



Sauterelle des grottes, *Dolichopoda azami* (Orth. Raphidophoridé) - Cliché J.-M. Lemaire

Par Jean-Michel Lemaire et Jean Raffaldi

La biospéléologie et l'IBG



L'inventaire de la faune cavernicole nécessite une double compétence de spéléologue et de naturaliste. La direction scientifique du Parc national du Mercantour a donc imaginé de faire appel à la fois au Comité de spéléologie régionale de la Côte d'Azur (CSRCA), qui regroupe les spéléologues sportifs des Alpes-Maritimes et du Var, et aux auteurs de cet article, qui avaient une bonne connaissance de la biospéologie locale, notamment pour avoir découvert et décrit – avec Jean-Claude Giordan – une quinzaine d'espèces et de sous-espèces de *Duvalius* des Alpes méridionales durant les trente dernières années.

Le territoire du parc, même dans sa zone d'adhésion, offre relativement peu d'opportunités aux spéléologues : leurs terrains d'exercice favoris, comme les plateaux karstiques des Préalpes de Grasse et l'extraordinaire karst d'altitude du Marguareis n'en font pas partie. Cependant, l'inventaire entrepris il y a

plus de quarante ans par Y. Créac'h et scrupuleusement tenu à jour par le CSRCA a permis d'y sélectionner une quarantaine de cavités, représentatives de tous les milieux souterrains susceptibles d'abriter des cavernicoles : cavités de dissolution en substrat calcaire ou gypseux, failles tectoniques, résurgences, anciennes mines.

Il a fallu ensuite former les spéléologues à leur mission, en leur présentant les différents types d'organismes cavernicoles qu'ils allaient rencontrer et les différentes manières de capturer et de conserver ceux dont l'identification au niveau de



Duvalius carantii (Col. Carabidé) espèce présente dans le Parco Naturale Alpi Marittime mais pas dans le PNM - Cliché Francesco Tomasinelli/Parc national du Mercantour



Ferdinand Schmidt

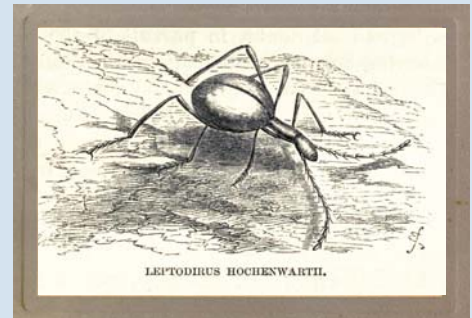
LES INSECTES DES GROTTES

En 1832, l'entomologiste austro-hongrois Ferdinand Schmidt (1791-1878) décrit sous le nom de *Leptodirus hochenwartii* un étrange Coléoptère Léiodidé aveugle trouvé dans la grotte d'Adelsberg, aujourd'hui Postojna en Slovénie. Stupéfait par ce « spectacle naturel des plus rares », Schmidt se lance dans l'exploration de cette grotte, une des plus grandes d'Europe, et y découvre de nombreux autres invertébrés, devenant ainsi le pionnier de la Biospéologie. Aujourd'hui, on connaît des milliers d'insectes, mais aussi d'autres animaux vertébrés ou invertébrés, dont tout ou partie du cycle de vie se déroule dans le domaine souterrain, sur tous les continents.

Depuis les travaux fondateurs du biologiste roumain Emil Racovitza (1868-1947), les biospéologues distinguent trois grandes catégories d'animaux cavernicoles :

- **les troglaxènes** recherchent un abri temporaire dans les grottes, où ils trouvent des conditions de température et d'humidité plus favorables qu'à l'extérieur, ou simplement une protection contre les prédateurs. Ainsi, certains papillons de nuit passent l'essentiel de leur vie adulte dans les grottes, où ils peuvent même s'accoupler. Mais bien entendu ils sortent pour pondre sur leur plante nourricière favorite, où se développent les chenilles. Les troglaxènes ne présentent pas d'adaptations morphologiques particulières à la vie souterraine, et périssent s'ils s'aventurent trop en profondeur et ne peuvent plus sortir.
- **Les troglaphiles** accomplissent tout leur cycle de vie dans le monde souterrain, mais sont aussi capables de sortir la nuit à l'extérieur si la température et l'humidité ne sont pas trop différentes de celles qui règnent dans la grotte. Dans les Alpes-Maritimes, on peut citer les Dolichopodes, sauterelles sans ailes à très longs appendices : on les trouve à tous les stades de leur développement dans les grottes, mais elles ont des yeux fonctionnels. Elles peuvent donc coloniser des cavités artificielles comme des caves humides.
- **Les troglobies** sont les plus évolués : généralement aveugles, dépigmentés et pourvus de longs appendices et soies sensorielles, ils ne peuvent survivre en dehors du milieu souterrain : ils sont très sensibles aux moindres variations de température et d'hygrométrie, et le rayonnement solaire leur est fatal en quelques instants. Le *Leptodirus* de Slovénie, le premier troglobie connu, en est un exemple emblématique. On considère souvent que sa morphologie extraordinaire est l'expression d'une parfaite adaptation à la vie dans de grandes cavités ; mais il est plus vraisemblable qu'elle est le fruit de mutations aléatoires qui auraient conduit à son extinction dans tout autre milieu.

■ Au moins dans le domaine méditerranéen, la colonisation du milieu souterrain par des insectes épigés s'explique très vraisemblablement par les changements climatiques du Pléistocène (jusqu'à 12 000 ans BP¹). Les insectes qui vivaient dans l'humus épais, humide et frais des forêts à feuilles pérennes du Miocène (jusqu'à 5,3 millions d'années BP) – forêts dont des lambeaux survivent aujourd'hui dans les Îles Canaries et Madère – se sont réfugiés dans les fissures et cavités du sol lorsque ces forêts ont disparu au Pléistocène, remplacées par des alternances de toundra et de forêts caducifoliées. Les substrats calcaires, sujets à la karstification, ont été particulièrement propices à cette colonisation. Mais les lignées d'insectes qui ont pu survivre ainsi se sont trouvées en quelque sorte piégées dans un cul-de-sac évolutif : le milieu souterrain, pauvre en nourriture mais aussi en prédateurs, aux conditions climatiques peu variables, a permis à des mutations qui auraient été létales à l'extérieur de se perpétuer, et ce d'autant plus que certaines de ces mutations, notamment la perte des yeux et la dépigmentation, présentent des avantages en termes d'économie d'énergie. Mais le retour en arrière devenait dès lors impossible.



Une autre conséquence de ce scénario est que l'essentiel du milieu souterrain colonisé par les descendants de ces insectes du Miocène est formé des fissures du sol profond, que l'on appelle le milieu souterrain superficiel (MSS). De ce point de vue, les grottes et avens pénétrables par l'Homme apparaissent comme de simples « lucarnes » sur un milieu considérablement plus vaste, mais qui nous est pratiquement impénétrable. Dans quelques rares cas cependant, comme celui de *Leptodirus* et de certains *Aphaenops* (Carabidés) des Pyrénées, des lignées ont connu des évolutions morphologiques telles qu'elles ne peuvent plus vivre dans les interstices étroits du MSS, mais seulement sur les parois des grandes cavités.

À relire, précédemment dans *Insectes*, n° 116, 2000(1) : La vie mystérieuse des grottes et des cavernes, par Michel Martinez. En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i116martinez.pdf

■ ... ET DANS LES ALPES DU SUD

Dans les Alpes-Maritimes, on n'observe pas d'évolutions aussi spectaculaires, sans qu'on sache l'expliquer clairement. De ce fait, tous les troglobies des Alpes du Sud appartiennent en fait à la faune du MSS, et ce que l'on peut voir de cette faune en visitant les grottes n'en est donc qu'une toute petite partie : des espèces réputées très rares, comme les Coléoptères Carabidés *Trogloites ochsi* des Préalpes de Grasse et *Agostinia launi* du Marguareis sont en fait abondantes, mais leur milieu de prédilection nous est largement inaccessible.

Ceci explique aussi que l'on peut trouver des troglobies dans des cavités artificielles comme les anciennes mines ou galeries de fortifications militaires : il est nécessaire pour cela que la roche-mère soit suffisamment fracturée et que les parois de la galerie soient suffisamment fissurées pour laisser passer les troglobies, et que ces derniers retrouvent dans les galeries les conditions climatiques qui leur sont vitales : hygrométrie élevée, température constante et suffisamment basse, absence de courants d'air. C'est ainsi que, dans le cadre de l'IBG, Patrice Torjman, garde-moniteur au PNM et spéléologue chevronné, a pu découvrir dans une ancienne mine de Valdeblore : *Duvalius magdelainei torjmani*, une nouvelle race d'un Carabidé troglobie, qui est probablement répandue en fait dans tout le MSS du val de Blone.

De fait, parmi les troglobies du MSS, les carabiques du genre *Duvalius* se sont remarquablement diversifiés dans les Alpes-Maritimes, puisqu'on y trouve 18 espèces sur les 26 qui vivent sur le territoire français ; de plus ces 18 espèces se sont elles-mêmes diversifiées en une quarantaine de races locales. Cette diversification tient certainement au morcellement du milieu souterrain résultant de la géologie particulièrement complexe et tourmentée de ce département.

1. Before present : sigle utilisé en archéologie et signifiant « avant le présent ».

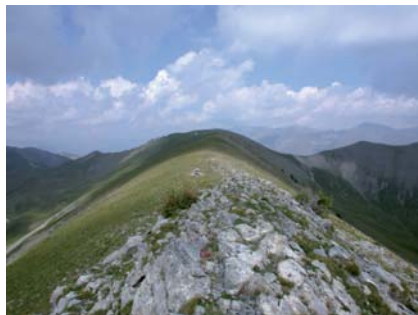
l'espèce ne peut se faire qu'au laboratoire, c'est-à-dire presque tous les invertébrés.

En 2009, cinq équipes de trois spéléologues se sont partagé quinze cavités dans le secteur Bévéra-Roya, et l'année suivante quinze autres cavités dans le secteur Vésubie-Cians-Haut Var.

Le bilan fut loin d'être négligeable : outre le taxon nouveau pour la science cité ci-contre en encadré, une douzaine d'invertébrés cavernicoles ont été ajoutés à l'inventaire du Parc, dont certains, comme le cloporte *Buddelundiella zimmeri zimmeri* Verhoeff, 1930, n'étaient connus de France que par une citation ancienne et imprécise. Plutôt que d'en dresser une liste exhaustive et inévitablement rébarbative, penchons-nous maintenant – au figuré bien sûr ! – sur deux cavités d'un intérêt biologique majeur, toutes deux situées dans le cœur du parc.

■ L'AVEN DE GRANRÉON (COMMUNE DE ROUBION)

Cette petite cavité s'ouvre à 2 240 m sur la crête du même nom, située à 3 500 m à l'est du sommet du mont Mounier et qui délimite à cet endroit les communes de Roubion et de Roure. Bien qu'elle soit notée « aven » sur la carte IGN, elle ne mérite guère ce nom vu ses faibles dimensions. Il s'agit d'une faille dans des roches triasiques, agrandie par gélifraction, comme l'atteste l'épaisse couche de pierres qui en recouvre le fond.



En haut, la crête de Granréon où poussent de nombreux bouquets d'edelweiss.
En bas, Jean Raffaldi à l'entrée de l'aven de Granréon - Clichés J.-M. Lemaire

Dans les années 1990, le second auteur y a pris au piège quelques exemplaires d'un *Duvalius* qui ne s'apparente à aucune des autres espèces connues du genre, nommé *Duvalius cornilloni* Giordan & Raffaldi, 1998. La présence de ce carabique à si haute altitude est tout-à-fait singulière, et il est de plus très peu abondant dans cette cavité, puisque l'équipe de l'IBG qui était chargée de l'inventorier n'est pas parvenue à le reprendre. Il s'agit ici encore d'un élément du milieu souterrain superficiel particulier qui doit exister dans cette

crête, parcourue de fissures étroites et certainement très profondes. Lors des glaciations pléistocènes, les crêtes du massif du Mounier devaient émerger des glaces, de sorte qu'un écosystème de type toundra a pu s'y maintenir et permettre aux ancêtres de *D. cornilloni* de survivre, cependant que l'orogénèse alpine se poursuivait.

Notre *Duvalius* se retrouve donc complètement isolé dans une sorte d'île biogéographique. On ne peut exclure cependant qu'il soit répandu dans tout le massif du Mounier dans un milieu souterrain difficile sinon impossible à explorer.

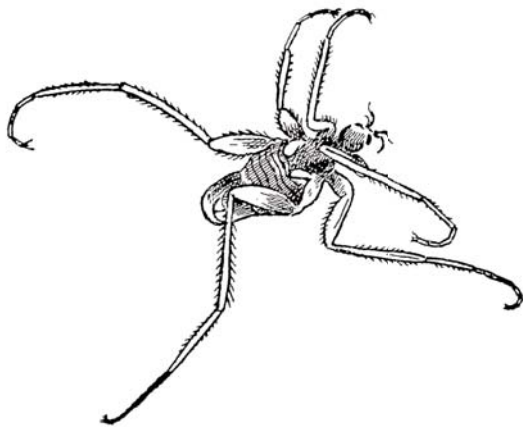
Mais l'équipe de l'IBG a néanmoins fait une découverte fort intéressante dans ce petit aven. Les pièges contenaient d'assez nombreux exemplaires d'un insecte insolite, la « mouche des neiges » *Chionea alpina* (Dip. Limoniidé). Ce Nématocère proche des tipules et plus encore des *Limonia*, moustiques troglodites très abondants dans les entrées des grottes, est totalement privé d'ailes, et on ne peut le voir à l'extérieur qu'au début de l'été, courant sur la neige fondante ; sa température idéale



De gauche à droite : *Agostinia launi*, *Duvalius magdelainei tordjmani* et *Duvalius cornilloni* - Clichés J.-M. Lemaire



Apopestes spectrum (Lép. Érébidé), un papillon troglodème classique sur le parc
Cliché J.-M. Lemaire



La Mouche des neiges, *Chionea alpina*. In :
Marchand, 1917. Notes on the Habits of the
Snow-Fly (*Chionea*). *Psyche*, Vol. 24(5), pp.
142-153.



Sphodropsis ghilianii - Cliché J.-M. Lemaire

d'activité est donc très exactement 0 °C ! Sa présence dans une grotte d'altitude confirme – cela avait déjà été signalé ailleurs – qu'il s'y réfugie lorsque la neige est fondue. Incidemment, *C. alpina* ne figurait pas encore sur les listes de l'IBG.

■ L'AVEN PRIMARD (COMMUNE DE SAORGE)

L'aven Primard (ou des Tempêtes) s'ouvre à 1 990 m d'altitude sur le versant sud de la cime du Scandail. Il s'agit d'une faille tectonique située au bord supérieur d'un petit effondrement à peu près circulaire, bien visible sur la carte géologique sous la forme d'un îlot triasique dans une zone de pélites permienues. Un puits vertical de 20 m, coupé à mi-hauteur d'un palier en pente, permet d'atteindre une salle de 12 m sur 3 ; au point le plus bas de cette salle, la faille se poursuit par une galerie pénétrable jusqu'à - 48 m.

Cette cavité, peu fréquentée par les spéléologues sportifs, n'avait jamais été explorée par des biospéléologues. On pouvait donc s'attendre à de bonnes surprises.

Les pièges placés dans la salle ont fourni un Coléoptère Carabidé troglophile déjà bien connu de cette zone, *Sphodropsis ghilianii*. Sa ré-

partition est d'un très grand intérêt biogéographique : d'une part, les autres espèces du même genre vivent fort loin des Alpes, en Afghanistan (une espèce troglodème) et autour de l'Himalaya (cinq espèces épigées) ; d'autre part, à l'exception des Alpes-Maritimes, l'espèce jalonne le versant italien des Alpes à l'exacte limite de l'extension maximum des glaciers pléistocènes ; ses ancêtres devaient donc pourchasser des petits arthropodes dans les moraines au bord des glaces fondantes, et se sont réfugiés dans les grottes et le MSS à la fin des glaciations. Ils ont cependant traversé la crête des Alpes dans les Alpes-Maritimes, où ils ont atteint la forêt de Turini.

Les parois de l'aven Primard sont fréquentées par une colonie de craves à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), qui ont quitté les lieux en manifestant bruyamment leur réprobation lorsque nous nous sommes approchés de l'ouverture.

Parvenus dans la salle à -20 m, nous avons prélevé du terreau enrichi de guano à l'aplomb de l'ouverture, et tamisé un vieux nid – nous étions en septembre. De retour à la maison les prélèvements ont été mis dans des appareils de Berlèse. Dès le lendemain deux bestioles inattendues nous attendaient dans le flacon de récolte.

Tout d'abord... des puces ! Deux fois plus grosses que les puces de chat, de chien ou d'Homme, elles avaient émergé de nymphes contenues dans le nid, les secousses du



Des pièges, de simples bouteilles de bière ou de soda de 25 cl, sont remplis au cinquième d'un mélange attractif stabilisé à base de vin. Ces bouteilles sont disposées sous des pierres, de façon à constituer un microclimat favorable - Cliché J.-M. Lemaire



Ci-dessus, la puce *Ceratophyllus vagabundus alpestris* (Cliché J.-M. Lemaire) et à droite, un de ses hôtes, le Crave à bec rouge - Cliché Malte Uhl, licence Creative Commons Attribution-Share Alike 2.5 Generic

tamis et la chaleur du laboratoire ayant déclenché un processus normalement activé par l'arrivée d'un oiseau. Nous consultâmes le spécialiste français des Siphonaptères, Jean-Claude Beaucournu, qui y reconnut *Ceratophyllus vagabundus alpestris* (Siph. Cératophyllidé), une puce d'oiseau qui n'était connue ni des Alpes du Sud, ni du crave, mais seulement des Pyrénées et de Suisse, et sur chocard (*Pyrrhocorax graculus*), l'autre corvidé montagnard !

Ensuite, un curieux petit charançon couleur de terre et hérissé de soies courtes et épaisses. Ils s'agissait d'un *Trachyploeus* (Col. Curculionidé), genre nombreux et difficile, que la littérature à notre disposition ne nous permit pas d'identifier jusqu'à l'espèce. Les échantillons partirent donc cette fois jusqu'en République Tchèque, où le spécialiste du genre, Roman Borovec, crut d'abord avoir affaire à une nouvelle espèce, que nous proposâmes d'appeler *T. lecciae*, en hommage à la charmante coordinatrice scientifique de l'IBG. Malheureusement, après une étude approfondie, il fallut se résoudre à une conclusion moins spectaculaire : notre « *lecciae* » n'est qu'une forme de *T. heymesii*, toujours rare et localisé, mais assez largement répandu dans les montagnes de l'Europe moyenne. Or cette espèce est parthénogénétique : elle est donc représentée par une multitude de populations isolées, dont chacune est constituée d'indi-

vidus génétiquement identiques, et qu'il serait donc vain de nommer. Cela étant, ce charançon n'est pas un cavernicole ; il vit en fait dans le sol, aux dépens de racines : il trouve encore de telles racines au pied du puits d'entrée, où malgré la profondeur, des arbustes parviennent à venir exploiter les matières azotées du guano.

Chose étonnante, nous avons trouvé pas moins de quatre autres espèces de *Trachyploeini* au fond de l'aven ou en tamisant la terre sous les grosses pierres enfoncées près de l'ouverture. Ces espèces sont toutes venues grossir l'inventaire du Parc.

■ EN CONCLUSION

Un inventaire biologique n'est jamais achevé : même dans le domaine épigé il reste certainement des découvertes à faire. Mais a fortiori dans le domaine souterrain, la difficulté d'échantillonner la faune cavernicole et le peu de connaissances précises que nous avons de leurs cycles de vie font que bien des insectes ont dû échapper à nos investigations, sans parler des autres arthropodes, pour lesquels les spécialistes sont très peu nombreux, voire inexistants. De plus, le milieu souterrain superficiel n'a pratiquement pas fait l'objet de prélèvements spécifiques, au moyen par exemple de pièges profondément enfoncés. Il reste donc du travail pour une prochaine campagne d'inventaires ! ■



Trachyploeus heymesii qui ne sera donc pas « *lecciae* »... Cliché J.-M. Lemaire

Les auteurs

Jean-Michel Lemaire et Jean Raffaldi se sont passionnés pour les Coléoptères dès l'enfance. En marge et maintenant à l'issue de leurs activités professionnelles respectives, ils se consacrent notamment à l'exploration des grottes des Alpes-Maritimes et de la Corse à la recherche des Carabidés et Léiodidés cavernicoles. Ils sont tous deux attachés scientifiques au Muséum d'histoire naturelle de Nice et ont fondé l'association Troglorites pour la connaissance et la préservation des Coléoptères terricoles et troglodies (<http://troglorites.fr/>). Contact : trogloirites@mac.com

Contact : jean-michel.lemaire06@orange.fr