

# 法国阿尔卑斯—罗讷(Rhone-Alps)岩溶洞穴 弱光带苔藓植物群落研究<sup>①</sup>

张朝晖<sup>1</sup>, 艾伦·培特克斯<sup>2</sup>

(1. 贵州师范大学生物科学技术系, 贵阳 550001; 2. 英国伦敦帝王大学生命科学部, 伦敦 SE1 8WA)

**摘 要:**报道了法国阿尔卑斯—罗讷(Rhone-Alps)地区 3 个岩溶洞穴苔藓植物群落研究结果。记载典型洞穴苔藓群落 11 个, 苔藓植物种类 8 科 12 属 15 种(含变种); 区系地理成分含北温带分布(46.66%)、温带欧洲分布(6.67%)、欧洲—亚洲分布(6.67%)、欧洲—北美分布(13.33%)和世界广泛分布(26.67%)5 种成分; 生活型含高丛集型(20%)、矮丛集型(33.33%)、交织型(40%)和平铺型(6.67%)4 种类型。根据岩溶沉积环境特征, 划分洞穴苔藓群落为钟乳石苔藓群落、洞壁钙华苔藓群落、洞底泉华苔藓群落和石灰土苔藓群落等 4 种生态类型。

**关键词:**岩溶洞穴; 苔藓植物群落; 弱光带; 法国阿尔卑斯—罗讷地区  
中图分类号:Q948.15 文献标识码:A

苔藓植物群落是喀斯特地区洞穴生态系统重要生物群落类型之一, 苔藓植物在洞穴内的分布主要集中在具有微弱可见光的洞穴弱光带(twilight zone)或门坎带(threshold)<sup>[1~6]</sup>。研究岩溶洞穴苔藓植物, 对研究喀斯特地区苔藓植物区系特征、起源与演化等具有重要的意义, 并有助于阐明一些喀斯特洞穴洞口带岩溶沉积和溶蚀形态特征<sup>[2~4]</sup>。

阿尔卑斯山脉(Mt. Alps)位于法国东南角, 主峰勃朗峰海拔 4807m, 是西欧最高峰。岩溶地貌在该区域具有分布广泛, 但规模较小的特点, 裸露碳酸盐岩地层主要包括侏罗纪石灰岩和三叠纪泥灰岩<sup>[7,8]</sup>。2000 年 4 月, 中英作者曾共同对法国阿尔卑斯山脉典型岩溶地区苔藓植物、生物钙华沉积、洞穴生物、岩溶生物地球化学等进行了较系统的野外考察。本文主要报道有关阿尔卑斯—罗讷(Rhone-Alps)地区 3 个岩溶洞穴苔藓植物群落研究结果, 以期为中国西南、西欧岩溶地区苔藓植物区系、生态、岩溶生物沉积的进一步比较研究提供基本的数据和资料。

## 1 研究地点自然地理概况及研究方法

### 1.1 自然地理情况

研究地点位于法国东南部, 属于法国阿尔卑斯—罗讷(Rhone-Alps)地区, 地理坐标大约北纬 46°24', 东经 4°32', 距里昂市(Lyon)约 120km。气候为亚热带地中海气候, 年均温度 7.8℃, 年均降水量 2050mm<sup>[9]</sup>。出露的碳酸盐岩主要是侏罗纪石灰岩, 过境的罗纳河诸支流将该地带深切分割成不同的地块, 常见岩溶地貌类型有峡谷、陡崖、瀑布、喀斯特泉、洞穴等<sup>[7,8]</sup>。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 野外工作

研究地点位于罗纳河谷左岸—石灰岩山中部峭壁下海拔 320~850m 处。研究地点含大瀑布洞(Cascade de Gouruier Cave 1)、大瀑布水帘洞(Cascade de Gouruier Cave 2)和古尼溶洞(Grotte et lac de Gournier)等 3 个岩溶洞穴, 基本情况见表 1。在上述 3 个洞穴中, 采用 10cm×10cm 金属方框, 从洞外至洞穴可见光范围内取洞穴苔藓植物群落样方

<sup>①</sup> 基金项目: 国家自然科学基金(No. 39960009, No. 39810130532)及英国皇家学会(The Royal Society BP Amoco Research Fellowship)联合资助作者简介: 张朝晖(1963—), 男, 硕士, 副教授, 主要从事苔藓植物学、岩溶植物生物学和钙华生物学研究。

52 个,野外观察并记录苔藓形态、钙华和环境特征。  
野外工作时间:2000. 4. 15~4. 16。

1. 2. 2 室内工作

(1)标本鉴定:在伦敦帝王学院艾伦实验室和英国自然历史博物馆隐花植物标本室,借助欧洲现代分类工具书,利用光学显微镜、实体解剖镜分析并鉴定

苔藓植物标本。

(2)群落研究:群落概念参考陈邦杰<sup>[10]</sup>和 Longton, RE<sup>[11]</sup>对苔藓群落的命名原则;生活型(Life-form)参考 Magdefrau<sup>[12]</sup>的概念和分类系统;植物区系参考 Schuster, RM.<sup>[13]</sup>和 Tan, B C & Pocs, T<sup>[14]</sup>等对世界苔藓植物分区的标准。

表 1 法国阿尔卑斯—罗讷岩溶洞穴特征

Tab. 1 The characteristics of karst caves in Rhone-Alps, France

洞穴编号	洞名	洞穴基岩	洞穴类型	洞穴数据	海拔(m)	苔藓种数	苔藓分布
I	大瀑布洞	现代石灰华	人造钙华洞	位于大瀑布下,洞长 23m,洞高 1.8m,洞宽 1.75m	745	5	0.5~3m
II	大瀑布水帘洞	现代石灰华	钙华洞	位于大瀑布前沿,洞深约 8.5m,洞高 2.8m,洞宽 1.95m	743	6	2~7m
III	古尼溶洞	石灰岩	石灰岩溶洞	位于喀斯特石山基部,洞深超 200m,洞高 2.8m,洞宽 1.95m,洞底有一宽约 1m 的溪流过洞	764	5	1~12m

2 法国阿尔卑斯—罗讷(Rhone-Alps)地区岩溶洞穴苔藓植物群落特征

2. 1 群落种类组成

根据我们室内研究结果,3 个调查洞穴中共含有钙华苔藓植物 8 科 12 属 15 种(表 2)。其中苔类植物仅 1 科 1 属 1 种,而藓类植物含 7 科 11 属 14 种,是洞穴苔藓植物的主要成分。优势的苔藓类植物有丛藓科(Pottiaceae, 4 种)、青藓科(Brachytheciaceae, 3

种)和凤尾藓科(Fissidentaceae, 2 种)等。这一结果,与我们在中国贵州茂兰国家自然保护区、黄果树风景区的观察是相似的<sup>[1,2]</sup>。但是,在法国阿尔卑斯—罗讷(Rhone-Alps)地区岩溶洞穴中,有一些苔藓植物种类是中国岩溶洞穴苔藓植物区系所未有的<sup>[1,2]</sup>,如淡黄同蒴藓(新拟名)*Homalothecium lutescens*(Hedw.) Robins 和蒙尼凤尾藓(新拟名)*Fissidens adianthoides* Hedw. 等。

表 2 法国阿尔卑斯—罗讷岩溶洞穴苔藓植物群落种类组成统计

Tab. 2 The statistics of bryophyte species within karst caves in Rhone-Alps, France

科	属	种
溪苔科 Pelliaceae	溪苔属 <i>Pellia</i>	花叶溪苔 <i>P. endiviifolia</i> (Dicks)Dum
柳叶藓科 Amblystegiaceae	牛角藓属 <i>Cratoneuron</i>	牛角藓曲茎变种 <i>C. filicium</i> (Hedw.)curvicaule(Jur.)Monk 牛角藓原变种 <i>C. filicium</i> (Hedw.)Spruce var. <i>filicium</i>
青藓科 Brachytheciaceae	同蒴藓属 <i>Homalothecium</i>	淡黄同蒴藓(新拟名) <i>H. lutescens</i> (Hedw.)Robins
	细喙藓属 <i>Rhynchostegiella</i>	细喙藓 <i>R. tenella</i> (Dicks)Limpr
	长喙藓属 <i>Rhynchostegium</i>	溪边长喙藓 <i>R. riparioides</i> (Hedw.)C. Jens
真藓科 Bryaceae	真藓属 <i>Bryum</i>	拟三列真藓 <i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.)Schwaegr.
曲尾藓科 Ditrichaceae	对叶藓属 <i>Distichum</i>	斜蒴对叶藓 <i>D. Inclinatum</i> (Hedw.)P. Beauv
绢藓科 Entodontaceae	灰石藓属 <i>Orthothecium</i>	灰石藓 <i>O. rufescens</i> (Hartw)Br. Eur.
凤尾藓科 Fissidentaceae	凤尾藓属 <i>Fissidens</i>	蕨叶凤尾藓 <i>F. adianthoides</i> Hedw. 蒙尼凤尾藓(新拟名) <i>F. mongnilonii</i> Ther
丛藓科 Pottiaceae	复边藓属 <i>Cinclidotus</i>	复边藓 <i>C. fontinalioides</i> (Hedw.)P. Beauv
	艳枝藓属 <i>Eucladium</i>	艳枝藓 <i>E. verticillatum</i> (Brid.)Br. Eur.
	净口藓属 <i>Gymnostomum</i>	钙质净口藓 <i>G. calcareum</i> Nees & Hornsch 钩喙净口藓 <i>G. recurirostum</i> Hedw.

总计:8 科 12 属 15 种

洞穴内一个有趣的现象是苔藓植物参与淡水碳酸钙沉积,在洞穴弱光带(twilight zone)或门坎带(threshold)形成钙华石(Travertine or Tufa)<sup>[2,18]</sup>。在上述洞穴内,主要参与淡水碳酸钙沉积形成钙华石的藓类植物有艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur.、钩喙净口藓 *Gymnostomum recurirostum* Hedw.、拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr. 和牛角藓原变种 *Cratoneuron filicium* (Hedw.) Spruce var. *filicium* 等 4 种苔藓植物。

洞穴内另一个有趣现象是具有萤光苔藓植物。在中国黔桂滇诸省岩溶洞穴中,常见的种是黄光苔 *Cyatodidium aurea-nitens* (Griff) Schiffn; 在英国英格兰和威尔士砂页岩洞穴中,常见的种是光藓 *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. & Mohr。但在法国阿尔卑斯—罗纳岩溶洞穴中,我们未见萤光苔藓植物分布。

## 2.2 苔藓植物区系地理成分

根据 Schuster, RM.<sup>[13]</sup> 和 Tan, B C & Pocs, T<sup>[14]</sup> 对世界苔藓植物分布区的划分,可把法国阿尔卑斯—罗纳岩溶洞穴苔藓植物划分成如下区系地理成分,即温带欧洲分布(European Temperature)、北温带分布(North Temperature)、欧洲—北美分布(Europe-North American)、欧洲—亚洲分布(Europe-Asia)和世界广泛分布种(Cosmopolitan)等 5 种类型(见表 3)。

北温带分布种有 7 种,占总数的 46.66%,如艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur., 斜蒴对叶藓 *Distichum inclinatum* (Hedw.) P. Beauv, 钩喙净口藓 *Gymnostomum recurirostum* Hedw., 灰石藓 *Orthothecium rufescens* (Hartw) Br. Eur. 和溪边长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens 等; 温带欧洲分布种有 1 种,占总数的 6.67%,即淡黄同蒴藓(新拟名) *Homalothecium lutescens* (Hedw.) Robins; 欧洲—亚洲分布种有 1 种,占总数的 6.67%,即牛角藓曲茎变种 *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) *curvicaule* (Jur.) Monk; 欧洲—北美分布种有 2 种,占总数的 13.33%,它们是蒙尼凤尾藓(新拟名) *Fissidens mongnionii* Ther. 和细喙藓 *Rhynchostegiella tenella* (Dicks) Limpr 等; 世界广布种有 4 种,占总数的 26.67%,它们是拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr, 牛角藓 *Cratoneuron filicium* (Hedw.) Spruce var. *filicium*,

蕨叶凤尾藓 *Fissidens adianthoides* Hedw., 花叶溪苔原变种 *Pellia endiviiifolia* (Dicks) Dum, 和钙质净口藓 *Gymnostomum calcareum* Nees & Hornsch 等。在上述 5 种类型中,北温带分布、世界广泛分布种、欧洲—北美分布占优势。

表 3 法国阿尔卑斯—罗纳岩溶洞穴苔藓植物区系地理成分  
Tab. 3 The phytogeographical elements of the bryoflora of karst caves in Rhone-Alps, France

地理成分	种类数量	百分比(%)
世界分布	4	26.67
北温带分布	7	46.66
欧洲分布	1	6.67
欧洲-亚洲分布	1	6.67
欧洲-北美分布	2	13.33

## 2.3 苔藓植物生活型(Life-form)

生活型是苔藓植物生长型、群集方式及其对外界环境的长期综合反映。通过苔藓植物生活型的分析,可以揭示环境的一般特征<sup>[12]</sup>。法国阿尔卑斯—罗纳岩溶洞穴苔藓植物生活型,可划分为 4 种基本类型(见表 4): 高丛集型(Tall turfs), 3 种,占总数的 20%,即淡绿凤尾藓; 矮丛集型(Short turfs), 5 种,占总数的 33.33%,它们是绿片苔、背托苔、陀螺状无褶苔、灰土扭口藓、钩喙净口藓、艳枝藓等; 平铺型(Mats), 1 种,占总数的 6.67%,即花叶溪苔和蛇苔; 交织型(Wefts), 6 种,占总数的 40%,它们是溪边长喙藓、石韦美喙藓、长叶牛角藓、长叶牛角藓淡绿变种和牛角藓等。由于考察点岩溶洞穴洞口生境具有弱光和潮湿的特点,故矮丛集型和交织型占优势(73.33%)。

表 4 法国阿尔卑斯—罗纳岩溶洞穴苔藓植物生活型  
Tab. 4 Life-forms of bryophytes of karst caves in Rhone-Alps, France

生活型	种类数量	百分比(%)
矮丛集型	5	33.33
高丛集型	3	20
交织型	6	40
平铺型	1	6.67

## 2.4 群落类型及生态分布

表 5 给出了法国阿尔卑斯—罗纳岩溶洞穴苔藓植物群落 11 个,这些群落在洞穴弱光带分布,构成了

3 个洞穴生态系统中重要的绿色生物成分。根据苔藓植物群落生长位置及基质,可把法国阿尔卑斯—罗讷岩溶洞穴苔藓植物群落划分为如下 4 种基本生态群落分布类型:

2.4.1 钟乳石苔藓群落(Communities on speleothem)

指在洞穴洞顶可见光范围内沉积石灰华,形成钟乳石的苔藓植物群落。现代生物成因的钟乳石,除表面附有明显生物群落外,还具有明显的趋光性<sup>[2,3]</sup>。考察中所见唯一洞顶钟乳石苔藓群落位于古尼溶洞洞口顶部,形成钟乳石的群落是艳枝藓群落 *Eucladietum*。艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur 在英国曾有报道参与形成向光钟乳石<sup>[19]</sup>。

2.4.2 洞壁钙华苔藓群落(Communities on travertine wall)

指在洞壁石灰华上生长的苔藓植物群落。考察中大瀑布洞、大瀑布水帘洞和古尼溶洞等 3 个岩溶洞穴均含有此类型群落,这一类型群落包含溪苔群落 *Pellietum*, 真藓群落 *Bryetum*, 细喙藓—复边藓群落 *Rhynchostegiello-incliidotetum*, 净口藓—洞蒴藓群落

*Gymnostomo-Homalotheacetum* 和牛角藓群落 *Cratoneuretum* 等。

2.4.3 洞底泉华苔藓群落(Communities on floor seepage)

指在洞底喀斯特泉或溪流边缘或滴水环境中沉积淡水碳酸钙的苔藓植物群落。考察中大瀑布水帘洞含有此类型群落,如灰石藓群落 *Orthoheciatum*, 净口藓—凤尾藓群落 *Gymnostomo-Fissidenetum*, 净口藓群落 *Gymnostometum* 等。

2.4.4 洞底石灰土苔藓群落(Communities on lime-soil)

指在洞底或洞壁石灰岩面薄土上生长的苔藓植物群落。考察中该类型仅见长喙藓群落 *Rhynchostegietum* 和凤尾藓群落 *Fissidenetum*, 分布于古尼溶洞中。

在上述 4 种基本生态群落分布类型中,钙华苔藓群落(含钟乳石苔藓群落、洞壁钙华苔藓群落和洞底泉华苔藓群落)占总数的 81.82%, 共有 9 个。这反映出法国阿尔卑斯—罗讷岩溶洞穴中生物岩溶沉积活跃,是洞穴弱光带生物钙华的主要沉积者之一。

表 5 法国阿尔卑斯—罗讷岩溶洞穴主要钙华苔藓群落及其分布环境

Tab. 5 The main types and distribution of bryophyte communities of karst caves in Rhone-Alps, France

洞穴苔藓群落类型	群落名称	群落种类组成*	生长基质及生境	群落分布深度(m)	分布洞穴
钟乳石苔藓群落	艳枝藓群落 <i>Eucladietum</i>	<i>Eucladium verticillatum</i>	钟乳石。洞口带下垂钟乳石,略向光线倾斜	1~5	古尼溶洞
洞壁钙华苔藓群落	溪苔群落 <i>Pellietum</i>	优: <i>Pellia endiviifolia</i> 伴: <i>Cratoneuron filicinum</i> var. <i>curvicaule</i>	洞壁钙华。瀑布下自然钙华洞壁,极潮湿	3~7	大瀑布水帘洞
	真藓群落 <i>Bryetum</i>	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	洞壁钙华。瀑布下自然钙华洞壁,极潮湿	5~7	大瀑布水帘洞
	细喙藓—复边藓群落 <i>Rhynchostegiello-Cincliidotetum</i>	<i>Rhynchostegiella tenella</i> var. <i>tenella</i> + <i>Cincliidotus fontinalioides</i>	洞壁钙华。瀑布下人工旅游钙华洞壁,阴湿	1~3	大瀑布洞
	净口藓—洞蒴藓群落 <i>Gymnostomo-Homalotheacetum</i>	优: <i>Gymnostomum calcareum</i> + <i>Homalothecium lutescens</i> 伴: <i>Distichium inclinatum</i>	洞壁钙华。瀑布下人工旅游钙华洞壁,阴湿	2~3	大瀑布洞
	牛角藓群落 <i>Cratoneuretum</i>	<i>Cratoneuron filicinum</i> var. <i>filicinum</i>	洞壁钙华。瀑布下自然钙华洞壁,极潮湿	3~5	大瀑布水帘洞
洞底泉华苔藓群落	净口藓群落 <i>Gymnostometum</i>	<i>Gymnostomum recurirostum</i>	洞壁钙华。瀑布下自然钙华洞壁,极潮湿	4~7	大瀑布水帘洞
	净口藓-凤尾藓群落 <i>Gymnostomo-Fissidenetum</i>	<i>Gymnostomum calcareum</i> + <i>Fissidens adianthoides</i>	洞壁钙华。瀑布下自然钙华洞壁,极潮湿	4	大瀑布水帘洞
	灰石藓群落 <i>Orthoheciatum</i>	<i>Orthohecium rufescens</i>	洞壁钙华。瀑布下自然钙华洞壁,极潮湿	2~5	大瀑布水帘洞
洞底石灰土苔藓群落	长喙藓群落 <i>Rhynchostegietum</i>	<i>Rhynchostegium riparioides</i>	湿石灰土。洞内有一小溪,阴湿	2~3	古尼溶洞
	凤尾藓群落 <i>Fissidenetum</i>	<i>Fissidens mongnillonii</i>	湿石灰土。洞内有一小溪,阴湿	5~12	古尼溶洞

\* 优势种,伴指伴生种。

致谢:在英国访问研究期间,承蒙英国自然历史博物馆(The Natural History Museum)隐花植物标本室 Le Ellis 博士、Alan Harrington 博士和 Angeca E. Newton 博士,里丁大学(University of Reading) R. E. Longton 博士及帝王大学(King's College London)艾伦实验室有关工作人员提供资料及标本查阅等友好帮助,作者在此一并致谢。

#### 参考文献:

- [1] 张朝晖. 茂兰喀斯特洞穴苔藓落[J]. CHENIA, 1993, 1: 51—56.
- [2] 张朝晖, 王智慧, 祝安. 黄果树喀斯特洞穴群苔藓植物岩溶初步研究[J]. 中国岩溶, 1996, 15: 224—232.
- [3] 王福星, 曹建华, 黄俊发. 洞穴弱光带的生物岩溶[J]. 中国岩溶, 1998, 17: 41—48.
- [4] Chapman, P. Caves and cave Life [M]. Harper Collins Publishers. London, 1993.
- [5] Cullingford, CHD. An introduction to speleology[M]. Routledge and Kegan Paul Ltd. London.
- [6] Ford, TD & Cullingford, CHD. The Science of Speleology[M]. Academic Press. London.
- [7] Hoffman, GW. A geography of Europe [M]. University of London Press Ltd. London, 1968.
- [8] Laborde, ED. Western Europe[M]. University of London Press Ltd. London, 1968.
- [9] Bessemoulia, J. Altas Climate de la France [M]. Ministry of Transport. Paris, 1969.
- [10] 陈邦杰. 中国苔藓植物生态群落和地理分布初步报告[J]. 植物分类学报, 1958, 7(4): 270—293.
- [11] Longton, RE. Vegetation ecology and Classification in the maritime Antarctic zone[J]. Canadian Journal of Botany, 1979, 57: 2264—2278.
- [12] Magdefrau, K. Life-forms of Bryophytes. In: Bryophyte Ecology[M]. Chapman and Hall, 1982: 45—58.
- [13] Schuster, RM. Phytogeography of the bryologyta[A]. In: RM Schuster (ed.): New Manual of Bryology[C]. The Hattori Bot. Lab. Nichinan, Japan, 1984, Vol(2): 463—620.
- [14] Tan, B C & Pocs, T. Bryogeography and conservation of bryophytes [A]. In Shaw AJ & Bernard, G (eds.): Bryopyte Biology[C]. Cambridge University Press, 2000: 403—448.
- [15] Augier. Flore des Bryophytes. Encyclopedie biologique LXIV [M]. Published by P. Lechevalier, Paris, 1966.
- [16] Smith, AJE. The moss flora of Britain & Irean[M]. Cambridge University Press, Cambridge, 1978.
- [17] Smith, AJE. The liverworts of Britain & Irean[M]. Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- [18] Parihar, N. S. and Pant, G. Bryophyte as rock builders (I) — Bryophyte communities associated with travertine formation at Sahasradhara, Dehra Dun[A]. In: Nautiyal D. D. (ed.): Studies on Living and Fossil Plants. Phyta[C]. 1982: 277—295.
- [19] Dalby, DH. The growth of Eucladium verticillatum in a poorly illuminated cave [J]. Revue Bryol. Lichenol, 1966, 34: 288—301.

## A STUDY OF THE BRYOPHYTE COMMUNITIES OF KARST CAVE TWILIGHT ZONES IN RHONE-ALPS, FRANCE

ZHANG Zhao-hui<sup>1</sup>, Allan Pentecost<sup>2</sup>

(1. Department of Biological Sciences and Biotechnology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China;

2. Division of Life Science, King's College, London SE1 8WA, U. K.)

**Abstract:** Based on 52 specimens and samples collected from three karst caves twilight zones in Rhone-Alps, France, the present paper recorded 11 typical Bryophyte Communities of Karst Cave (BCKC). The bryoflora of Karst caves consists of 15 taxa in 12 genera and 8 families. The phytogeographical elements of the bryoflora include North Temperate (46.66%), European Temperate (6.67%), Europe-Asian elements (6.67%), Europe-North American elements (13.33%) and Cosmopolitans (26.67%). The life-forms are Tall turfs (20.00%), Short turfs (33.33%), Mats (6.67%) and Wefts (40.00%). Four ecological types of the communities can be distinguished: bryophyte community on shpeleothem, bryophyte communities on travertine wall, bryophyte communities on floor seepage and bryophyte communities on lime-soil.

**Key words:** Bryophyte communities of Karst Caves (BCKC); Twilight zone; Rhone-alps, France