La Rochelle Université

Master Sciences pour l'environnement parcours Gestion de l'environnement et écologie littorale

1ère année

ANNEE UNIVERSITAIRE 2024-2025

Rapport de stage

Alicia Le Strat

Sujet : Etude de la structure faunistique dans les cavités karstiques de l'Entre-Deux-Mers

(Source : Stella Sarrazin)

Stage réalisé du 14/04 au 08/06/2025

Structure d'accueil : Club de Recherches et d'Explorations Souterraines 132 avenue Aristide Briand, 33700 MERIGNAC

Maitre de stage : Gabriel BALLOUX

Tuteur de stage : Coraline BICHET

Remerciements :

Je tiens tout d'abord à remercier Gérard BOUSQUET, président du Club de Recherches et d'Explorations Souterraines (CRES), de m'avoir permis de réaliser mon stage au sein de cette association.

Merci à Gabriel BALLOUX, mon maitre de stage, qui m'a permis de découvrir la spéléologie. Merci également pour tous ses conseils et toutes ses connaissances transmises en karstologie et botanique. Je remercie également Charline CHARBONNIER, responsable commission biospéléologie, pour son co-encadrement, ses conseils et sa loupe binoculaire. Je remercie Erim KOC pour ses conseils, et son aide pour les identifications.

Je souhaite remercier Bernard LEBRETON, biospéléologue, de nous avoir accompagné lors de l'un de nos échantillonnages, mais aussi d'avoir été présent et réactif lorsque nous avions besoin d'aide.

Je tiens à remercier Thibault STENGER, président de l'association de La Huppe Verte, pour son aide lors de nos identifications et pour la formation sur les odonates.

Je tiens également à remercier les autres stagiaires du CRES, Auréliane GAY, Elise BARRIER et Stella SARRAZIN, avec qui j'ai réalisé tous les échantillonnages et identifications. Je remercie également Jason ROCHE, stagiaire au CRES, de nous avoir accompagnées lors de certains échantillonnages.

Présentation de la structure :

Le Club de Recherches et d'Explorations Souterraines (**CRES**) est une association loi 1901, fondée en 1978, et actuellement présidé par Gérard BOUSQUET. Cette association, à but non lucratif, est affiliée à la Fédération Française de Spéléologie (FFS) via le Comité Départemental de Spéléologie de la Gironde (CDS33). Le champ d'action de ce club est essentiellement la spéléologie, mais comprend également la géologique, la karstologie, l'hydrologie, ou encore la préservation de l'environnement, grâce à la section Groupe d'Etudes et de Recherches en Ecologie – Valorisation de l'Environnement et du Patrimoine (GEREVEP).

La commission biospéléologie au sein de cette association réalise des inventaires permettant d'explorer plus en détail et de mieux aborder la préservation de la faune souterraine de cette région. C'est dans ce cadre que j'ai réalisé mon stage de 8 semaines.

Table des matières

I. Introduction : 1

II. Matériels et méthodes : 3

A- Le choix des cavités 3

B- Echantillonnage 4

C- Analyses statistiques 5

III. Résultats 6

A- Mise en évidence d'un gradient environnemental 6

B- Influence de la distance sur la richesse spécifique et la composition trophique (entrée - fond). 9

C- Influence des paramètres abiotiques sur la richesse spécifique et les régimes alimentaires après le gradient 10

IV. Discussion 12

A- Mise en évidence du gradient environnemental 12

B- Influence de la distance sur la richesse spécifique et la composition trophique (entrée et fond). 13

C- Influence des paramètres abiotiques au-delà du gradient environnemental. 14

V. Conclusion 15

Bibliographie : 2

Table des figures :

Figure 1: Localisation des grottes étudiées en Entre-Deux-Mers (Source : ArcGIS Pro)..... 3
Figure 2 : Influence de la distance depuis l'entrée sur la richesse spécifique au sein des grottes étudiées. Les points bleus représentent les observations individuelles (N=45). La courbe orange représente la tendance générale, la zone rose pâle plus large autour de cette courbe, correspond à l'intervalle de confiance à 95% indiquant l'incertitude autour de la tendance estimée..... 6
Figure 3 : Influence de la distance sur les paramètres abiotiques, température (°C), humidité relative (en %), taux de CO_2 (en ppm) et profondeur de l'eau (en cm). Chaque graphique illustre la relation entre la distance depuis l'entrée et un paramètre environnemental mesuré. Les points bleus représentent les observations individuelles (n=45). La courbe orange représente la tendance générale, la zone rose pâle plus large entourant cette courbe, correspond à l'intervalle de confiance à 95% indiquant l'incertitude autour de la tendance estimée..... 7
Figure 4 : Régressions segmentées de l'humidité (en %), la richesse spécifique et de la température (en °C) en fonction de la distance depuis l'entrée. Les points bleus représentent les observations individuelles (n = 45). La courbe orange correspond à la tendance ajustée par modèle de régression segmentée, avec une rupture de pente matérialisée par une ligne rouge en pointillé. Les valeurs des pentes avant et après la rupture sont indiquées..... 8
Figure 5 : Richesse spécifique selon la zone de la grotte (zone d'entrée : médiane = 8 ; n = 60, et zone fond : médiane =2 ; n = 47). Les lettres indiquent une différence significative entre les deux groupes (test de Wilcoxon ; $p < 0{,}001$). Les boxplots représentent la distribution des données, avec la ligne horizontale indiquant la médiane, la boîte correspondant au premier et troisième quartile (Q1 et Q3). Les points montrent les observations individuelles. 9
Figure 6 : Proportion des régimes alimentaires selon la zone de la grotte. Les différences significatives entre groupes sont indiquées par des étoiles (test Chi², ns : non significatif ; * : $p \leq 0{,}05$, *** ; $p \leq 0{,}01$; *** : $p \leq 0{,}001$). Les couleurs différencient les deux zones (entrée : vert, fond : bleu foncé). Les barres représentent les proportions de chaque régime alimentaire dans chaque groupe, avec les pourcentages affichés au-dessus. 9

Table des tableaux :

Tableau 1 : Caractéristiques des grottes étudiées 4
Tableau 2 : Effet de la distance, au-delà de 100 mètres de l'entrée, sur plusieurs variables physiques..... 10
Tableau 3 : Effet des paramètres abiotiques sur la richesse spécifique au-delà de 100 mètres 11
Tableau 4 : Influence des paramètres environnementaux sur la composition trophique au-delà du gradient..... 11

I. Introduction :

L'environnement souterrain, tel que les grottes et cavités, est considéré comme l'un des plus particuliers et des plus stables de la biosphère (Culver, 1982 ; Igreja, 2011).

Leur formation, appelée spéléogénèse, résulte pour une majeure partie des grottes, du processus de karstification (Jouves, 2018 ; White & Culver, 2019 ; Brancelj & Stoch**,** 2022). Ce processus découle de la dissolution chimique des roches carbonatées (dolomie et calcaire), par des eaux naturellement acides, chargées en CO_2 et H_2S qui s'infiltrent vers les profondeurs terrestres (Jouves, 2018). Ainsi, ces grottes sont formées de galeries, de puits, et de salles souterraines, abritant des niveaux importants de biodiversité (Medellin et al., 2017).

Caractérisé par des conditions environnementales stables, comprenant une obscurité permanente et une humidité élevée, le milieu souterrain est un écosystème singulier qui a permis le développement d'une faune spécialisée (Igreja, 2011 ; Lunghi et al., 2024). Alors qu'à la surface, la production photosynthétique par les plantes est la principale source d'énergie, à l'intérieur des grottes, l'obscurité permanente rend l'environnement oligotrophe (Saccò et al., 2022). Le plus souvent, la seule façon de maintenir le réseau trophique est par la matière organique allochtone, importé depuis la surface (Simon, 2012 ; Ravn et al., 2020 ; Saccò et al., 2022). Ces détritus sont acheminés à l'intérieur des grottes par l'écoulement de l'eau ou par les organismes séjournant dans le milieu souterrain (excréments) (Simon, 2012 ; Brancelj & Stoch**,** 2022). La disponibilité de ces ressources dépend de la connectivité avec la surface, mais également de la configuration hydrologique de la grotte (Poulson, 2000 ; Silva et al., 2012).

Par la forte proportion d'espèces endémiques, en particulier des taxons d'invertébrés qu'ils abritent (arachnides, isopodes…), les écosystèmes souterrains mériteraient d'être reconnus comme points chauds de la biodiversité (Phelps et al., 2016 ; Medellin et al., 2017). Cette diversité comprend les troglobies, les troglophiles ainsi que les trogloxènes, définis en fonction de leur degré d'adaptation et de dépendance à cet environnement (Vaz et al., 2025). Les troglobies sont des espèces uniquement adaptées aux milieux souterrains et y passent tout leur cycle de vie (Vaz et al., 2025). Ces espèces, dont *Porrhomma rosenhaueri,* comportent des caractéristiques spécifiques communes telles que des yeux réduits ou absents et une dépigmentation (Vaz et al., 2025). Les troglophiles effectuent une partie de leur cycle de vie au sein des grottes, mais n'y sont pas exclusivement inféodés, comme *Metellina merianae*, (Lipka et al., 2022 ; Vaz et al., 2025). Et enfin, les trogloxènes sont des individus qui pénètrent temporairement dans les habitats souterrains, de façon volontaire (cycle de vie) ou non (accidentellement introduits par l'eau), tel que *Velia caprei* (Culver & Pipan, 2019 ; Lipka et

al., 2022). Une dernière catégorie peut être formulée, la stygofaune, qui caractérise la faune des eaux souterraines (grottes, sous-écoulements des cours d'eau, nappes non karstiques...) divisée en stygobies, stygophiles et stygoxènes (Lipka et al., 2022 ; Saccò et al*.,* 2022).

L'Homme fréquente les grottes depuis la Préhistoire. Toutefois, elles ont longtemps été considérées comme inaccessibles et inhospitalières (Vandel, 1965 ; Sket, 1999). Dans le cadre scientifique, la biospéléologie a connu un véritable essor au XIXème siècle (Juberthie, 2005). L'étude de la faune souterraine, ou la biospéléologie, permet de comprendre ces écosystèmes singuliers tout en évaluant leur état de conservation et leur vulnérabilité face aux pressions humaines (Vandel, 1965). Bien que cette science connaisse un essor, et que les efforts d'inventaire aient pris de l'ampleur (Medellin et al., 2017 ; Lipka et al., 2022), y compris en France, la compréhension sur la faune souterraine reste incomplète avec des lacunes importantes sur la distribution des espèces cavernicoles dans les grottes (Ficetola et al., 2019 ; Mammola et al., 2019 ; Mammola et al, 2020). En vue de formuler des stratégies de conservation efficaces visant à protéger les écosystèmes des grottes, il est primordial de caractériser la biodiversité qui dépend de celles-ci, mais les informations taxonomiques manquent, particulièrement sur les invertébrés (Phelps *et al.,* 2016 ; Ficetola et al., 2019 ; Lipka et al., 2022). Ainsi, les études sur la composition faunique jouent un rôle central dans les efforts visant à comprendre les processus soutenant la structure et la fonction de ces écosystèmes (Mammola et al, 2020 ; Venarsky et al., 2023).

Le territoire de l'Entre-Deux-Mers appartient au grand Sud-Ouest français, il est situé entre la Dordogne et la Garonne, en Nouvelle Aquitaine, dans les « Calcaires à Astéries », roches sédimentaires calcaires datant de l'Oligocène (Audra 2010 ; Jouves, 2018). Les cavités de ce territoire se présentent généralement sous la forme de galeries horizontales s'allongeant sous la surface du plateau entre 0 et 20 m de profondeur, et souvent parcourues par des rivières souterraines (Dubois et al., 2011). Des inventaires faunistiques au sein des cavités ont déjà été réalisés dans cette zone notamment par Jean Magné depuis 1959, mais restent ponctuels, et s'intéressent peu à la structuration des communautés au sein des grottes. La compréhension de la distribution selon les gradients environnementaux internes est essentielle pour appréhender le fonctionnement des écosystèmes souterrains.

C'est dans ce cadre que s'inscrit ce stage, dont l'objectif est d'enrichir la connaissance de la diversité taxonomique des cavités de l'Entre-Deux-Mers. Plus précisément, cette étude vise à déterminer l'existence d'un gradient environnemental le long de la progression au sein des grottes, et d'évaluer son influence sur la richesse spécifique et les régimes alimentaires de la faune cavernicole. L'analyse des régimes alimentaires permet notamment de mieux

comprendre les stratégies trophiques et leur possible adaptation aux variations de ressources dans cet environnement.

Afin de répondre à cette problématique, plusieurs hypothèses vont être testées :

Hypothèse 1 : La richesse spécifique des cavités diminue significativement au fur et à mesure de la progression vers l'intérieur des cavités.
Hypothèse 2 : Lors de la progression vers l'intérieur, les grottes présentent une portion plus importante d'espèces détritivores.
Hypothèse 3 : Au-delà d'un certain seuil de distance, d'autres paramètres physiques peuvent expliquer la structuration faunique des grottes.

II. Matériels et méthodes :

A- Le choix des cavités

L'Entre-Deux-Mers se situe dans le département de la Gironde. Cette zone comprend 150 cavités. Le choix des grottes à étudier s'est porté sur leur développement total, leur topographie et leur accessibilité à l'aide du site Karsteau (https://www.karsteau.org/karsteau/). Toutes les cavités étudiées possèdent un développement horizontal minimal de 400 mètres. L'étude s'est portée sur 5 grottes (Figure 1), les informations concernant celles-ci (Tableau 1) ont été extraites au sein de la base de données Karsteau (version 5.1.4).

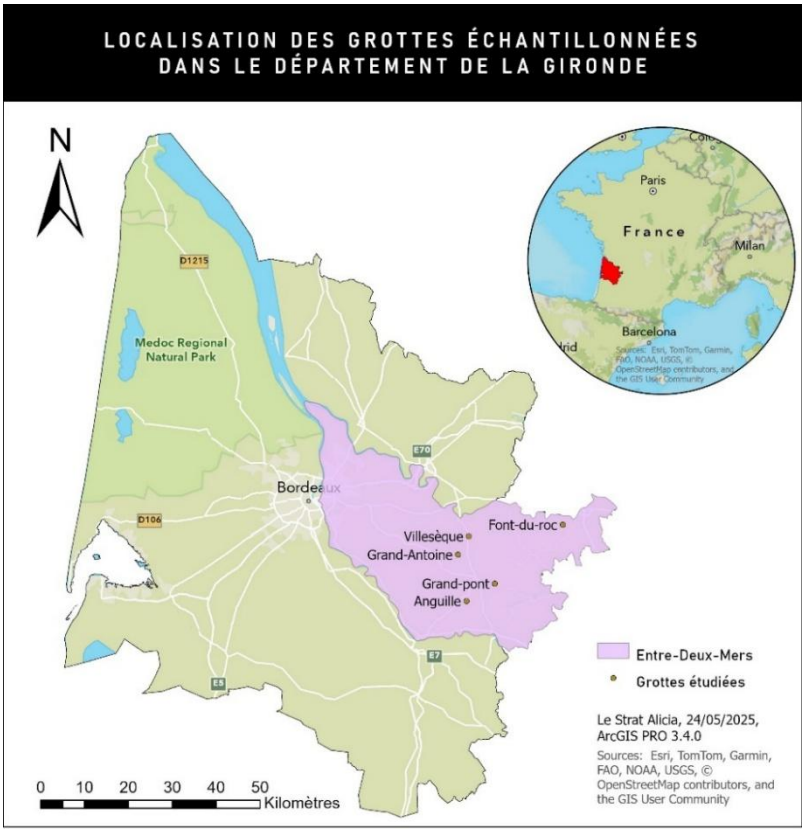


Figure 1: Localisation des grottes étudiées en Entre-Deux-Mers (Source : ArcGIS Pro).

Tableau 1 : Caractéristiques des grottes étudiées.

Nom de la grotte	Coordonnées GPS	Développement total (mètres)	Nombre d'entrées
Villesèque	44°46'44.8"N 0°06'31.1"W	2 317 m	2 pertes (non actives)
Grand Antoine	44°43'56.4"N 0°07'22.4"W	8 577 m	4 pertes
Grand Pont	44°40'58.6"N 0°01'59.4"W	2 040 m	2 pertes + 1 résurgence
Bois de l'Anguille	44°38'39.1"N 0°06'29.8"W	2 300 m	2 pertes (non actives)
Font du roc	44°48'28.7"N 0°09'36.1"E	2 737 m	1 résurgence

Dans les systèmes karstiques, la résurgence désigne la sortie de l'eau après avoir circulé au sein de la grotte. Elle est systématiquement alimentée par une entrée d'eau, appelée perte, située à l'amont.

Des transects de 400 mètres ont été réalisés au sein de ces 5 grottes. Pour les grottes de Villesèque (Annexe 1), Grand Antoine, Grand Pont, ainsi que Bois de l'Anguille, l'entrée s'est faite par les pertes. Un transect a été effectué dans la grotte Font du roc, par l'unique entrée par résurgence.

B- Echantillonnage

Chaque grotte a été échantillonnée selon un protocole standardisé sur 9 points espacés de 50 mètres, couvrant un transect total de 400 mètres à partir de l'entrée. Les distances ont été mesurées à l'aide d'un laser-mètre (Vevor). Ces zones ont préalablement été repérées à l'aide du site Karsteau (exemple d'un transect réalisé : Annexe 1). La zone d'échantillonnage a été définie de 4 m^3, mesurée à l'aide du laser-mètre, comprenant le sol, les parois, ainsi que les zones aquatiques, lorsque celles-ci sont présentes. Cette zone d'échantillonnage a été définie afin d'assurer la transposabilité du protocole à la majorité des grottes, en prenant compte de la variabilité de la morphologie des grottes.

Les paramètres abiotiques de chaque zone d'échantillonnage ont été relevés par un échantillonneur, à l'aide d'un thermohygromètre (Wintact, température : -20°C à 70°C, précision ± 1°C ; humidité relative : 0% à 100%, précision ± 4%) et d'un détecteur de CO_2 (2CO10, plage de détection : 400 - 6000 ppm, précision ± 50 ppm). Les caractéristiques de la grotte telles que le substrat dominant (roche ou argile), l'hydrologie (courant absent, stagnant ou faible) ainsi que la morphologie au point d'échantillonnage (galerie, méandre, laminoir, salle, trou de serrure, boyau ou puits) ont également été relevées.

Durant 10 minutes, trois échantillonneurs ont prélevé, à l'aide de pinces souples et pinceaux, toutes les espèces présentes dans la zone, si elles ne peuvent pas être identifiées sur place.
Pour les espèces aquatiques, un tamis de 0,5mm a été utilisé afin de les capturer. Lorsque l'identification était possible sur place, l'espèce a été photographiée et annotée. Dans le cas contraire, l'organisme a été prélevé, puis placé dans un tube Falcon avec de l'alcool à 70°. L'identification des individus s'est ensuite effectuée en laboratoire, à l'aide de pinces et d'une loupe binoculaire (20x - 40x-NOVEX, P-20). La détermination a été réalisée en s'appuyant sur les caractéristiques morphologiques des individus avec les guides d'identification (Roberts, 2009 ; Bellmann, 2009).
A l'aide de la littérature, pour chaque espèce déterminée, un régime alimentaire prédominant lui a été associé (herbivore, détritivore, omnivore, mycophage, phytophage, carnivore ou hématophage) (Annexe 2).

C- Analyses statistiques

Le logiciel RStudio (version 2024.4.0.735) a été utilisé pour réaliser l'ensemble des analyses statistiques. La significativité statistique (α) a été fixée à 5%.
Afin d'évaluer l'existence de relation entre la distance depuis l'entrée des grottes et différents paramètres environnementaux (température, humidité, taux de CO_2, richesse spécifique, profondeur de l'eau), des tests de corrélations de Spearman ont été utilisés (package *stats*) en raison du non-respect des conditions d'applications des tests.
L'évolution de la richesse spécifique, de la température ainsi que de l'humidité en fonction de la distance, a été modélisée par des régressions segmentées (package *segmented*), permettant de détecter d'éventuelles ruptures de pente.
La richesse spécifique a été comparée entre la zone d'entrée et la zone fond à l'aide du test non paramétrique de Wilcoxon (package *stats*) du fait de la non-normalité des données. Une comparaison trophique a également été réalisée entre ces deux zones à l'aide du test du Chi² de Pearson (package *stats*).
L'influence de la distance avec d'autres variables environnementales a été testée à l'aide du test de Kruskal-Wallis (package *stats*) lorsque les conditions d'applications étaient respectées. Dans le cas contraire, le test de Spearman a été employé. Ces mêmes tests ont été réalisés avec la richesse spécifique en fonction de ces variables environnementales. Enfin, le test de Chi² de Pearson a été utilisé pour comparer la composition trophique avec différents paramètres environnementaux, pour les variables catégorielles et le test de Fisher a été utilisé lorsque les effectifs étaient trop faibles. Pour les variables continues, le test de Kruskal-Wallis a été utilisé.

III. Résultats

L'objectif est de déterminer si un gradient environnemental existe dans les grottes étudiées, et d'évaluer son influence sur la richesse spécifique et les régimes alimentaires. Les analyses ont été réalisées en regroupant les données de l'ensemble des grottes, afin de mettre en évidence des tendances générales.

A- Mise en évidence d'un gradient environnemental

La variation de la richesse spécifique en fonction de la distance depuis l'entrée de la grotte a été analysée afin de prouver l'existence d'un gradient environnemental. Cette analyse permet d'identifier une possible zone de transition entre l'entrée et la zone plus profonde.

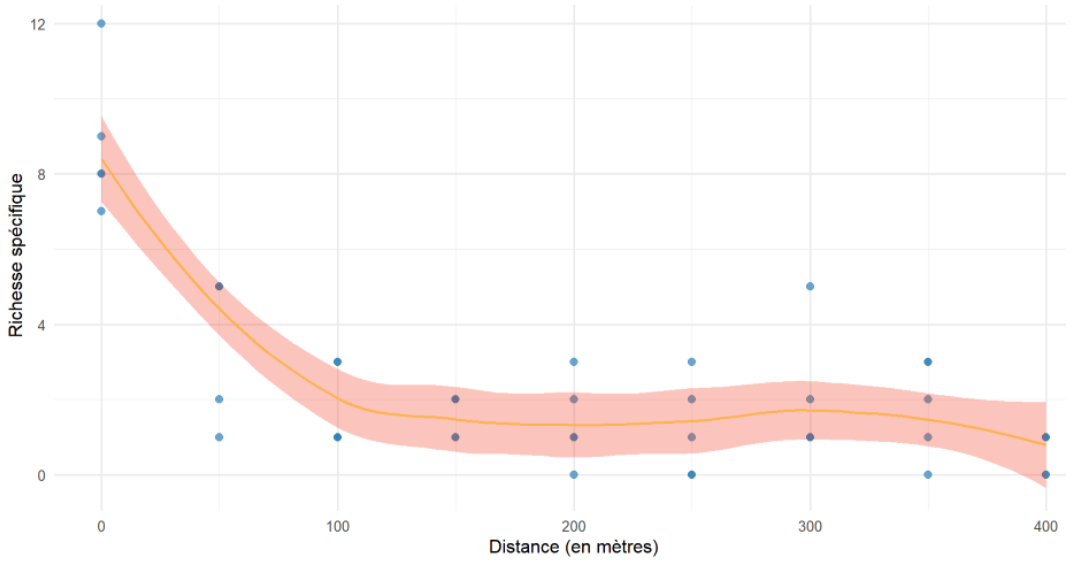


Figure 2 : Influence de la distance depuis l'entrée sur la richesse spécifique au sein des grottes étudiées. Les points bleus représentent les observations individuelles (N=45). La courbe orange représente la tendance générale, la zone rose pâle plus large autour de cette courbe, correspond à l'intervalle de confiance à 95% indiquant l'incertitude autour de la tendance estimée.

Une corrélation significative négative a été observée entre la distance et la richesse spécifique (test de Spearman, $\rho = -0{,}562$; $p < 0{,}001$), suggérant une diminution de la richesse spécifique à mesure de la progression vers l'intérieur des grottes (Figure 2).

Dans le but d'identifier les potentiels facteurs responsables de cette évolution, l'effet de la distance a été testé sur différents paramètres abiotiques mesurés (température de l'air, taux de CO_2, humidité relative et profondeur de l'eau).

La lumière étant un paramètre qualitatif, uniquement présente au premier point d'échantillonnage (à zéro mètre), elle n'a pas été testée comme paramètre continu sur le gradient de distance.

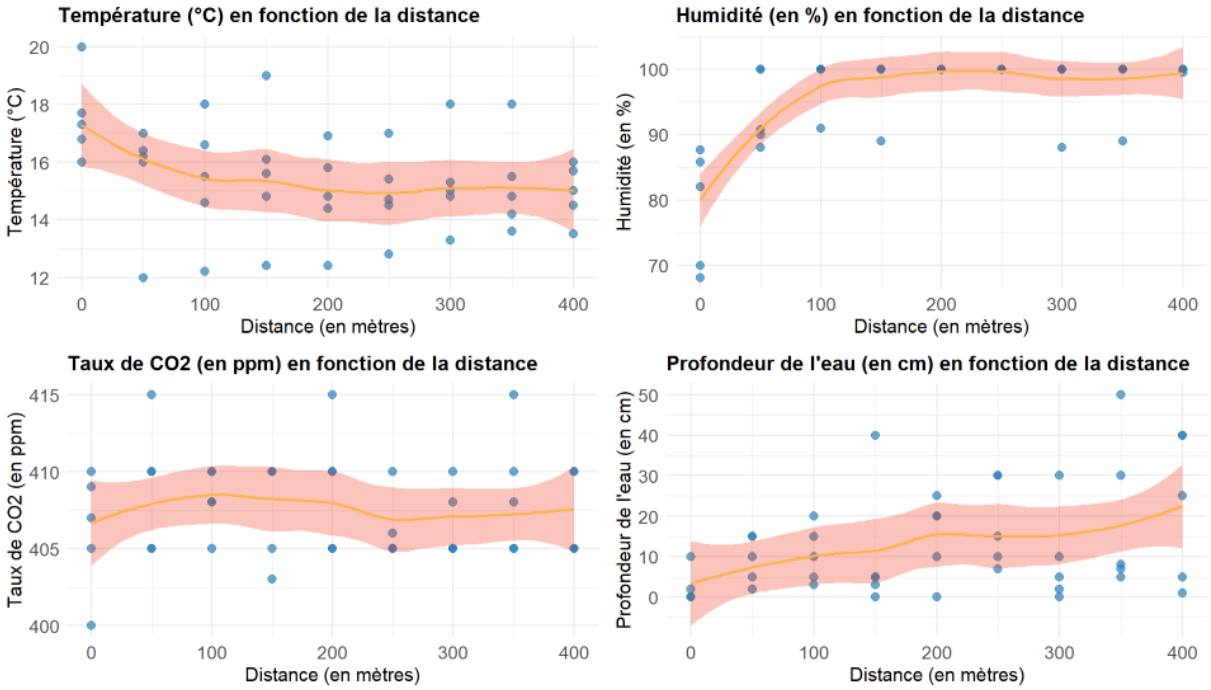


Figure 3 : Influence de la distance sur les paramètres abiotiques, température (°C), humidité relative (en %), taux de CO_2 (en ppm) et profondeur de l'eau (en cm). Chaque graphique illustre la relation entre la distance depuis l'entrée et un paramètre environnemental mesuré. Les points bleus représentent les observations individuelles (n=45). La courbe orange représente la tendance générale, la zone rose pâle plus large entourant cette courbe, correspond à l'intervalle de confiance à 95% indiquant l'incertitude autour de la tendance estimée.

Les analyses statistiques ont révélé une corrélation significative négative entre la distance depuis l'entrée et la température (test de Spearman, ρ = -0,351 ; p =0,018) ainsi qu'une corrélation significative positive entre la distance depuis l'entrée et l'humidité (test de Spearman, ρ = 0,492 ; p <0,001). Une corrélation positive significative a été trouvée entre la distance et la profondeur de l'eau (test de Spearman, ρ = 0,342, p = 0,0213). Cependant, aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la distance et le taux de CO_2 (test de Spearman, ρ = -0,0703, p = 0,646) (Figure 3).

L'analyse graphique des corrélations entre la distance depuis l'entrée et la richesse spécifique (Figure 2) ainsi qu'entre la distance depuis l'entrée et les variables abiotiques telles que l'humidité et la température (Figure 3), semblent montrer une rupture de pente à 100 mètres. Ce qui ne parait pas être le cas pour le CO_2 ainsi que la profondeur de l'eau (Figure 3).

Une analyse de régression segmentaire a donc été réalisée pour les relations distance-richesse spécifique, distance-température ainsi que distance-humidité (Figure 4).

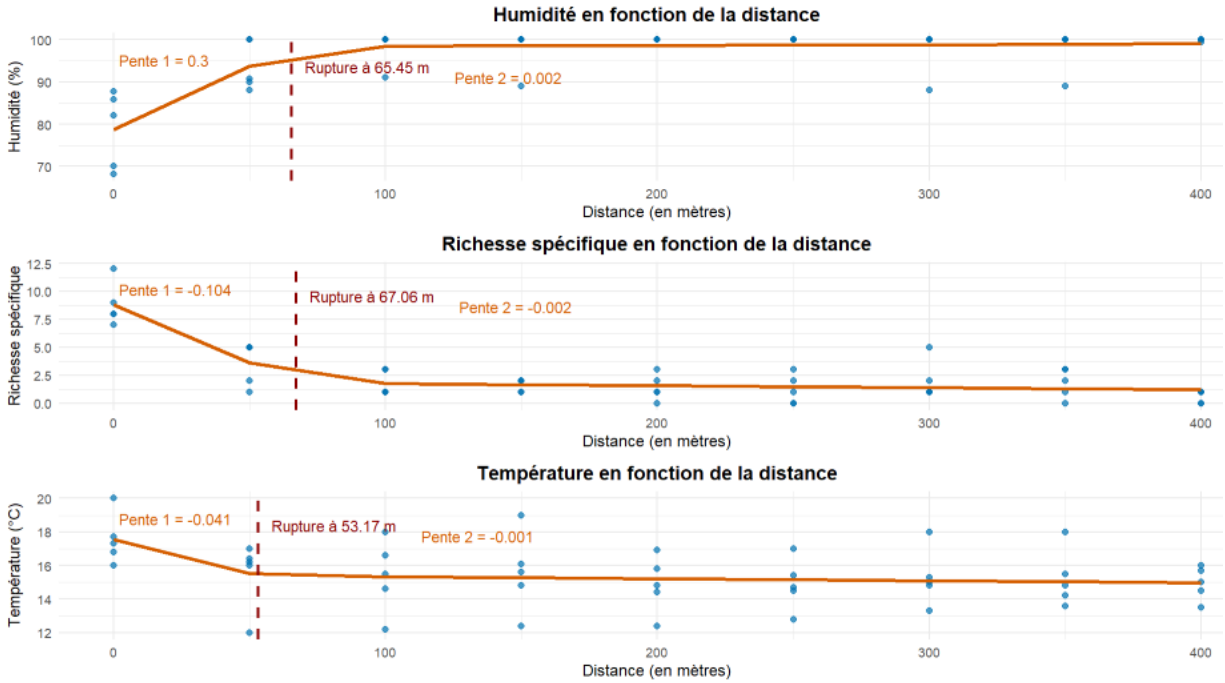


Figure 4 : Régressions segmentées de l'humidité (en %), la richesse spécifique et de la température (en °C) en fonction de la distance depuis l'entrée. Les points bleus représentent les observations individuelles (n = 45). La courbe orange correspond à la tendance ajustée par modèle de régression segmentée, avec une rupture de pente matérialisée par une ligne rouge en pointillé. Les valeurs des pentes avant et après la rupture sont indiquées.

Le modèle de régression segmentée a été ajusté pour évaluer la relation entre la variable dépendante et la distance, avec un point de rupture initial fixé à 100 m. L'analyse statistique révèle une inflexion significative à 65,45 m (± 10,80 m ; $R^2 = 0,65$; ddl = 41 ; n = 45) entre la distance et l'humidité. Avant cette rupture, l'humidité augmente significativement avec la distance ($\beta = 0,300$; $t = 5,14$; $p < 0,001$), après l'humidité diminue ($\beta = - 0,298 \pm 0,059$).

Un point de rupture est estimé à 53,17 m (± 25,74 m ; $R^2 = 0,12$; ddl = 41 ; n = 45) pour la température. Avant cette rupture, la pente est négative ($\beta = - 0,041 \pm 0,021$; $p = 0,05$), puis reste globalement stable après ce point ($\beta \approx 0$).

Enfin, un point de rupture a été estimé à 67,06 m (± 9,34 m ; $R^2 = 0,750$) pour la richesse spécifique. Avant cette pente, la richesse spécifique diminue avec la distance à l'entrée ($\beta = -0,104$; $p < 0,001$), puis augmente de façon non significative ($\beta = 0,102$).

Certains paramètres variant jusqu'à 70 mètres de la distance à l'entrée, les points d'échantillonnages étant réalisés tous les 50 mètres, par précaution, la rupture de pente a été estimée à 100 mètres. Cela permet d'intégrer la marge d'erreur liée à la résolution spatiale des données.

B- Influence de la distance sur la richesse spécifique et la composition trophique (entrée - fond).

Après avoir mis en évidence un gradient environnemental sur les 100 premiers mètres des grottes, la richesse spécifique ainsi que la composition de la chaine trophique ont été comparées entre la zone d'entrée (0 - 100 mètres) et le fond (100 - 400 mètres). Cette analyse permet d'évaluer si la composition faunique diffère selon la distance, avant d'explorer l'influence des autres paramètres physiques au-delà de ce gradient. De plus, les régimes alimentaires peu fréquents, inférieurs à 3 occurrences, ont été regroupés dans une catégorie « Autres » (hématophage, mycophage, phytophage, herbivore et omnivore).

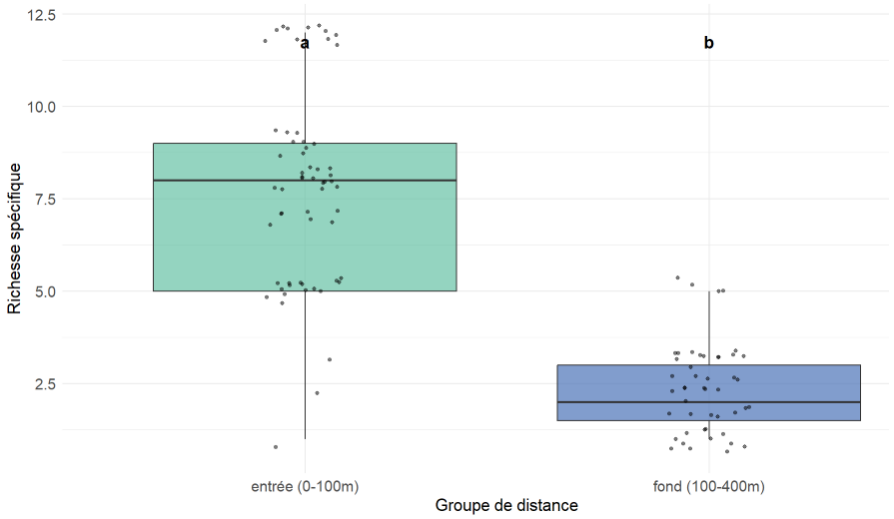


Figure 5 : Richesse spécifique selon la zone de la grotte (zone d'entrée : médiane = 8 ; n = 60, et zone fond : médiane =2 ; n = 47). Les lettres indiquent une différence significative entre les deux groupes (test de Wilcoxon ; p <0,001). Les boxplots représentent la distribution des données, avec la ligne horizontale indiquant la médiane, la boîte correspondant au premier et troisième quartile (Q1 et Q3). Les points montrent les observations individuelles.

Une différence significative entre la richesse spécifique et le groupe de distance a été révélée (W = 2708.5 ; $p < 0{,}001$). La richesse spécifique est plus importante dans la zone d'entrée qu'au-delà du gradient (Figure 5).

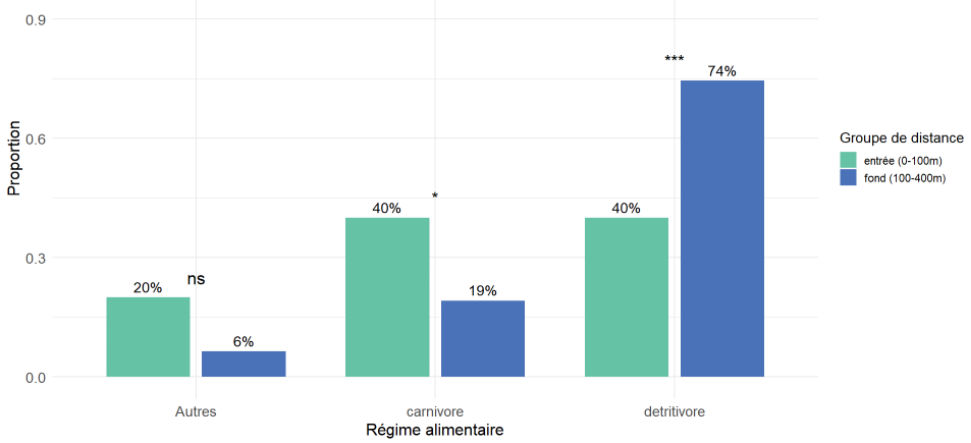


*Figure 6 : Proportion des régimes alimentaires selon la zone de la grotte. Les différences significatives entre groupes sont indiquées par des étoiles (test Chi², ns : non significatif ; * : p ≤ 0,05, *** ; p ≤ 0,01 ; *** : p ≤ 0,001). Les couleurs*

différencient les deux zones (entrée : vert, fond : bleu foncé). Les barres représentent les proportions de chaque régime alimentaire dans chaque groupe, avec les pourcentages affichés au-dessus.

Une différence significative a également été remarquée dans la composition des régimes alimentaires entre l'entrée (jusqu'à 100 mètres) et le fond (au-delà de 100 mètres) ($\chi^2 = 12,88$, df = 2 ; $p = 0,0016$).

La proportion de carnivore est significativement plus élevée à l'entrée (40 %) qu'au fond (19,1 %) ($p = 0,022$). A contrario, pour les détritivores, la proportion est significativement plus élevée au fond (74,5 %) qu'à l'entrée (40 %) ($p = 0,0004$). En ce qui concerne la dernière catégorie, « autres », aucune différence significative n'a été détectée entre les groupes ($p = 0,053$) (Figure 6).

C- Influence des paramètres abiotiques sur la richesse spécifique et les régimes alimentaires après le gradient

Après avoir mis en évidence une différence significative de la richesse spécifique et de la composition trophique entre la zone d'entrée (0-100 mètres) et le fond (100-400 mètres), la zone d'entrée a volontairement été exclue dans cette partie. En effet, la présence d'un gradient environnemental marqué jusqu'à 100 mètres, incluant notamment la lumière, pourrait biaiser l'interprétation des effets des paramètres abiotiques non constants. Ainsi, en se concentrant uniquement sur la zone au-delà de ce gradient, l'influence de différents paramètres abiotiques (profondeur de l'eau, substrat, morphologie, présence d'eau et le courant de l'eau) sur la richesse spécifique et les régimes alimentaires a été testée. L'objectif est d'identifier les facteurs environnementaux susceptibles d'expliquer la potentielle structuration écologique dans cette partie aux conditions semblant plus stables.

Les analyses statistiques ont révélé que la richesse spécifique ne varie plus avec la distance après 100 mètres ($\rho = -0,1505$, $p = 0,3879$).

Ensuite, une vérification a été réalisée si certains paramètres - tel que la morphologie du point d'échantillonnage, le substrat dominant, le courant ainsi que la profondeur de l'eau – présentaient un gradient résiduel avec la distance.

Tableau 2 : Effet de la distance, au-delà de 100 mètres de l'entrée, sur plusieurs variables physiques.

Paramètre	Test statistique	Statistique	ddl	p-value
Morphologie	Kruskal-Wallis	$\chi^2=7,944$	5	0,1593
Courant de l'eau	Kruskal-Wallis	$\chi^2=0,55$	2	0,7596
Substrat	Kruskal-Wallis	$\chi^2=15,153$	10	0,1266
Profondeur de l'eau	Corrélation de Spearman	$\rho = 0,166$	-	0,2141

A partir de 100 mètres, la morphologie, le courant de l'eau, le substrat ainsi que la profondeur de l'eau ne sont pas corrélés à la distance (Tableau 2).

Dans un second temps, ces paramètres ont été testés pour déterminer s'ils exerçaient une influence sur la richesse spécifique, indépendamment du lien avec la distance. L'objectif était d'identifier d'éventuels facteurs locaux influençant la composition faunique dans des conditions plus homogènes.

Tableau 3 : Effet des paramètres abiotiques sur la richesse spécifique au-delà de 100 mètres. En gras, les tests significatifs.

Paramètre	Test statistique	Statistique	ddl	p-value
Morphologie	Kruskal-Wallis	χ^2=0,0605	2	0,060
Courant de l'eau	Kruskal-Wallis	χ^2=1,69	2	0,430
Présence de l'eau	Kruskal-Wallis	χ^2=0,384	1	0,54
Substrat	Kruskal-Wallis	χ^2=15,73	8	**0,046**
Profondeur de l'eau	Corrélation de Spearman	ρ = - 0,438	-	**0,007**

Après 100 mètres, la richesse spécifique ne varie pas significativement selon la morphologie du point d'échantillonnage. Aucune relation significative n'a été détectée entre la richesse spécifique et le courant de l'eau. Il en est de même avec la richesse spécifique et la présence ou non de l'eau. Cependant, une corrélation négative significative a été observée entre la profondeur de l'eau et la richesse spécifique (Spearman, ρ = -0,4380, p =0,007544), plus la profondeur de l'eau augmente, plus la richesse spécifique diminue. Bien que l'effet des substrats dominants ait une corrélation significative avec la richesse spécifique, ce résultat n'a pas été retenu comme significatif en raison du faible nombre dans les groupes (Tableau 3).
Ensuite, ces paramètres physiques ont été testés pour voir s'ils influencent la composition trophique au-delà de 100 mètres.

Tableau 4 : Influence des paramètres environnementaux sur la composition trophique au-delà du gradient.

Paramètre	Test statistique	Statistique	ddl	p-value
Morphologie	Chi² de Pearson	χ^2 = 16,18	16	0,44
Courant de l'eau	Chi² de Pearson	χ^2 = 0,04	2	0,98
Substrat	Chi² de Pearson	χ^2 = 8,37	6	0,21
Profondeur de l'eau	Test de Fisher	-	-	0,84

La morphologie, le courant de l'eau, le type de substrat ainsi que la profondeur de l'eau n'ont pas montré de lien significatif avec la composition trophique (Tableau 4). Ces paramètres ne semblent pas influencer le type de régime alimentaire dans cette étude.

IV. Discussion

L'objectif de cette étude est d'étudier la composition faunique des grottes de l'Entre-Deux-mers. Tout d'abord, l'objectif est de déterminer dans quelle mesure la composition faunique cavernicole est structurée par les paramètres abiotiques. Afin d'évaluer l'existence d'un gradient environnemental lié à la distance depuis l'entrée des grottes. La structure trophique des grottes a ensuite été étudiée afin de voir s'il existe des préférences abiotiques pour chaque type trophique, qui pourrait expliquer leur répartition.

A- Mise en évidence du gradient environnemental

Les observations réalisées sur la richesse spécifique, la température et l'humidité ont mis en évidence un gradient environnemental allant de l'entrée (0 mètre) à 50-70 mètres. Concernant la relation entre profondeur de l'eau et distance parcourue, celle ci peut être faussée par la diversité morphologique des grottes, où la profondeur change rapidement sur de courtes distances, alors que d'autres zones restent peu profondes sur de longues étendues (Klanica et al., 2020). L'échantillonnage ayant eu lieu tous les 50 mètres, et pour éviter les possibles biais de variations, la rupture de pente a été établie à 100 mètres. Dans le cadre de cette étude, cette méthodologie s'explique par l'absence de données préalables sur l'existence et l'échelle potentielle d'un gradient environnemental dans les grottes de l'Entre-Deux-Mers. En effet, les gradients environnementaux dans les grottes peuvent varier de quelques mètres à quelques kilomètres (Proust et al., 2015). A l'avenir, des points d'échantillonnage plus proches les uns des autres, potentiellement tous les 10 mètres sur un transect moins long, permettraient d'établir de façon plus précise cette zone de transition. Celle-ci est cependant variable selon les grottes et les saisons (Moseley, 2009).

Les cavités souterraines sont considérées comme des environnements particuliers avec des paramètres abiotiques stables, tels que l'humidité, la température (Culver, 1982 ; Igreja, 2011). Or, cette stabilité n'est réellement atteinte qu'au-delà d'une certaine distance depuis l'entrée (Prous et al., 2015 ; Silva et al., 2012). C'est pourquoi, lors de cette étude, la zone où les paramètres abiotiques évoluent en fonction de la distance, a été considérée comme « zone d'entrée ». Cette zone, appelée en réalité écotone, est une transition entre les environnements épigé (surface) et hypogé (souterrain) (Prous et al, 2004 ; Moseley, 2009). Au-delà de ce gradient, la zone a été appelée « zone fond ».

Ainsi, l'entrée des grottes ne doit pas être considérée comme une limite fixe, mais plutôt comme un gradient. Encore trop peu d'études portent sur l'écotone, ce terme étant seulement défini depuis les années 1980 (Moseley, 2009). De plus, diverses études ne prennent pas en compte

les mêmes facteurs régissant cet écotone, un luxmètre aurait pu contribuer à déterminer où se situait l'écotone (Prous et al, 2015). D'autres études définissent la limite de celui-ci par la dissimilarité entre les communautés des systèmes adjacents (Prous et al, 2015). En outre, lors de cette étude, le taux de CO_2 n'a pas été pris en compte pour définir l'écotone, n'ayant pas présenté de variation le long du transect. Ce qui pourrait être expliqué par la qualité du matériel ou une absence de variation au sein des grottes étudiées.

Il convient de noter que ces analyses ont été réalisées uniquement sur 5 grottes de l'Entre-Deux-Mers, indiquant une tendance générale pour cette zone géographique, mais chaque grotte peut présenter un écotone différent (Prous et al., 2015). Une comparaison intra-grotte n'a pas pu être réalisée en raison d'un manque de passage au sein d'une même grotte. Le choix s'est porté sur une comparaison globale de la tendance générale de la richesse spécifique, et du régime alimentaire, au sein des grottes. Au moins 3 passages dans chacune des grottes auraient dû être réalisés si l'objectif était de comparer la variation intra-grotte. Par manque de temps et à cause des contraintes météorologiques (et de sécurité), seule la tendance générale a été étudiée.

B- Influence de la distance sur la richesse spécifique et la composition trophique (entrée et fond).

Les résultats ont montré une différence significative entre la richesse spécifique et la composition trophique entre l'écotone et la zone profonde des cavités. La richesse spécifique, plus importante dans l'écotone, peut être expliquée par un apport plus important provenant de l'extérieur (Culver et al., 1982 ; Prous et al., 2015). En revanche, au-delà de l'écotone, la richesse spécifique diminue. Cette diminution peut s'expliquer par des conditions environnementales plus stables, mais aussi plus contraignantes (faible disponibilité des ressources) (Prous et al., 2015). De ce fait, une analyse de la composition troglobiotique des espèces présentes aurait pu être intéressante à exploiter, afin de comprendre le degré de spéciation des espèces comme le suggère Monte & Bichuette (2020).

La transition entre la zone d'entrée et le fond de la grotte est aussi marquée par une modification de la dominance du régime alimentaire des espèces présentes. La plus forte proportion de carnivore à l'entrée, peut se justifier par une chaine alimentaire plus complexe en raison d'une plus grande disponibilité de ressources énergétiques (Proust et al., 2004 ; Proust et al., 2015). Les prédateurs, essentiellement des araignées, trouvent donc une diversité de proies plus importante à l'entrée des grottes. Même si l'abondance n'a pas été relevée lors de cette étude, les individus sont plus nombreux à l'entrée de la grotte comme les études le montrent (Prous et al., 2015 ; Mammola et al., 2019). A contrario, dans la zone profonde, la composition des

guildes trophiques semble se simplifier, la proportion de détritivore devient plus importante, soulignant une adaptation au milieu oligotrophe, où la matière organique se fait plus rare (Silva et al., 2012 ; Mammola et al., 2019). Cette différence significative souligne l'importance de la distance à l'entrée comme paramètre pouvant structurer les communautés cavernicoles et concordent avec les études menées par Proust et al (2015).

Enfin, au vu du faible nombre d'observations, les régimes alimentaires mycophages, hématophages, herbivores, omnivores, ainsi que phytophages ont été rassemblés au sein de la catégorie « autres ». Un plus grand nombre d'observations de ces régimes alimentaires est nécessaire pour interpréter correctement ces résultats.

Cette partie confirme que la distance depuis l'entrée conditionne la richesse spécifique et la composition trophique des 5 grottes étudiées.

C- Influence des paramètres abiotiques au-delà du gradient environnemental.

Au-delà du gradient observé, la richesse spécifique ne varie plus en fonction de la distance. Ainsi, la distance ne semblant plus être un facteur structurant, d'autres paramètres ont donc été explorés pour comprendre la distribution de la faune après le gradient environnemental. Cette stabilisation des conditions environnementales est cohérente avec les travaux de Mammola et al. (2019), qui indiquent qu'avec l'augmentation de la distance depuis l'entrée, les conditions environnementales se stabilisent, réduisant ainsi l'influence sur la diversité biologique. Dans le but de comprendre les potentiels facteurs influençant la distribution faunistique au-delà de ce gradient, plusieurs paramètres environnementaux (la morphologie, le courant de l'eau, le substrat, la profondeur de l'eau) ont été explorés. Ils n'ont également pas montré de corrélation avec la distance. Ces paramètres n'affectent pas significativement la richesse spécifique, sauf la profondeur de l'eau, qui diminue à mesure qu'elle augmente. Anton et al. (2016) ont observé ce phénomène, même à de plus grandes profondeurs. La stygofaune reste proche de la surface, où les ressources essentielles sont accessibles.

Le manque de différence significative entre certains paramètres physiques avec la composition trophique, pourrait s'expliquer par des facteurs non mesurés, tels que la disponibilité en matière organique (la présence ou non de matière organique).

Bien que des inventaires aient eu lieu auparavant dans l'Entre-Deux-Mers, l'étude de la composition faunique selon un gradient est, à notre connaissance, une première dans cette région. Cependant, certaines limites méthodologiques pourraient être améliorées afin d'envisager une étude plus approfondie. L'unique passage dans chaque grotte, et la précision des capteurs utilisés peuvent affecter la capacité à détecter de fines variations.

Il est intéressant de noter que cette étude ne s'est pas portée sur l'identité taxonomique précise des espèces mais plutôt sur leur régime alimentaire, en tant que proxy fonctionnel. Par manque du nombre d'observations, elle ne permet donc pas de distinguer les espèces strictement inféodées au milieu souterrain (troglobies), des espèces facultativement présentes (troglophiles) ou encore de celles qui ne fréquentent qu'occasionnellement les grottes (trogloxènes). Des points d'échantillonnage ayant une richesse spécifique ou une structure trophique similaire pourraient héberger des assemblages différents sur le plan taxonomique ou écologique (Monte & Bichuette, 2020). De futures recherches pourraient intégrer les traits fonctionnels comme le régime alimentaire, accompagnées d'une classification écologie (troglophile…), afin de préciser les interprétations de la composition faunique cavernicole. Par ailleurs, de potentielles différences de structure environnementale entre les différents types d'entrées de grottes n'ont pas été explorées. Une comparaison entre les entrées des grottes par perte (où l'eau entre dans le réseau) et les entrées par résurgence (où l'eau ressort du réseau), pourrait relever des contrastes dans l'apport de matière organique et potentiellement dans la structure faunistique.

V. Conclusion

Cette étude, bien qu'elle soit, à notre connaissance, une première en Entre-Deux-Mers, a permis de mettre en évidence une tendance générale d'un gradient environnemental au sein des 5 grottes étudiées (Villesèque, Font-du-roc, Grand-Antoine, Grand-Pont et Bois de l'Anguille).

L'hypothèse 1, selon laquelle la richesse spécifique diminue avec la distance à l'entrée, avec une rupture autour de 100 mètres, a été confirmée.

Concernant l'hypothèse 2, la composition trophique change également selon la distance. Une portion plus importante de carnivores a été trouvée à l'entrée de la grotte, tandis que la zone appelée « zone fond » était dominée par une portion plus importante de détritivores. Cela suggère une adaptation de la faune face à cet environnement oligotrophe.

Enfin, après la zone écotone, au-delà du gradient environnemental, les paramètres physiques étudiés, tels que la morphologie du lieu d'échantillonnage, le substrat dominant, le courant de l'eau, la présence ou non de l'eau, n'ont pas eu d'effet sur la richesse spécifique et la composition trophique au sein de ces grottes. Lors de cette étude, la troisième hypothèse a été rejetée. Une homogénéisation des conditions abiotiques au-delà de l'écotone limite probablement les possibilités de différenciation écologique, conduisant à une diversité réduite et à une communauté faunique plus homogène. Il est également possible que d'autres facteurs non mesurés, tels que la disponibilité en matière organique fine, jouent un rôle déterminant la structure faunique en milieu profond.

Résumé :
Les cavités souterraines sont des environnements aux conditions particulières (obscurité permanente, faible lumière, milieu oligotrophe) abritant une faune encore peu étudiée. Si les inventaires sur ce milieu se multiplient, les études sur la structure des communautés cavernicoles manquent, pourtant essentielles à leur compréhension et conservation. Cette étude s'intéresse à 5 grottes karstiques situées dans l'Entre-deux-Mers (Gironde). Trois hypothèses ont été testées : (1) la richesse spécifique des cavités diminue significativement au fur et à mesure de la progression vers l'intérieur, (2) lors de la progression vers l'intérieur, les grottes présentent une portion plus importante d'espèces détritivores et (3), au-delà d'un certain seuil de distance, d'autres paramètres environnementaux peuvent structurer la faune des grottes. Les résultats révèlent l'existence d'un gradient environnemental sur les 100 premiers mètres, caractérisé par une baisse de la température et une hausse de l'humidité, qui correspond à une zone écotone, influençant significativement la richesse spécifique. Au-delà de cette zone, cette richesse spécifique diminue. Une proportion plus importante d'espèces détritivores après l'écotone soutient l'hypothèse d'un appauvrissement trophique. A l'inverse, aucun effet significatif n'a été trouvé entre la richesse spécifique ou la composition trophique et les paramètres locaux mesurés (morphologie, profondeur d'eau, substrat et courant).
Cette étude met en lumière une tendance d'un gradient entrée-fond dans les 100 premiers mètres des 5 grottes étudiées en Entre-deux-mers. De futures recherches plus approfondies, intégrant une classification écologique (troglobies…), les dynamiques trophiques, le type d'entrée des grottes, permettraient de mieux comprendre les processus écologiques structurant les communautés cavernicoles.

Study of the faunal structure in the karstic cavities of Entre-Deux-Mers

Abstrat :

Underground cavities are environments with special conditions (permanent darkness, low light levels, oligotrophic environment) that are home to a fauna that is still little studied. While inventories of this environment are multiplying, studies on the structure of cave communities are lacking, despite being essential to their understanding and conservation. This study focuses on 5 karstic caves in the Entre-deux-Mers region (Gironde). Three hypotheses were tested: (1) the specific richness of the caves decreases significantly as one progresses inwards, (2) as one progresses inwards, the caves present a greater proportion of detritivorous species, and (3) beyond a certain distance threshold, other environmental parameters may structure the cave fauna.
The results reveal the existence of an environmental gradient over the first 100 meters, characterized by a drop in temperature and an increase in humidity, which corresponds to an ecotone zone, significantly influencing species richness. Beyond this zone, species richness decreases. A higher proportion of detritivorous species after the ecotone supports the hypothesis of trophic depletion. Conversely, no significant effect was found between species richness or trophic composition and the local parameters measured (morphology, water depth, substrate and current).
This study highlights a trend towards an entry-bottom gradient in the first 100 meters of the 5 caves studied in Entre-deux-mers. Future, more in-depth research, incorporating ecological classification (troglobies, etc.), trophic dynamics and type of cave entrance, would provide a better understanding of the ecological processes structuring cave communities.

Keywords : caves, environmental gradient, cave fauna, species richness, food web

Bibliographie :

Anton B, Žibrat U, Brigita J (2016) Differences between groundwater fauna in shallow and in deep intergranular aquifers as an indication of different characteristics of habitats and hydraulic connections. Journal of Limnology, 75, 24-34.

Audra Ph (2010) Inventaire des cavités de l'Entre-deux-Mers. Aut. édit., Caros, 106 p.

Bellmann H (2009) 450 insectes : Europe occidentale. Delachaux et Niestlé, Paris, 448 p.

Brancelj A, Stoch F (2022) The Ecology of Aquatic Cave Environments. In : Encyclopedia of Inland Waters (Second Edition) (Mehner T, Tockner K, éd.), Elsevier, Oxford, pp. 449–459.

Culver DC (1982) Cave life: Evolution and ecology. KIP Monographs.

Culver DC, Pipan T (2019) Ecological and evolutionary classifications of subterranean organisms. In : Encyclopedia of Caves (White WB, Culver DC, Pipan T, éd.), Academic Press, 376-379.

Dubois C, Lans B, Kaufmann O, Maire R, Quinif Y (2011) Karstification de type fantômes de roche en Entre-deux-Mers (Gironde, France). Karstologia, 57, 19-27.

Ficetola GF, Canedoli C, Stoch F (2019) The Racovitzan impediment and the hidden biodiversity of unexplored environments. Conservation Biology, 33, 214-216.

Igreja RP (2011) Infectious Diseases Associated with Caves. Wilderness & Environmental Medicine, 22, 115-121.

Jouves J (2018) Spéléogenèse et structure de réseaux karstiques : état de l'Art. In : Origine, caractérisation et distribution prédictive des structures karstiques. De la karstologie aux modèles numériques 3D (chapitre 1). Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille, 256 p.

Juberthie C (2005) La naissance et le développement de la biospéologie ante et post Émile Racovitza (1907). Endins, 28, Mallorca.

Klanica R, Kadlec J, Táboříik P, Mrlina J, Valenta J, Kováčiková S, Hill GJ (2020) Hypogenic Versus Epigenic Origin of Deep Underwater Caves Illustrated by the Hranice Abyss (Czech Republic)—The World's Deepest Freshwater Cave. Journal of Geophysical Research: Earth Surface, 125, e2020JF005663.

Lipka O, Krylenko S, Shishkina T (2022) Rare and Endangered Cave Invertebrates, Caucasus Mountains. In : Imperiled: The Encyclopedia of Conservation (DellaSala DA, Goldstein MI, éd.), Elsevier, 492-499.

Lunghi E, Mammola S, Martínez A, Hesselberg T (2024) Behavioural adjustments enable the colonization of subterranean environments. Zoological Journal of the Linnean Society, 201, 549-559.

Mammola S, Amorim IR, Bichuette ME, Borges PAV, Cheeptham N, Cooper SJB, Culver DC, Deharveng L, Eme D, Ferreira RL, Fišer C, Fišer Ž, Fong DW, Griebler C, Jeffery WR, Jugovic J, Kowalko JE, Lilley TM, Malard F, Manenti R, Martínez A, Meierhofer MB, Pellegrini TG, Niemiller ML, Northup DE, Pipan T, Protas M, Reboleira ASPS, Venarsky MP, Wynne JJ, Zagmajster M, Cardoso P (2020) Fundamental research questions in subterranean biology. Biological Reviews, 95, 1307-1333.

Mammola S, Piano E, Cardoso P, Vernon P, Domínguez-Villar D, Culver DC, Pipan T, Isaia M (2019) Climate change going deep: The effects of global climatic alterations on cave ecosystems. The Anthropocene Review, 6, 98-116.

Medellin RA, Wiederholt R, Lopez-Hoffman L (2017) Conservation relevance of bat caves for biodiversity and ecosystem services. Biological Conservation, 211, 45-50.

Monte B, Bichuette ME (2020) Taxonomic Distinctness of the subterranean fauna from Peruaçu Caves National Park, state of Minas Gerais, eastern Brazil. Biota Neotropica, 20.

Moseley M (2009) Are all caves ecotones? Cave and Karst Science, 36.

Phelps K, Jose R, Labonite M, Kingston T (2016) Correlates of cave-roosting bat diversity as an effective tool to identify priority caves. Biological Conservation, 201, 201-209.

Poulson T (2000) The Trophic Basis of Subsurface Ecosystems. pp. 231–249.

Prous X, Ferreira R, Jacobi CM (2015) The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. International Journal of Speleology, 44, 177-184.

Prous X, Ferreira RL, Martins RP (2004) Ecotone delimitation: Epigean–hypogean transition in cave ecosystems. Austral Ecology, 29, 374-382.

Ravn NR, Michelsen A, Reboleira ASPS (2020) Decomposition of Organic Matter in Caves. Frontiers in Ecology and Evolution, 8.

Roberts MJ (2009) Les Araignées de France et d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris, 384 p.

Saccò M, Blyth AJ, Venarsky M, Humphreys WF (2022) Trophic Interactions in Subterranean Environments. In : Encyclopedia of Inland Waters (Mehner T, Tockner K, éd.), Elsevier, 537-547.

Silva MS, Ferreira De Oliveira Bernardi L, Martins RP, Ferreira RL (2012) Transport and consumption of organic detritus in a neotropical limestone cave. Acta Carsologica, 41.

Simon KS (2012) Cave Ecosystems. In : Encyclopedia of Caves (White WB, Culver DC, éd.), Academic Press, 99-102.

Sket B (1999) The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. Biodiversity & Conservation, 8, 1319-1338.

Vandel A (1965) The origin and development of biospeleology. In : Biospeleology (Vandel A, éd.), Pergamon, 22-32.

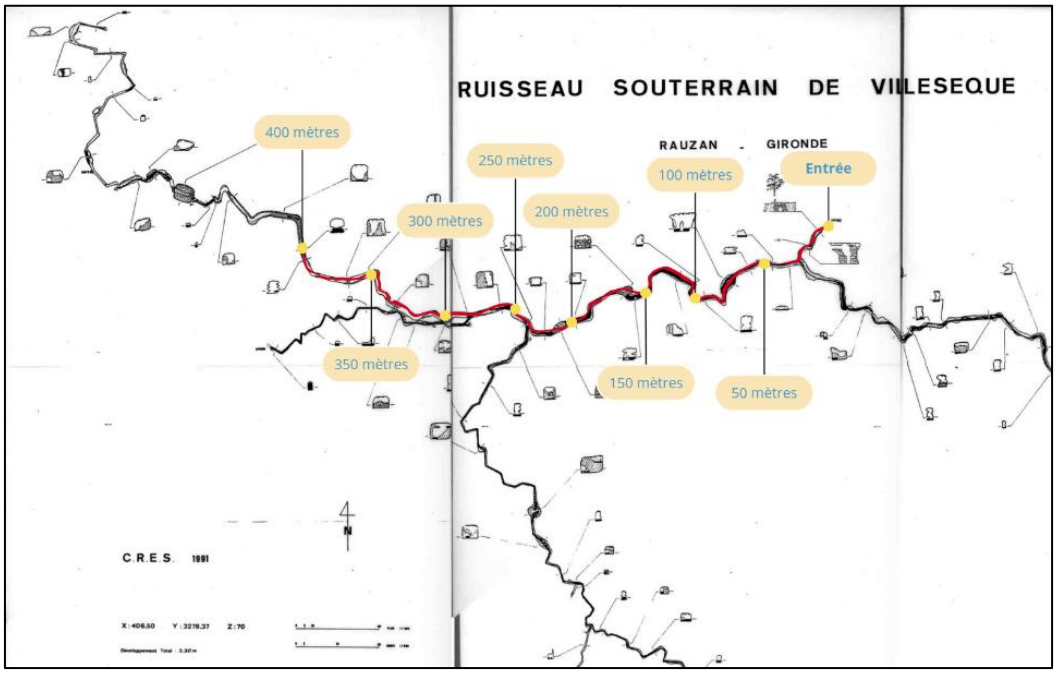
Vaz GAS, Souza-Silva M, Rodrigues Ferreira AHS, Ferreira RL (2025) Exploring the factors shaping the invertebrate community and habitat selection in a new Hotspot of Subterranean Biodiversity in South America. Acta Oecologica, 126, 104043.

Venarsky M, Simon KS, Saccò M, François C, Simon L, Griebler C (2023) Groundwater food webs. In : Groundwater Ecology and Evolution (Malard F, Griebler C, Rétaux S, éd.), Academic Press, 241-261.

White WB, Culver DC (2019) Chapter 29 - Cave, Definition of. In : Encyclopedia of Caves (Third Edition) (White WB, Culver DC, Pipan T, éd.), Academic Press, 255–259.

Annexes :

Annexe 1 : Transect et point d'échantillonnage réalisé dans la grotte de Villesèque.



Annexe 2 : Liste des espèces trouvées dans les 5 grottes étudiées avec leur régime alimentaire associée. (NE : Non Evaluée, LC : Least Concern, NA : Non Applicable, - : donnée manquante)

Famille	Especes	Nom vernaculaire	régime alimentaire	Statut IUNC
Aeshnidae	*Anax sp*		carnivore	LC
Agriolimacidae	*Deroceras sp*	-	herbivore	-
Amaurobiidae	*Coelotes terrestris*	Coelote terrestre	carnivore	LC
Aphididae	*Eucallipterus tiliae*	Puceron du tilleul	phytophage	NE
Bolitophilidae	*Bolitophila sp*	-	NA	-
Cambaridae	*Faxonius limosus*	Ecrevisse américaine	omnivore	NA
Carabidae	*Harpalus sp*	-	omnivore	-
Chironomidae	*Chironomidae sp*	Chironomidé	detritivore	-
Chironomidae	*Chironomus annularius*	Chironome annelé	détritivore	NE
Chironomidae	*Smittia aterrima*	-	détritivore	NE
Cixiidae	*Cixius sp*	-	phytophage	-
Collembola	*Collembola sp*	Collembole	NA	-
Diptera	*Diptera sp*	-	NA	-
Enchytreidae	*Enchytreidae sp*	-	détritivore	-
Entognatha	*Isotoma riparia*	-	détritivore	NE
Gammaridae	*Gammarus sp*	Gammare	detritivore	-
Gastrodontidae	*Zonitoides arboreus*	Escargot américain	omnivore	NA
Glomeridae	*Glomeris marginata*	Gloméris marginé	détritivore	NE
Helicidae	*Cepaea nemoralis*	Escargot des haies	herbivore	LC
Helicodontidae	*Helicodonta obvoluta*	Veloutée plane	herbivore	LC
Hirudinidae	*Hirudo sp*	Sangsue	hématophage	-
Julidae	*Julius sp*	-	détritivore	-
Keroplatidae	*Macrocera fasciata*	-	carnivore	NE
Limacidae	*Limax maximus*	Limace léopard	omnivore	LC
Limnephiloidea	*Stenophylax permistus*	Tricoptère	détritivore	-
Limoniidae	*Limonia nubeculosa*	Limonie des cavernes	detritivore	NE
Linyphiidae	*Porrhomma rosenhaueri*		carnivore	LC
Lithobiidae	*Lithobius aeruginosus*	Lithobie rouillé	carnivore	NE
Lithobiidae	*Eupolybothrus longicornis*	Eupolybothre à longues antennes	carnivore	NE
Lumbricoidea	*Lumbricidae sp*	Lombric	détritivore	-
Nesticidae	*Nesticus cellulanus*	Nestique alvéolé	carnivore	LC
Niphargidae	*Niphargus sp*	Niphargus	détritivore	-
Oniscidae	*Oniscus asellus*	Asselle des murs	détritivore	NE
Oxychilidae	*Oxychilus cellarius*	Luisant des caves	omnivore	LC
Pholcidae	*Pholcus phalangioides*	Pholque phalangiste	carnivore	LC
Phoridae	*Triphleba aptina*	-	détritivore	NE
Phoridae	*Phoridae sp*	-	NA	-
Polydesmidae	*Polydesmus sp*	Mille-pattes	détritivore	-
Rhinolophidae	*Rhinolophus ferrumequinum*	Grand rhinolophe	carnivore	LC, Protégée (espèce déterminante ZNIEFF)
Salamandridae	*Salamandra salamandra*	Salamandre tachetée	carnivore	LC, Protégée (espèce déterminante ZNIEFF)
Staphylinidae	*Staphylinidae sp*	-	omnivore	-
Staphylinidae	*Tasgius morsitans*	-	carnivore	NE
Tetragnathidae	*Metellina merianae*	Meta des terriers	carnivore	LC
Tetragnathidae	*Pachygnatha clercki*	-	carnivore	LC
Tetragnathidae	*Metelina bourneti*	-	carnivore	LC
Theridiidae	*Platnickina tincta*	-	carnivore	LC
Theridiidae	*Enoplognatha sp*	-	carnivore	-
Veliidae	*Velia caprei*	Grillon d'eau	carnivore	NE
Veliidae	*Velia sp*	-	carnivore	-