Deux espèces de *Speonomus* vivent sur la réserve : *Speonomus curvipes* La Brûlerie, 1872 et *Speonomus chardoni* Abeille, 1875. *Speonomus curvipes* a été trouvé dans la grotte des Escaliers, la grotte Traversière, la grotte de la Sépulcrale et dans le TM 71. *Speonomus chardoni* dans la grotte des Graines, la grotte de la Sépulcrale et dans le TM 71. Les autres cavités sont certainement trop sèches pour ces troglobies stricts.

Speonomus curvipes est localisé à proximité des entrées, on ne le retrouve pas dans la

zone profonde, où en revanche Speonomus chardoni se tient préférentiellement.

A l'exception de la grotte des Graines, *Speonomus chardoni* est absent des petites cavités. Dans la grotte de la Sépulcrale et le TM 71, *Speonomus chardoni* domine (85% des *Speonomus*). Un comptage a été effectué à la grotte de la Sépulcrale selon la méthode utilisé par B. DELAY: Sur les 300 m environ de développement de la cavité, la population de *Speonomus* a été estimé à 5418 +/- 751 individus (voir encadré).

Au cours des prospections du M.S.S., un autre Leptodirinae a été récolté : il s'agit de l'espèce *Bathysciola* cf. *brevicolis* Abeille, caractéristique de la faune du sol.

Une espèce troglophile, *Laemnostenus oblongus*, a été récolté dans la grotte Sépulcrale, la grotte des Graines et la grotte du TM 71. C'est une espèce familière de nos cavités, qu'on voit tout spécialement en grand nombre sur le guano de Chauve-souris, où ses proies ne manquent pas.



Speonomus chardoni de la grotte de la Sépulcrale (Photo F. Bréhier).

Le comptage des *Speonomus* : Principe de la technique des marquages et recaptures.

Nous avons vu que les espèces troglobies vivent préférentiellement dans le réseau fissural du karst. Il était alors intéressant d'estimer la taille de la population de *Speonomus* en relation avec la grotte. Pour faciliter la procédure, nous avons choisi la grotte de la Sépulcrale en raison de sa taille plus restreinte et des effectifs importants de *Speonomus*.

Des appâts (croûtes de fromage) régulièrement réalimentés ont été déposés en 18 endroits de la cavité afin d'attirer le maximum d'individus. Une première capture a été effectué le 28 juin et les individus comptés et marqués. Les marquages ont été fait sur la partie antérieure des élytres à l'aide de peinture à maquette selon la technique utilisée initialement par CABIDOCHE (1966). Ils ont été ensuite replacés dans la cavité. Le 25 juillet, une nouvelle capture a été effectuée et le nombre d'individus repris ainsi que le nombre d'individus marqués repris ont été déterminés. Pour l'estimation de la population, on a utilisé l'équation de PETERSEN, modifié par BAILEY :

$$N = M(n+1)/R + 1$$

où N est l'estimation de l'effectif de la population ;

M est le nombre d'individus marqués;

n le nombre d'individus repris;

R le nombre d'individus marqués et repris.

L'estimation de la variance est donnée par : $s^2 = \underline{M}^2 \underline{(n+1)(n-R)}$ $(R+1)^2 (R+2)$

Les limites d'intervalle de confiance à 95% sont : N +/- 1,96 s

Avec 1002 individus pris la première fois, 875 repris dont 161 marqués, la population de *Speonomus* en relation avec la cavité est estimée à 5418 +/- 751 individus.

Ceci est à mettre en relation avec les 7,5 km de développement du TM 71, où la densité de *Speonomus* est similaire.

On peut comparer ces résultats à ceux obtenus par DELAY (1978) à la grotte du Pigailh sur une population de *Speonomus longicornis*. Aux périodes d'effectifs maximum, c'est-à-dire durant l'été, la population en relation avec la cavité est en moyenne de 50 000 individus et peut atteindre les 100 000. Il est à noter cependant qu'à la grotte du Pigailh, le nombre d'individus présents dans la cavité ne représente que 2% environ du nombre total d'individus estimé, alors que dans le cas de la grotte de la Sépulcrale, il s'approche des 20% (18,5%). On pourrait invoquer des raisons climatiques ou topographiques pour expliquer que dans notre cas, le réseau fissural soit relativement peu fréquenté.

MAMMIFERES

CHIROPTERES

Seuls quelques individus des deux espèces de Rhinolophes les plus communs, *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) et *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) ont été observées dans le TM 71 et la grotte de la Sépulcrale, où les effectifs sont les plus importants. Annie POREBSKY, déléguée Chiroptères à la commission environnement de la Fédération Française de Spéléologie, a visité le site en hiver et a retrouvé les mêmes espèces. Il est probable que des captures au filet au crépuscule permettent de déceler d'autres Chiroptères, comme le Minioptère de Schreiber, le grand ou le petit Murin.

AUTRES MAMMIFERES

Puisque nous en sommes aux Mammifères, il est intéressant de noter la présence de crottes fraîches de carnivores, Renard ou Fouine, entre le Petit et le Grand Chaos du TM71. L'animal a dû trouver un accès depuis la surface à travers des passages qui restent encore inconnus. Il n'en demeure pas moins que cela représente une incursion sous terre assez exceptionnelle pour l'un ou l'autre de ces animaux. Tout aussi curieux, ces crottes étaient disposées sur des pierres, bien en vue, à la manière qu'ont ces animaux de marquer leur territoire.

En outre, voilà un bon exemple de l'origine des sources alimentaires dans le milieu souterrain : Des centaines de *Speonomus* savent vite profiter d'une telle manne !

Des crottes de Loirs gris sont également fréquemment rencontrées dans les galeries du TM 71, depuis les puits de l'entrée supérieure jusqu'au lac.

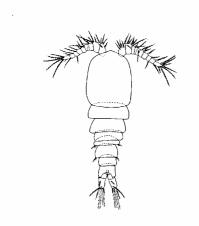
FAUNE AQUATIQUE

CRUSTACES

COPEPODES

Avec une taille de l'ordre du millimètre, il est bien difficile d'observer directement les Copépodes! Ces petits animaux se caractérisent par un corps plus ou moins allongé, de longues antennes biramées qui leur servent d'organe de locomotion et, à l'extrémité du corps, une furca bifide prolongée par de longues soies.

Ils constituent une vaste sous-Classe de Crustacés, comptant environ 10 000 espèces, qui ont colonisées tous les milieux aquatiques. La très grande majorité de Copépodes stygobies appartiennent aux Ordres des Cyclopides et des Harpacticides. Les Cyclopides ont des tendances planctoniques alors que les Harpacticides, mauvais nageurs pour la plupart, ont un mode de vie benthique et sont bien représentés dans le milieu interstitiel.



Speocyclops racovitzai

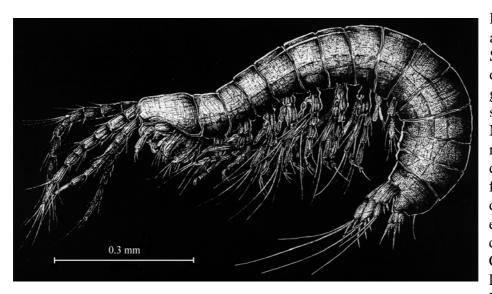
Un espèce appartenant à l'Ordre des Calanides a été récoltée dans la rivière souterraine du TM 71. Cet Ordre compte bien peu d'espèces stygobies (selon ROUCH, seulement 1,2% du nombre total de Calanides d'eau douce sont hypogés), et notre espèce, qui ne déroge pas à la règle, a toutes les caractéristiques d'une forme épigée. Elle n'a pas été déterminée, mais pourrait être une espèce nouvelle.

Plusieurs espèces de Cyclopides ont été collectées, mais une seule a pu être déterminée avec certitude : il s'agit de *Speocyclops racovitzai*. Parmi les Cyclopides, *Speocyclops* est actuellement le genre le mieux représenté sous terre.

Une espèce appartenant à l'Ordre des Harpacticides a également été récoltée dans les gours du TM 71 ; elle n'a pas pu être déterminée.

SYNCARIDES

Le super-Ordre des Syncarides appartient aux crustacées Eumalacostracés. Il groupe environ 220 espèces dont une vingtaine de formes fossiles. Les Syncarides ont été connus par leurs formes fossiles bien avant que les représentants actuels ne soient récoltés. La grande majorité des Syncarides actuels occupent les eaux interstitielles des nappes souterraines et se caractérisent par leur très faible taille. Les Syncarides comprennent trois ordres : Les Palaeocaridacea, entièrement fossiles, les Anaspidacea, qui groupent quelques fossiles et surtout des formes actuelles, et les Bathynellacea, tous actuels. Les Bathynellacea sont des stygobies strictement interstitiels qui se nourrissent de bactéries, de microdébris végétaux et animaux, de champignons et de détritus organiques contenus dans les dépôts recouvrant les grains du substrat. Leur morphologie est adaptée à la vie dans les sédiments et non à la nage.



Un Bathynellidae (Antrobathynella stammeri, d'après Serban).

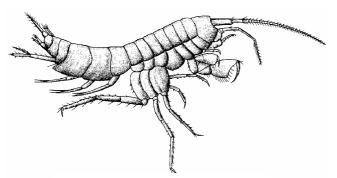
Dans le TM 71, nous avons trouvé Syncaride dans le lac du Bain et 12 dans le gour principal de la salle du petit Chaos. Nous en avons récolté également dans le gour à calcite flottante de la grotte de la Sépulcrale. Ces échantillons ont été confiés à Nicole COINEAU. du laboratoire Arago, à Banyuls-sur-mer, qui bien voulu examiner.

appartiennent au genre *Gallobathynella*, ordre Bathynellacea, famille Bathynellidae. Ce genre comprend aujourd'hui 5 espèces localisées sur les départements des Pyrénées-Orientales, de l'Aude et de l'Hérault. Il n'a pas été possible de savoir si les individus présents dans la réserve du TM 71 appartiennent à l'une de ces 5 espèces ou s'il s'agit d'une espèce nouvelle (les échantillons sont encore en cours de détermination à Madrid). L'espèce la plus proche géographiquement est *Gallobathynella juberthiei* Serban, Coineau, Delamare 1971, qui provient des Pyrénées-Orientales. Mais c'est la seule forme de *Gallobathynella* récoltée dans le sous-écoulement d'une rivière, toutes les autres ayant été recueillies dans des grottes. Dans l'état actuel des connaissances, la station de la réserve du TM 71 est la plus méridionale du genre.

Les *Gallobathynella* du TM 71 et de la grotte Sépulcrale ont été récoltés dans des gours formés de cristaux de calcite avec très peu de sédiments. D'autres gours dont le fond est formé de sédiments très fins argileux ont été filtrés, mais nous n'y avons pas retrouvés de *Gallobathynella*. Réussissent-ils à trouver au sein des cristaux suffisamment de sédiments pour y vivre ou ont-ils été entraînés jusqu'à ces gours depuis un milieu interstitiel se trouvant au dessus ?

AMPHIPODES

Les Amphipodes sont très largement répandus dans le milieu souterrain aquatique. Il ne semble pas nécessaire d'en faire une description : tout le monde connaît le célèbre *Niphargus* !



Niphargus kochianus (d'après Schellenberg).

Une espèce a été récoltée sur la réserve et a été confiée pour la détermination à Claude BOU. Il s'agit de *Niphargus* gr. *kochianus* Bate 1859. C'est une espèce stygobie à large aire de répartition, aire qu'elle partage sur le Languedoc avec une autre espèce de *Niphargus* assez proche, mais aux pattes plus petites, *Niphargus pachypus* Schellenberg 1933.

RECAPITULATIF DES ESPECES SOUTERRAINES DE LA RESERVE NATURELLE DU TM 71

* = Espèce troglophile

FAUNE TERRESTRE

3.6.11		B
Mollusques	Gastéropodes	Pyramidula rupestris
		Cochlonstoma nouletti
		Chondrina avenacea
		Chondrina bigorrionensis
		Lauria cylindracea
		Clausilia sp.
		Abida attenuata
		Vitrea contracta
Arachnides	Acariens	*Ixodidae : Ixodes vespertilionis ?
		Trombidiidae
		Cryptosoma
		**Rhagidiidae : Rhagidia longipes ?
	Palpigrades	**Eukoenenia n.sp.
	Opilions	*Ischyropsalis luteipes
	1	*Scotolemon lespesi
	Aranéides	*Meta bourneti
		Leptoneta sp.
		Nesticus cellulanus
		Lepthyphantes mengei
		Theridium mystaceum
Crustacés	Isopodes	Oniscus asellus asellus
	F	**Trichoniscoides modestus modestus
		Trichoniscoidae
	Myriapodes	
	Symphyles	Symphyle
	Chilopodes	*Lithobius cavernicola (?)
	Diplopodes	Polydesmus sp.
	Dipiopodes	Hypnosoma sp. (n. sp. ?)
		**Blaniulus lorifer
		Diamulus Ioinei

Insectes Collemboles Mesogastrura ojcoviensis

^{** =} Espèce troglobie ou stygobie

**Onychiurus gr. minutus

**Onychiurus aguzouensis

**Onychiurus pseudocantabricus

Folsomia candida

*Pseudosinella decipiens

Orchesella n. sp. ?

**Oncopodura tricuspidata

Oncopodura sp.

**Megalothorax massoudi *Arrhopalites pygmaeus

Arrhopalites sp.

Orthoptères *Dolichopoda linderi Diptères *Speolepta leptogaster

> Limonia nubeculosa Rymosia affinis

Exechiopsis junkinsoni

Coléoptères *Laemnostenus oblongus

**Speonomus chardoni **Speonomus curvipes

FAUNE AQUATIQUE

Crustacés Copépodes **Speocyclops racovitzai

**Speocyclops sp.

Callanide

**Harpacticide

Syncarides **Gallobathynella sp. (n. sp. ?)
Amphipodes **Niphargus gr. kochianus

BIBLIOGRAPHIE

- BALAZUC J., 1954 : Les amphipodes troglobies et phréatobies de la faune gallo-rhénane. **Arch. Zool. exp. Gén.** 91(1) : 153-193
- BOU C., 1974 : Les méthodes de récoltes dans les eaux souterraines interstitielles. **Ann. Spéléol.** 29(4° : 611-619
- BROLEMANN H.W., 1930 : <u>Eléments d'une Faune des Myriapodes de France : Chilopodes</u>. Librairie de la Faculté des Sciences, Paris
- CHOPARD L.,1932 : Les Orthoptères cavernicoles de la faune paléartique. **Arch. Zool. exp. Gén.** 74 (jubil.) : 263-286
- COINEAU N., 199 : Syncarida. Encyclopaedia biospeologica Tome II : 863-876
- CONDE B., 1996 : les Palpigrades, 1885-1995 : acquisitions et lacunes. **Revue Suisse de Zoologie** Hors série : 87-106
- DEHARVENG L., 1978 : Collemboles cavernicoles. 1- Grotte de l'Aguzou (France : Aude). **Bull. Soc Hist. nat. Toulouse** 114 (3-4) : 393-403
- DEHARVENG L., THIBAULT J.M., 1989 : Acquisitions récentes sur les insectes collemboles cavernicoles d'Europe. **Mém. de Biospéologie** 16 : 145-151
- DELAY B., 1978 : <u>Milieu souterrain et écophysiologie de la reproduction et du</u>

 <u>Développement des coléoptères Bathyscinae hypogés</u>. Thèse d'Etat. Université Claude
 Bernard Lyon I
- DELAY B., 1975 : Etude quatitative des populations moniospécifiques de Coléoptères Hypogés par la méthode des marquages et recaptures. **Ann. Spéléol.** 30 (1) : 195-206
- DEMANGE J.M. , 1981 : Les milles-pattes. Myriapodes. Ed. Boubée
- DRESCO E., 1952 : Répartition d'*Ischyropsalis luteipes* Simon (Opiliones, Ischyropsalidae). **Notes biospéologiques** 7 : 101-104
- FANDZAGO F., 1877 : Sopra al cuni miriapodi cavernicoli della francia e della espagna. **Reale accademia del Lincei**
- GINET R., 1991 : <u>Bilan systématique du genre Niphargus en France</u>. Université Claude Bernard Lyon I
- GINET R., DECU V., 1977 : <u>Initiation à la biologie et à l'écologie souterraine</u>. ED. J.P. Delarge. 345pp.
- JEANNEL R., 1907 : Etude des *Bathyscia* pyrénéens du groupe de *B. stygia* Dieck. **Ann. Soc.** entom. France 123-136
- JEANNEL R., 1911 : Révision des Bathysciinae. Arch. Zool. exp. Gén. 5^è série 7 : 1-641
- JEANNEL R., 1924 : Monographie des Bathysciinae Arch. Zool. exp. Gén.
- JUBERTHIE C., DELAY B., BOUILLON M, 1980 : Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone non calcaire. **C. R. Acad. Sci. Paris** 290 : 49-52
- JUBERTHIE C., DECU V., 1994 : <u>Encyclopaedia biospeologica</u> Tome I. Société de biospéologie. Moulis Bucarest. 1-834
- JUBERTHIE C., DECU V., 1998 : <u>Encyclopaedia biospeologica</u> Tome II. Société de biospéologie. Moulis Bucarest. 835-1373
- MATILE L., 19 : Diptères d'Europe occidentale Tomes I et II. Ed. Boubée
- MATILE L., 1970 : Les Diptères cavernicoles. Annales de Spéléologie 25 (1) : 179-222
- MAURIES J.P., 1968 : Note sur les Diplopodes pyrénéens : le genre endémique *Hypnosoma* Ribaut, 1952. **Bull. Soc. Hist. Toulouse** 104 (3-4) : 85-88
- RACOVITZA E.G., 1908 : Isopodes terrestres (seconde série). **Arch. Zool. Exp. Gén.**4^e série 9 : 239-415

- REMY P., 1931 : Orthoptères cavernicoles . **Ann. Sc. Nat. Zool.** 10^e série 14 : 263-274 SERBAN E., COINEAU N. et DELAMARE DEBOUTTEVILLE C. 1972 : Recherches chez les Crustacés souterrains et mésopasmmiques. I : les Bathynellacés (Malacostraca) des régions méridionales de l'Europe Occidentales. La sous-famille des Gallobathynellae. **Mém. Mus. Hist. Nat**. Série A, Zool. 75 : 1-107
- VANDEL A., 1960 : Faune de France : Isopodes terrestres (Première Partie). Ed. P. Lechevalier, Paris 416 pp
- VANDEL A., 1962 : Faune de France : Isopodes terrestres (Deuxième Partie). Ed. P. Lechevalier, Paris 515 pp